

UCH-FC
DOC - EoBE
20542
C-1

LIMITANTES BIOLÓGICAS E HIDROLÓGICAS DE LA SUCESIÓN
SECUNDARIA EN BOSQUES DE CHILOÉ

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

En cumplimiento parcial de los requerimientos

para optar al grado de

Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

por

María Francisca Díaz Ibáñez

Noviembre, 2004

Director de tesis: Dr. Juan J. Armesto



FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

María Francisca Díaz Ibáñez

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 30 de agosto de 2004

Director de Tesis

Firma

Dr. Juan J. Armesto Z.

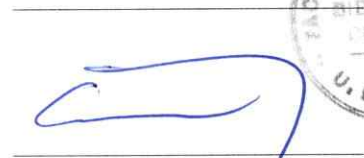


Comisión de Evaluación de Tesis

Dr. Ramiro Bustamante



Dr. Christopher Lusk



Dra. Carolina Villagrán



A mi Feli y a mi Sebi



AGRADECIMIENTOS

Primero que todo, quiero brindar un especial agradecimiento a mi tutor Dr. Juan Armesto por guiarme en toda esta etapa de mi vida que fue importantísima tanto emocional como profesionalmente. Por enseñarme los maravillosos bosques chilotes que nunca olvidaré. Por su paciencia y confianza que me brindó durante todo este tiempo.

Agradezco también a mi Comisión de Tesis, Dr. Ramiro Bustamante, Dr. Christopher Lusk y Dra. Carolina Villagrán, por sus valiosos comentarios, críticas y consejos. Especial agradecimiento a Clive Jones por sus acertados comentarios y por su constante interés en mi trabajo de tesis, y a Seth Bigelow por su gran ayuda a distancia en la parte hidrológica de esta investigación.

Esta tesis se realizó gracias a la beca de apoyo de tesis doctoral otorgada por la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICYT) y a la beca parcial de tesis de postgrado año 2002, otorgada por el Departamento de Postgrado y Postítulo-Universidad de Chile (Beca PG/17/02). A la Fundación Senda Darwin quienes me brindaron todas las facilidades para realizar los trabajos de campo en sus predios y contar con toda la infraestructura disponible para desarrollar mi trabajo. A Armando Vidal, Emer Mancilla y Juan Vidal por su ayuda en el trabajo de terreno. Al Centro Milenio para estudios avanzados en ecología y de investigaciones en biodiversidad (CMEB) y al Centro de estudios avanzados en ecología y biodiversidad (CASEB) por sus aportes de financiamiento necesarios para desarrollar y terminar el trabajo de tesis.



Quiero agradecer también a todos mis compañeros del grupo de Botánica de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, especialmente a Martín Carmona, Paulina Chacón, Rafael Guevara., y a todos los que de alguna u otra forma acompañaron mi trabajo tanto en terreno como en el laboratorio. A mis ex-compañeras de la Católica (Olga Barbosa y Sharon Reid), quienes también estuvieron conmigo durante toda esta etapa, y a Pablo Necochea por su gran ayuda en la etapa final de la tesis. A Ek del Val, Claudia Hernández, Paola Jara, Antonio Maldonado y Rodrigo Villa por su amistad y compañía.

Finalmente, y no por eso menos importante, a mis padres y hermanos que estuvieron conmigo apoyándome y dándome fuerzas en todo momento. A Felipe y al Seba por su ayuda en terreno, y por su gran apoyo y cariño incondicional.





INDICE DE MATERIAS

Lista de Tablas	viii
Lista de Figuras	x
Resumen	xvi
Abstract	xx
Capítulo 1	
Introducción General	1
Hipótesis de trabajo	11
Objetivo general	14
Objetivos específicos	15
Estructura de esta Tesis	16
Literatura Citada	21

Capítulo 2

Alteración del ciclo hidrológico de un bosque templado siempreverde en Chiloé, luego de una perturbación del dosel

Resumen	25
Introducción	27
Área de estudio	32
Métodos	33
Resultados	38
Discusión	40
Literatura Citada	53

Capítulo 3

Diferencias en propiedades físico-químicas del suelo entre matorral sucesional y bosques siempreverdes de Chiloé: efectos sobre la sucesión secundaria

Resumen	57
Introducción	59
Área de estudio	62
Métodos	63
Resultados	66
Discusión	69
Literatura Citada	84



Capítulo 4

Limitantes a la regeneración arbórea en matorrales sucesionales post-perturbación por fuego en la Isla Grande de Chiloé

Resumen	87
Introducción	90
Área de estudio	94
Métodos	95
Resultados	99
Discusión	103
Literatura Citada	120

Capítulo 5

Discusión y Conclusiones Generales	123
Literatura Citada	137



LISTA DE TABLAS

Tabla 2.1. Principales componentes del balance hídrico para un área de bosque secundario y un matorral sucesional, post-perturbación del bosque. Los valores en paréntesis indican el porcentaje con respecto al total de precipitación incidente (P), correspondiente al promedio anual para el norte de Chiloé. E_c : transpiración del dosel seco; E_u : evaporación y transpiración del sotobosque; E_l : transpiración del dosel húmedo; ET : evapotranspiración ($ET = E_c + E_u + E_l$); R_n : radiación neta; P_{net} : precipitación neta; P: precipitación incidente.

45

Tabla 2.2: Índice de área foliar (IAF) y fracción de claros (p_c) en el dosel del bosque secundario y del matorral sucesional del norte de Chiloé. Los valores corresponden a promedios \pm error estándar.

46

Tabla 3.1. Especies con cobertura mayor al 20% presentes en dos sitios de matorral sucesional en la EBSD.

75

Tabla 3.2. Especies leñosas con cobertura mayor al 20% presentes en los dos sitios de bosques adyacentes a los matorrales sucesionales escogidos como sitios de estudio.

76



Tabla 3.3. Correlación de las distintas variables ambientales utilizadas en el análisis de redundancia, con los dos primeros ejes. CH = contenido hídrico del suelo; C:N = relación carbono/nitrógeno en el suelo; pH = pH del suelo; Ndisp = Nitrógeno disponible (amonio + nitrato) del suelo; DA = densidad aparente del suelo.

77



LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. La destrucción del bosque y sus consecuencias sobre el suelo y el balance hidrológico. Esquema del planteamiento del problema de esta tesis.

18

Figura 1.2. Imagen satelital donde en gris-verde se muestran las áreas cubiertas de matorral en la comuna de Ancud, en el año 1985. El área total de matorrales para la comuna es de 4.752,60 hectáreas (2,67 % de la superficie total de la comuna).

19

Figura 1.3. Imagen satelital donde en gris-verde se muestran las áreas de matorral en la comuna de Ancud en el año 1999. El área total de matorrales para la comuna es de 13.076,65 hectáreas (7,35 % de la superficie total de la comuna).

20

Figura 2.1. Sitio de estudio. Ubicación de la Estación Biológica Senda Darwin (punto rojo), en la comuna de Ancud, al norte de la Isla Grande de Chiloé. Los triángulos rojos indican las ciudades más importantes de Chiloé.

47

Figura 2.2. a) Colector de precipitación directa, agua de lluvia que llega al suelo del bosque a través de los claros o por goteo de las hojas, b) Colector de escurrimiento fustal.

48

Figura 2.3: Modelo del balance hídrico de un bosque secundario en el norte de la Isla de Chiloé basado en datos estimados en este trabajo para el período 2002 – 2003. Porcentajes calculados con respecto a la precipitación total incidente (P). I: intercepción, T: transpiración, E: evaporación, ET: evapotranspiración, E_f : escurrimiento fustal, P_d : precipitación directa, P_{net} : precipitación neta.

49

Figura 2.4. Balance hídrico del matorral sucesional, post-perturbación del bosque en el norte de la Isla de Chiloé. Se muestran las diferencias debido a la eliminación del dosel arbóreo. Datos basados en estimaciones de este estudio para el período 2002 – 2003. Porcentajes con respecto a la precipitación total incidente (P). I: intercepción, T: transpiración, E: evaporación, ET: evapotranspiración, P_{net} : precipitación neta.

50

Figura 2.5: Profundidad de la napa freática en un sector del bosque secundario y matorral sucesional adyacente. Los puntos de color naranja corresponden a los valores promedios mensuales \pm error estándar en el matorral sucesional, los puntos verdes al bosque. Las barras indican la precipitación mensual en mm durante el mismo período de estudio. La línea horizontal a los 60 m de profundidad indica el nivel máximo de detección del método. Valores bajo esa línea están subestimados. En el eje de profundidad de la napa el 0 indica el nivel del suelo.

51

Figura 3.1. Valores promedio de pH del suelo \pm error estándar en los sitios 1 y 2 para los tres tipos de vegetación y para las cuatro estaciones del año. No hubo diferencias estadísticamente significativas entre tipo de vegetación, sólo entre sitios y estación del año. Las letras distintas indican diferencia estadística.

78

Figura 3.2. a) Valores promedio \pm error estándar del contenido hídrico del suelo (g de agua/g de suelo seco). Las letras distintas indican diferencia estadística ($F_{(1,104)} = 50.354$, $p < 0.001$); b y c) Promedio del contenido hídrico del suelo para los tres tipos de vegetación definidos: Matorral sucesional, transición matorral-bosque y bosque secundario \pm error estándar. Las letras indican diferencia estadística entre tipos de vegetación.

79

Figura 3.3. Promedio \pm error estándar de la densidad aparente de tres transectos de matorral a bosque pasando por la zona de transición. En el eje x: 0-30 matorral sucesional; 40-60 transición matorral-bosque; 70-90 bosque secundario.

80

Figura 3.4. Nitrógeno disponible (amonio más nitrato) en suelo de matorral sucesional, transición matorral-bosque y bosque secundario. Medido en dos estaciones (verano e invierno) en dos años, 2002 y 2003. Valores indican promedios \pm error estándar. No hay diferencia significativa.

81

Figura 3.5. Relación C:N en el suelo de matorral sucesional y bosque secundario. No hubo diferencia significativa entre sitios, el gráfico muestra los promedios \pm errores estándar de ambos sitios. Hubo diferencia entre vegetación ($F_{(1,20)} = 20.835, p < 0.001$) y estación ($F_{(1,20)} = 9.884, p = 0.005$). Letras distintas indican significancia estadística.

82

Figura 3.6. Diagrama de ordenación de un análisis de redundancia de la distribución de los sitios de estudio. Las variables ambientales medidas son: CH = contenido hídrico del suelo; C:N = relación carbono/nitrógeno en el suelo; pH = pH del suelo; Ndisp = Nitrógeno disponible (amonio + nitrato) del suelo; DA = densidad aparente del suelo. Los círculos naranja representan los sitios de matorral sucesional, y los verdes, los de bosque secundario. Cada punto corresponde a un transecto vegetacional. El primer número se refiere al sitio (1 ó 2) y el segundo, al número de transecto.

83

Figura 4.1. Cajas de acrílico para experimento de germinación en gradientes de humedad y tipo de sustrato. Las cajas están con 10° de inclinación para crear el gradiente de humedad. En un lado contienen suelo y en el otro, el musgo *Sphagnum magellanicum*.

109

Figura 4.2. Experimentos de sobrevivencia de plántulas de especies arbóreas pioneras bajo cobertura de *B. patagonica* y sobre el musgo *S. magellanicum*. a) *E. coccineum* sobre *S. magellanicum*; b) *D. winteri* y *E. coccineum* bajo cobertura de *B. patagonica*; c) *D. winteri* sobre *S. magellanicum*.

110

Figura 4.3. Densidad de plántulas arbóreas en matorral sucesional, transición matorral-bosque y bosque secundario. Letras distintas indican significancia estadística.

111

Figura 4.4. Germinación de *Embothrium coccineum* sobre suelo y sobre *Sphagnum magellanicum*. Año 2002. Valores promedio \pm error estándar. Las letras distintas indican significancia estadística.

112

Figura 4.5. Porcentajes de germinación de *Embothrium coccineum* y *Nothofagus nitida* en gradientes de humedad establecidos artificialmente. Valores promedio \pm error estándar. No se observó diferencia entre los tratamientos.

113

Figura 4.6. Curvas de sobrevivencia de *Drimys winteri* bajo *Baccharis patagonica* con y sin dosel. No hay efectos significativos del dosel ($L = 0.61, p = 0.54$, sitio 1, y $L = 1.84, p = 0.07$, sitio 2). Las barras indican la precipitación mensual.

114

Figura 4.7. Curvas de sobrevivencia de *Drimys winteri* sobre *Sphagnum magellanicum* vivo y muerto. No hubo efecto significativo entre los tratamientos ($L = 1.43, p = 0.15$, sitio 1, y $L = 0.67, p = 0.50$, sitio 2). Las barras indican la precipitación mensual.

115

Figura 4.8. Curvas de sobrevivencia de plántulas de *Embothrium coccineum* bajo *Baccharis patagonica* con y sin dosel. No hubo efectos significativos del dosel ($L = 1.12, p = 0.26$, sitio 1, y $L = 1.07, p = 0.29$, sitio 2). Las barras indican la precipitación mensual.

116

Figura 4.9. Curvas de sobrevivencia de *Embothrium coccineum* sobre *Sphagnum magellanicum* vivo y muerto. No hubo efecto significativo entre los tratamientos ($L = -0.11$, $p = 0.91$, sitio 1, y $L = -1.45$, $p = 0.15$, sitio 2). Las barras indican precipitación mensual.

117

Figura 4.10. Curvas de sobrevivencia de las plántulas *Drimys winteri* y *Embothrium coccineum* transplantadas sobre el suelo y sobre *Sphagnum magellanicum*. En *D. winteri* no hubo diferencia significativa ($L = -0.86$, $p = 0.39$), sin embargo, en *E. coccineum* sí hubo diferencia ($L = 3.47$, $p < 0.001$).

118

Figura 4.11. Intensidad de luz y temperaturas medidas en los micro-hábitats correspondientes a los distintos tratamientos. Valores promedio \pm un error estándar. Las letras indican diferencias estadísticamente significativas.

119

Figura 5.1: La destrucción del bosque y sus consecuencias sobre el balance hidrológico y la regeneración arbórea en matorrales sucesionales de acuerdo a los resultados de este estudio. Las flechas indican relaciones causales. Signo (+) indica efecto positivo o facilitador; signo (-), efecto negativo o inhibitorio; y (0) no efecto.

136

RESUMEN

En la Isla Grande de Chiloé, la explotación de los bosques, incendios y habilitación de zonas para la ganadería y agricultura han generado extensas zonas anegadas, frecuentemente dominadas por arbustos como *Gaultheria mucronata*, *Myrteola nummularia* y *Baccharis patagonica*, una alta cobertura de helechos, ciperáceas y musgos, principalmente especies del género *Sphagnum* que forman cojines entre los arbustos. El drenaje pobre que caracteriza estos suelos determina que estas áreas presenten largos períodos de anegamiento. En comparación con terrenos con mejor drenaje, en muchas áreas anegadas, el proceso de sucesión secundaria parece ser muy lento o estar estancado. La alta frecuencia de estas situaciones, en Chiloé y otras áreas de la Décima Región, resalta la importancia de entender cómo los cambios del ciclo hidrológico afectan el proceso sucesional secundario del bosque templado.

La remoción del dosel arbóreo altera tanto la hidrología como la disponibilidad de nutrientes en el ecosistema forestal. Después de la tala o quema del dosel, la evapotranspiración se reduce substancialmente, debido a la pérdida de superficie foliar de intercepción de la lluvia. La reducción de la evapotranspiración, incidiría en un aumento del agua en los suelos y el nivel de la napa freática podría subir, produciendo

anegamientos estacionales que limitarían el crecimiento de las especies leñosas pioneras. El suelo puede perder parte de su capital de nutrientes y cambiar sus propiedades físico-químicas. El objetivo de esta tesis fue determinar si las alteraciones del ciclo hidrológico, las características físico-químicas del suelo, y la presencia de *Baccharis* y *Sphagnum* limitan la regeneración arbórea en áreas de matorral secundario en Chiloé.

Con el propósito de evaluar los factores físicos que podrían limitar la sucesión, se desarrolló un modelo del ciclo hidrológico para predecir los efectos de remoción del dosel arbóreo sobre las tasas de evapotranspiración. Usamos la ecuación de Penman-Monteith y el modelo de interceptación de Gash para estimar las diferencias en las tasas de evapotranspiración de un bosque templado siempreverde y el matorral post-perturbación. Estimamos que la evapotranspiración en un ecosistema de bosque siempreverde de hojas anchas representa el 45 % de la precipitación incidente. En el matorral secundario, que reemplaza el bosque, este valor se reduce a un 11%, principalmente debido a una disminución en la superficie foliar de interceptación.

También se investigaron los niveles de la napa freática en dos matorrales sucesionales y en el bosque adyacente. Si la remoción del dosel arbóreo produce un cambio significativo en el ciclo hidrológico del bosque, entonces, se espera un aumento del nivel de la napa freática en sitios perturbados. Los resultados indican que el aumento promedio del nivel freático en zonas de matorral fue de 35 cm. La napa freática fluctúa a lo largo del año, alcanzando niveles más superficiales durante el invierno. Sin embargo, el nivel de la napa freática en el matorral fue más superficial que en el bosque durante todo el año, incluso durante la estación seca.

Se comparó la disponibilidad de nutrientes y propiedades físico-químicas del suelo (pH, densidad aparente, contenido hídrico, de amonio, nitrato, carbono y nitrógeno totales del suelo) a lo largo de transectos que abarcaron sitios de matorral post-perturbación y el bosque adyacente. No hubo diferencias en la disponibilidad de nutrientes (amonio y nitrato) entre sitios de matorral anegado y bosque. La variable que mejor explica la separación entre ambos tipos de ambiente (matorral y bosque) es el contenido hídrico del suelo, siendo éste significativamente mayor en áreas de matorral que en bosque secundario.

Dentro de los posibles factores bióticos que podrían limitar la sucesión secundaria, se evaluaron las diferencias en las tasas de germinación de especies arbóreas pioneras y arbustos de *Baccharis* en gradientes experimentales de humedad en invernadero sobre suelo y musgos (*Sphagnum*). Las plantas arbóreas pioneras del bosque templado serían menos tolerantes que los arbustos colonizadores a condiciones de anegamiento post-perturbación. No hubo diferencias en la tasa de germinación de semillas en el gradiente de humedad. Sin embargo, la especie *E. coccineum* presentó mayor germinación de semillas sobre *Sphagnum magellanicum* que sobre suelo.

También se examinó los efectos de la monopolización del sustrato por arbustos de *Baccharis patagonica* y la alta cobertura de *Sphagnum*, sobre el establecimiento de especies de árboles pioneros del bosque templado. La sobrevivencia de plántulas arbóreas pioneras se vería disminuida bajo los arbustos de *Baccharis* por efecto sombra, y sobre cojines de *Sphagnum* debido a las condiciones desfavorables de pH y humedad creadas por este musgo. Se evaluó la sobrevivencia de plántulas de dos especies arbóreas

pioneras (*Embothrium coccineum* y *Drimys winteri*) transplantadas bajo *Baccharis* manipulado experimentalmente (creando situaciones con sombra y sin sombra) y sobre cojines de *Sphagnum* vivos y muertos. No hubo diferencias en la sobrevivencia de plántulas entre ninguno de los tratamientos. Sin embargo, hubo una diferencia importante al comparar los tratamientos sobre suelo (bajo *B. patagonica*) vs. sobre el musgo *Sphagnum magellanicum*. Solamente para el árbol pionero *E. coccineum*, la sobrevivencia fue mucho mayor sobre *S. magellanicum*.

Los resultados de esta tesis sugieren que la regeneración arbórea en el matorral sucesional no estaría limitada por nutrientes ni por los factores bióticos aquí evaluados, sino más bien, por las condiciones hidrológicas creadas por la remoción del dosel del bosque. Las condiciones de anegamiento limitarían fuertemente el proceso de regeneración de las especies arbóreas, inhibiendo el progreso de la sucesión forestal.

ABSTRACT

The exploitation of forests through the use of fire to clear land for livestock raising and farming in Chiloé Island, Chile, has often resulted in waterlogged, open areas with a vegetation dominated by shrubs, such as *Gaultheria mucronata*, *Myrteola nummularia* and *Baccharis patagonica*, and a dense moss cover, mainly species of the genus *Sphagnum* that form thick carpets covering the spaces between shrubs. Poor soil drainage contributes to waterlogging of lowland areas. In contrast to areas with better drainage, secondary succession in wetter sites proceeds very slowly or becomes arrested. The high frequency of these situations in Chiloé Island and other areas of the temperate forest region highlight the importance of understanding the physical and biological controls on secondary succession in temperate forests.

Canopy removal alters hydrology and nutrient availability in ecosystems. The soil can lose part of its nutrient contents and change its physical and chemical properties following disturbance. After logging or forest fire, evapotranspiration is greatly reduced because of the loss of the canopy interception surface, and the rain impacts directly on the soil or on the herb layer. If the evapotranspiration decreases and precipitation remains the same, forests receive extra water, and the water table could

rise, resulting in waterlogged soils that could restrict the establishment of pioneer tree species. The main objective of this thesis was to determine if changes in the hydrologic cycle, the physico-chemical properties of the soil, and the presence of *Baccharis* and *Sphagnum* constrain tree regeneration on successional shrubland areas in Chiloé.

We developed a biophysical model of the hydrologic cycle in Chiloé forests to predict the effects of canopy removal on evapotranspiration rates and water table stability. We used the Penman-Monteith equation and Gash's interception model to estimate differences in evapotranspiration in an evergreen temperate forest and a shrubland established after forest fire. We estimated that evapotranspiration in an evergreen, broad-leaved forest ecosystem represents 45% of the incident precipitation. On successional shrublands, that replace the forest, this value is reduced to 11%, the reduction was accounted mainly by a decrease in the foliar interception surface.

We also monitored changes in water table levels in successional shrublands and in the adjacent forest. If the removal of the forest canopy significantly changes the forest hydrological cycle, we predict an increase in the water table in degraded areas. Results document increases in the water table level of up to 35 cm in shrublands. Water table fluctuated along the year, with the highest values (i.e., the shallowest water table, near the soil surface) found during winter. However, the water table level on shrublands was always shallower than in the forest along the year, even during the dry season.

We evaluated soil factors that could constrain succession. We compared nutrient availability and physical and chemical properties (soil pH, water content, bulk density, ammonium, nitrate, total carbon and total nitrogen) of the soil along transects that

included *Baccharis* and *Sphagnum* fields created by disturbance with adjacent forest stands. There were no differences in nutrient availability between shrublands and forests. Of the physical variables measured, soil water content explains better the distinction between shrublands and forest. Soil water content was higher in shrubland areas than in secondary forests all year long.

To investigate the biotic component that could constrain tree regeneration, we evaluated the differences in germination rates between pioneer trees growing on experimental gradients of soil moisture. We hypothesized that pioneer trees would be less tolerant of water saturated soils developed after disturbance than pioneer shrubs, which commonly colonize these disturbed sites. We did not find effects of humidity on seed germination. However, *E. coccineum* seeds showed their highest germination when sowed over *S. magellanicum*, compared with seeds on soil.

Two possible biotic factors that can constrain secondary succession are the monopolization of the substrate by shrubs of *B. patagonica*, and the effects of the cover of *Sphagnum* moss on tree regeneration in landscapes degraded by human impact. Seedling survival may be reduced underneath *Baccharis* due to crown shading and on the top of *Sphagnum* mounds because this moss cover creates unfavorable conditions of pH and humidity for tree establishment. To evaluate whether *Baccharis* and *Sphagnum* have negative effects on tree regeneration, we monitored survivorship of seedlings of pioneer tree species (*Embothrium coccineum* and *Drimys winteri*) transplanted directly under *Baccharis* shrubs or on moss patches. Shrubs were experimentally manipulated to create shaded and non-shaded conditions. We also tested the effects of live and dead

Sphagnum cover on tree seedling survival when growing on these substrates. We did not find differences between treatments, except for seedlings of *E. coccineum*, which showed a higher survivorship over the moss cover compared with seedlings transplanted directly on the soil under *Baccharis* with or without cover.

Results from this thesis suggest that tree regeneration on successional fields is not constrained by nutrient losses neither by the biotic factors evaluated here. Alternatively we suggest that changes in the hydrological conditions created by canopy removal, will strongly constrain tree regeneration process, inhibiting the progress of forest succession.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

Los bosques templados de Chile se distribuyen entre el río Maule (35° S) y Tierra del Fuego (55° S) (Armesto et al., 1996), y están geográficamente aislados de otras formaciones boscosas tropicales y subtropicales del continente (Villagrán & Hinojosa, 1997). El clima predominante en este rango latitudinal es de temperaturas moderadas, debido a la acentuada influencia oceánica, con fuentes de lluvias originadas en el cinturón de vientos del oeste que provienen del Pacífico (Aceituno et al., 1993; Arroyo et al., 1996). La Depresión Intermedia de la región de los bosques templados está dominada por un paisaje de lomas morrénicas, lagos en cuencas glaciales y planicies fluvioglaciales (Veit & Garleff, 1996), con una vegetación que ha sido fuertemente transformada por el impacto humano desde el siglo XVII (Armesto et al., 1994; Lara et al., 1996).

Las características estructurales y patrones de distribución actuales de estos bosques tienen su origen en las grandes perturbaciones ocurridas durante los períodos glaciales del Cuaternario. Durante gran parte de este período, la Cordillera de los Andes

en la zona templada de Chile fue completamente glaciada y ha sido afectada por intenso vulcanismo (Stern, 1990; Veblen et al., 1977; Veblen et al., 1981). La Depresión Intermedia también fue modelada por efecto periglacial (Villagrán, 1991). Por el contrario, la Cordillera de la Costa no fue glaciada y constituyó uno de los principales refugios de los bosques templados sudamericanos durante el Pleistoceno (Villagrán, 1991). La morfodinámica periglacial originó la erosión de suelos antiguos y su acumulación, como capas sedimentarias en la base de las pendientes y en depresiones (Veit & Garleff, 1996). Esto explicaría la escasa profundidad de muchos suelos en zonas de arrastre glacial y en las cumbres de la Cordillera de la Costa, donde frecuentemente las rocas paleozoicas llegan hasta muy cerca de la superficie, generando características edáficas con drenaje pobre (Veit & Garleff, 1996), muy susceptibles a cambios de la cobertura vegetal.

Durante el tardiglacial y la transición Pleistoceno-Holoceno (12500 – 9500 años A.P.) en sitios bajos de la costa oriental de Chiloé y de la Depresión Intermedia, se ha descrito el desarrollo de hidroseres que van desde fases con predominio de taxa acuáticos y palustres hasta la formación de vegas de Ciperáceas, y eventualmente especies leñosas, lo que sugiere relleno gradual de lagos con vegetación (Heusser, 1966, 1984; Villagrán, 1988, 1991).

Numerosos humedales y lagunas someras formadas por el retiro de los hielos, con el paso del tiempo, fueron colonizados por especies del musgo *Sphagnum*, pioneras importantes colonizadoras de zonas con drenaje pobre y márgenes de lagos, formando así grandes extensiones de turberas. Las paredes celulares de *Sphagnum* tienen gran

capacidad de absorber agua. Se ha demostrado que pueden absorber iones básicos y liberar iones hidrógeno selectivamente, aumentando así la acidez del suelo. Esta acidez (combinada con una baja disponibilidad de oxígeno), inhibe la sobrevivencia de varios organismos, incluyendo a los descomponedores. Por esto, la materia orgánica tiende a acumularse en los hábitat dominados por *Sphagnum*, formándose así la turba (Schofield, 1985). Con el paso del tiempo, cojines de *Sphagnum* y el material no descompuesto acumulado debajo de éstos, cubren grandes áreas en zonas mal drenadas y sin vegetación leñosa. La turbera formada puede, en períodos de tiempo más largos, ser reemplazada por el bosque que invade lentamente el sustrato turboso, como ocurrió al término del último período glacial en Chiloé.

En regiones boreales la presencia de una capa de suelo permanentemente congelado (permafrost) cercano a la superficie del suelo, impide el drenaje del agua. Estas condiciones favorecen el crecimiento de *Sphagnum*, especialmente en áreas abiertas. En sitios abiertos las temperaturas de verano causan derretimiento de las capas superiores del permafrost. Después de muchas estaciones de ciclo hielo-deshielo, la capa de permafrost se hace más profunda, y el suelo se hace menos saturado. El bosque ahora es capaz de invadir sitios mejor drenados donde *Sphagnum*, otros musgos, y pequeñas plantas leñosas crecen y producen un sustrato. Cuando se establece el bosque, la sombra de éste disminuye las temperaturas del suelo del bosque e impide el derretimiento estival del permafrost a mayores profundidades. La capa de hielo comienza a moverse hacia la superficie y el agua superficial comienza a acumularse. Esto causa la muerte de los

árboles, y *Sphagnum* es capaz de reinvasir el nuevo sitio abierto. En consecuencia, tales áreas muestran sucesión cíclica de vegetación de bosque y turberas (Schofield, 1985).

Reversión de la sucesión en tiempo actual

Desde mediados del siglo XIX, al iniciarse la colonización europea de las regiones de la Araucanía y Los Lagos, se produjo una gran pérdida de cobertura de bosques debido a la utilización de madera o leña y al uso indiscriminado del fuego en la habilitación de terrenos para la agricultura y ganadería. Así, desde 1850 hasta hoy, han tenido lugar los mayores procesos de explotación y destrucción del bosque nativo a gran escala (Armesto et al., 1994).

Debido a las características de drenaje de los suelos post-glaciales, la tala del bosque puede tener efectos negativos sobre la hidrología y sobre el proceso sucesional post-perturbación. En este trabajo postulamos que la regeneración del bosque podría verse limitada por los cambios en la hidrología del sustrato derivando en una reversión del proceso sucesional que se caracteriza por la invasión de *Sphagnum* y retarda la colonización arbórea.

La desaparición del dosel del bosque podría causar una reducción importante de la evapotranspiración del dosel (Fig. 1.1, lado izquierdo), produciendo inundaciones o anegamientos estacionales asociados a un aumento en el nivel de la napa freática. Estas áreas abiertas son colonizadas por especies arbustivas tolerantes al anegamiento como *Baccharis patagonica*, *Gaultheria mucronata*, *Myrteola nummularia*, helechos,

Ciperáceas, y musgos de sitios abiertos como *Sphagnum*, impidiendo la continuación del proceso sucesional.

Efecto de la deforestación sobre el ciclo hidrológico

El flujo de agua en un ecosistema forestal ocurre a través de varios procesos: evaporación, transpiración, balance energético, infiltración, percolación, flujo lateral y capilaridad (Waring & Schlesinger, 1985). Durante la estación de crecimiento, la evapotranspiración (principalmente transpiración foliar) es un factor importante que regula el flujo hidrológico en las cuencas forestadas (Bormann & Likens, 1979; Likens et al., 1977).

La noción de evapotranspiración potencial fue introducida por Thornthwaite (1899-1963), quien la definió como el flujo de agua que se produciría desde una superficie cubierta de vegetación, si la humedad del suelo es suficiente para permitir libremente la pérdida de agua por transpiración. La evapotranspiración potencial usualmente es comparada con la evapotranspiración actual o real, definida como la suma del agua que retorna a la atmósfera desde la superficie del suelo (evaporación) y la que fluye a través de tejidos vegetales (transpiración) en el curso de un año (Aber & Melillo, 1991; Donoso, 1994; Peña & Schneider, 1978). Son tres las condiciones necesarias para que ocurra evapotranspiración: que haya suficiente humedad del suelo; la existencia de vegetación para transferir la humedad del suelo a la interfase planta-atmósfera; y energía solar, para convertir esa humedad (agua) en vapor de agua (Shukla & Mintz, 1982).

El principal factor que controla la tasa de transpiración de las hojas es la apertura de los estomas (Jarvis & McNaughton, 1986), por lo que la conductancia estomática es la variable biológica más relevante en la estimación de las tasas de evapotranspiración. La variable física más relevante es la temperatura debido a que la tasa de evaporación se duplica por cada 10° C. Los estomas foliares se cierran cuando las temperaturas exceden los 30°-35° C (Raven et al., 1992). Si el aire es muy húmedo, el viento disminuye la transpiración enfriando la hoja, por el contrario, una brisa seca puede aumentar la evaporación (Larcher, 1995).

La reducción de la evapotranspiración puede causar la saturación de los suelos, con efectos complejos sobre la disponibilidad de los nutrientes para las plantas. Además, puede afectar la capacidad de las raíces para absorber nutrientes (Veit & Garleff, 1996). La falta de oxígeno en suelos inundados puede inhibir la actividad de las raíces e incluso dañarlas (Ruthsatz & Villagrán, 1991). En suelos inundados, el aire es desplazado y el oxígeno en el agua se agota rápidamente por la respiración de las raíces y de microorganismos (Larcher, 1995; Waring & Schlesinger, 1985).

Aunque no se ha comparado el nivel de la napa freática en sectores con árboles, y en sectores deforestados, es esperable que, dependiendo del drenaje del suelo, el nivel de la napa suba considerablemente en áreas intervenidas produciéndose anegamientos superficiales de larga duración. Roy (1998) documentó que las condiciones hidrológicas de un sitio son fuertemente dependientes de la cobertura vegetal y del drenaje del suelo. El nivel promedio de la napa freática subiría después de la tala del bosque (Roy, 1998).

Estos cambios hidrológicos post-intervención afectarían la regeneración de las especies arbóreas en estos sitios deforestados. El problema de falta de regeneración arbórea en estos sitios de matorral anegado puede tener causas múltiples (Papic, 2000). Luego de un incendio o tala de árboles, sectores perturbados de Chiloé son invadidos por especies arbustivas, tales como *Baccharis patagonica* y *Gaultheria mucronata* entre otras (Papic, 2000). Otras plantas de las familias Cyperaceae, Poaceae y Juncaceae son comunes en las praderas húmedas de origen antrópico, que se forman al cortar el bosque y abrir terrenos de pastoreo (San Martín et al., 1990), también invaden las áreas inundadas por tala del bosque.

El establecimiento de plántulas de árboles en áreas sucesionales estacionalmente anegadas es favorecido por la presencia de detritus leñoso grueso originado por la perturbación. Papic (2000) sugiere que la permanencia de detritus leñoso en áreas perturbadas favorecería la colonización de especies arbóreas en etapas tempranas de la sucesión en bosques de Chiloé, previniendo la monopolización del sustrato por especies arbustivas y amortiguando los efectos negativos del anegamiento del suelo. Se ha demostrado también que la presencia de detritus leñoso es favorable para la regeneración de muchas especies arbóreas en hábitats boscosos (Christie & Armesto, 2003; Lusk, 1995).

Efecto de la deforestación en suelos y nutrientes

La tala o quema del bosque podría producir cambios en las propiedades físico-químicas del suelo, lo que podría reflejarse en una disminución del capital de nutrientes en el

ecosistema (Likens et al., 1978) (Fig. 1.1, lado derecho). Las concentraciones de elementos químicos disueltos en el agua de los ríos pueden incrementarse varias veces después de la perturbación debido a la erosión del suelo y el transporte de material particulado (Likens et al., 1978). También se produce un aumento de temperatura y humedad del suelo, que llevaría a aumentos de la tasa de descomposición del detritus orgánico, y por ende, disminución en la cantidad de materia orgánica en el suelo del bosque (Likens et al., 1978). Las pérdidas de nitrógeno del suelo, por ejemplo, pueden ocurrir por erosión, quema de materia orgánica, lavado y percolación. El nitrato y el nitrito son aniones móviles, por lo tanto, muy susceptibles a ser lavados por la lluvia. Un estudio realizado en bosques boreales sugiere que la tala rasa produce una pérdida significativa de nitrógeno a través del lavado de nitrato del suelo (Holmes & Zak, 1999). Estos factores podrían afectar negativamente el establecimiento de plántulas en sitios perturbados, la regeneración arbórea podría estar limitada por disponibilidad de recursos, además del exceso de humedad del suelo.

Efecto de la desaparición del dosel en la Sucesión Forestal

La sucesión es fundamentalmente un proceso de reemplazo de especies y un cambio en las condiciones del sitio a través del tiempo (Clements, 1916). Los procesos sucesionales son esencialmente demográficos y tienen resultados a nivel de composición y estructura de la comunidad, y función ecosistémica (Pickett et al., 1987). Después de una perturbación, plantas pioneras invaden o regeneran *in situ* y se establecen en el sitio perturbado, ésta es la primera fase de la sucesión secundaria (Clements, 1916). Connell

& Slatyer (1977) propusieron tres modelos para explicar la influencia de plantas pioneras sobre la invasión y crecimiento de especies más tardías en la sucesión. Estos son: facilitación, inhibición y tolerancia. Especies sucesionales tempranas podrían tener efectos positivos (facilitación), negativos (inhibición) o no tener efecto (tolerancia) sobre el establecimiento de especies tardías. Estos autores sugieren que los tres modelos son hipótesis alternativas, pero Pickett y colaboradores (1987), sostienen que los tres mecanismos pueden operar en una misma serie sucesional. Si las especies que colonizan el sitio abierto post-perturbación inhiben el establecimiento de especies sucesionales más tardías por inhibición, la sucesión puede ser detenida en su etapa inicial. En estos casos, la composición de la comunidad tiende a mantenerse en un estado estable hasta que algún tipo de perturbación altere las condiciones, permitiendo el establecimiento de otras especies. Algunos autores han descrito este tipo de situaciones como estados estables alternativos (Gilpin & Case, 1976; May, 1977; Noy-Meir, 1975).

Luego de una perturbación, distintos ensambles de especies podrían representar un estado alternativo persistente, por un período que puede durar mientras no ocurra un cambio significativo en el ambiente. En el caso de las áreas deforestadas de Chiloé, el matorral sucesional podría representar un estado alternativo persistente si las condiciones de drenaje no cambian sustancialmente para permitir una recolonización del bosque y la continuación del proceso sucesional.

En la Isla de Chiloé, la explotación de los bosques, los incendios y la habilitación de zonas para la ganadería y agricultura han transformado el paisaje de bosques originalmente continuos en fragmentos de bosque rodeados por extensas zonas de

matorrales y praderas antropogénicas. Muchas zonas de matorral abierto y pradera presentan anegamientos estacionales. La presencia de restos de troncos de árboles y tocones, muchas veces mostrando señales de fuego, en estas áreas de matorral indican que fueron originalmente áreas boscosas.

Según el Informe Regional de la Décima Región, presentado en el Catastro y Evaluación de Recursos Vegetacionales Nativos de Chile (1999), la superficie de praderas, matorrales y humedales alcanza el 27,8% de la superficie total de la décima región. En particular, en la provincia de Chiloé, y más específicamente en la comuna de Ancud, praderas, matorrales y humedales ocupan 72.984,7 hectáreas, lo que representa un 41% de la superficie total de la comuna. Este porcentaje es importante si consideramos que gran parte del matorral en Chiloé se desarrolla sobre terrenos sujetos a anegamiento estacional, que ocuparían áreas previamente forestadas. En muchas de estas áreas anegadas el proceso de recuperación del bosque parece ser muy lento o estar estancado. Así lo indican la escasa o nula presencia de plántulas y juveniles de especies arbóreas (Papic, 2000). El proceso de colonización de especies arbóreas en sitios de matorral anegado en Chiloé, estaría fuertemente restringido a hábitats elevados por sobre el nivel del suelo, formados por acumulaciones de detritus leñoso, troncos caídos o tocones remanentes del bosque original. La frecuencia de matorrales húmedos en Chiloé y otras áreas de la X Región, asociadas a la intervención humana del bosque, resalta la importancia de entender los factores hidrológicos y biológicos que limitan el proceso sucesional.

Análisis de fotos satelitales del norte de Chiloé registran un aumento marcado de las áreas de matorral arbustivo en las últimas décadas, a expensas de la superficie de bosques. En la comuna de Ancud, en el año 1985 había 4.750,6 hectáreas de matorral abierto (Fig. 1.2), lo que corresponde a un 2,67% de la superficie total de la comuna. Catorce años después, en 1999, el área de matorrales secundarios aumentó a 13.076,65 hectáreas (Fig. 1.3), es decir, se triplicó en desmedro de las áreas cubiertas de bosque. El área de matorrales aumentó a 7,35% de la superficie total de la comuna, casi 3 veces de lo que había hace catorce años. En este trabajo se propone que estos matorrales abiertos representarían un estado de sucesión persistente debido a que los suelos generalmente se encuentran anegados y la regeneración arbórea es escasa o nula en todas estas áreas. La remoción del dosel arbóreo por tala o quema de bosques, proceso que se ha intensificado en el siglo XX, provocaría un retroceso en la sucesión, que llevó a la colonización postglacial del bosque, formándose matorrales dominados principalmente por especies arbustivas de *Baccharis patagonica*, *Gaultheria mucronata*, helechos como *Blechnum chilense*, entre otros, y grandes parches cubiertos por capas de musgos del género *Sphagnum* en los espacios entre arbustos.

Hipótesis de trabajo

Con todos estos antecedentes, y con el propósito de evaluar los factores físicos y bióticos que podrían limitar la colonización arbórea en matorrales anegados producidos por la tala o incendio de bosques, se plantean las siguientes hipótesis:

Uno de los factores abióticos que podría limitar la sucesión secundaria es el anegamiento de los suelos. Luego de una perturbación se producen cambios hidrológicos importantes. Las tasas de evapotranspiración disminuyen por la ausencia del dosel, lo cual provocaría un aumento de la napa freática en sitios perturbados, generando matorrales anegados comunes en la Isla Grande de Chiloé.

Hipótesis 1: La remoción del dosel arbóreo produce un cambio significativo en el ciclo hidrológico, disminuyendo las tasas de evapotranspiración y elevando el nivel de la napa freática en sitios perturbados.

La tala de árboles o un incendio puede provocar grandes cambios en las propiedades del suelo, tanto físicas como químicas, incluyendo la pérdida de nutrientes. Este podría ser uno de los factores limitantes para la continuación del proceso sucesional secundario. Los cambios en el suelo pueden traducirse en aumentos en el contenido hídrico y disminución en el nitrógeno disponible para las plantas.

Hipótesis 2: La remoción del dosel arbóreo causaría grandes pérdidas en el capital de nutrientes del ecosistema. Esto, se vería reflejado en una menor disponibilidad de nitrógeno para las plantas (nitrato y amonio) en el suelo de sitios perturbados en comparación al suelo de un bosque no intervenido en la misma área.

La alta cobertura de arbustos en sitios sucesionales, estacionalmente anegados, sugiere también que los arbustos serían más tolerantes a las condiciones de anegamiento que las especies arbóreas colonizadoras (Papic, 2000). Se ha comprobado una asociación entre la colonización de plantas de especies arbóreas y los microhábitats elevados por sobre el nivel del suelo (Papic, 2000). Por el contrario, no se registran plantas de especies arbóreas en micrositios correspondientes a depresiones del suelo, frecuentemente anegadas.

Hipótesis 3: Las plantas arbóreas pioneras del bosque templado germinarían menos en sustratos anegados.

En praderas abandonadas y estacionalmente húmedas, el arbusto *Baccharis patagonica* alcanza coberturas superiores al 50%. Una vez que *Baccharis* se establece en el área, no se observa colonización arbórea. La colonización de los árboles pioneros sombra-intolerantes (Aravena et al., 2002) podría estar limitada entre otros factores por el menor acceso de luz de las plántulas, debido a la densa cobertura de *Baccharis* y *Gaultheria*.

Hipótesis 4: Las plántulas arbóreas pioneras, sombra-intolerante, sobrevivirían menos bajo la sombra de *Baccharis* que en sitios abiertos.

Por lo general, sitios anegados después de la remoción del dosel son invadidos por cojines de musgos del género *Sphagnum*, que ocupan los espacios abiertos entre arbustos. Se ha propuesto que las especies de *Sphagnum* poseen propiedades morfológicas, anatómicas y fisiológicas que generan sustratos orgánicos poco permeables, pobres en nutrientes, ácidos y aislantes de calor (Van Breemen, 1995). Estas condiciones de hábitat, producidas por *Sphagnum* a través de acumulación de materia orgánica, son limitantes del crecimiento de muchas plantas leñosas, manteniendo condiciones locales de alta disponibilidad de luz y saturación de humedad. Estos factores favorecen la persistencia de los cojines de *Sphagnum* (Van Breemen, 1995).

Hipótesis 5: Las condiciones de hábitat producidas por *Sphagnum* serían desfavorables para la germinación, crecimiento y sobrevivencia de plántulas arbóreas pioneras.

Objetivo general

El objetivo principal de esta tesis fue determinar si las alteraciones del ciclo hidrológico, las características fisico-químicas del suelo, y la presencia de *Baccharis* y *Sphagnum* limitan la regeneración arbórea en áreas de matorral secundario en Chiloé.

Otro propósito de esta tesis es evaluar la factibilidad de una posible recuperación del bosque en estos sitios anegados, dominados por especies arbustivas y musgos.

Objetivos específicos

- 1) Registrar las fluctuaciones estacionales de la napa freática en sitios sucesionales dominados por arbustos y musgos, y compararlas con un bosque no intervenido.
- 2) Comparar las tasas de evapotranspiración en bosques y áreas de matorral secundario usando un modelo físico del ciclo hidrológico (Bigelow, 2001).
- 3) Comparar las condiciones de humedad y las propiedades físico-químicas del suelo tales como densidad aparente, pH y disponibilidad de nutrientes entre bosques no intervenidos y sitios adyacentes, con dominancia de arbustos y *Sphagnum*. Relacionar estas propiedades con el tipo de vegetación nativa existente.
- 4) Evaluar las diferencias en germinación de semillas de especies leñosas pioneras en gradientes de humedad del suelo, establecidos en forma experimental.
- 5) Evaluar, mediante transplantes, la sobrevivencia de plántulas de dos especies de árboles pioneros (*Embothrium coccineum* y *Drimys winteri*) bajo y fuera de la cobertura de *Baccharis*.
- 6) Evaluar el efecto de *Sphagnum* en la sobrevivencia de plántulas de árboles pioneros (*Embothrium coccineum* y *Drimys winteri*) en terreno.

Estructura de esta tesis

Los capítulos siguientes se presentan en formato de artículos individuales, con su resumen, introducción, métodos, resultados y discusión.

El capítulo dos, denominado "Alteración del ciclo hidrológico de un bosque templado siempreverde en Chiloé, luego de una perturbación del dosel", examina los aspectos hidrológicos del problema (Fig. 1.1, lado izquierdo). Se utiliza un modelo hidrológico para bosque secundario y matorral sucesional, con el fin de estimar la disminución en las tasas de evapotranspiración (hipótesis 1). También se evalúan las variaciones de la napa freática en sitios forestados y matorral abierto.

El tercer capítulo, titulado "Diferencias en propiedades físico-químicas del suelo entre matorral sucesional y bosques siempreverdes de Chiloé: efectos sobre la sucesión secundaria", pone a prueba la hipótesis 2 evaluando diferencias entre el suelo del bosque no intervenido y sitios adyacentes abiertos post-perturbación (Fig. 1.1, lado derecho). Se hace un análisis por separado de cada parámetro, y finalmente se determina cuál de las variables explica mejor la separación entre los tipos de vegetación de cada sitio.

El cuarto capítulo, "Limitantes a la regeneración arbórea en matorrales sucesionales post-perturbación por fuego en la Isla Grande de Chiloé", pone a prueba las tres últimas hipótesis de esta tesis. Aquí se evalúan los efectos bióticos que podrían ser limitantes de la sucesión secundaria. Se hace una evaluación en terreno de la sobrevivencia de dos especies arbóreas pioneras bajo distintos tratamientos en el

matorral sucesional. Además, se cuantificó la regeneración arbórea en las áreas de matorral.

Finalmente, en el quinto capítulo, se integran los resultados de los efectos abióticos y bióticos sobre la regeneración en áreas deforestadas re-examinando el modelo presentado en la introducción y se discuten las estrategias de manejo que podrían acelerar la sucesión en el matorral inundado.

FIGURAS

Figura 1.1. La destrucción del bosque y sus consecuencias sobre el suelo y el balance hidrológico. Esquema del planteamiento del problema de esta tesis.

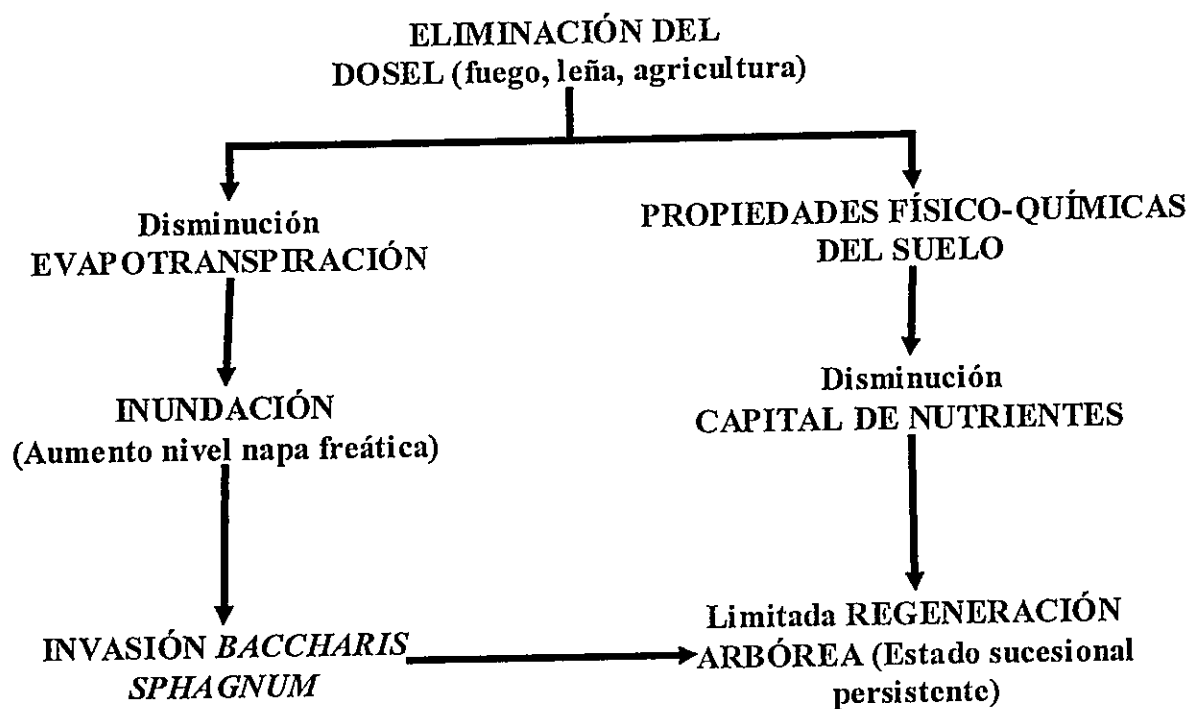


Figura 1.2. Imagen satelital donde en gris-verde se muestran las áreas cubiertas de matorral en la comuna de Ancud, en el año 1985. El área total de matorrales para la comuna es de 4.752,60 hectáreas (2,67 % de la superficie total de la comuna).

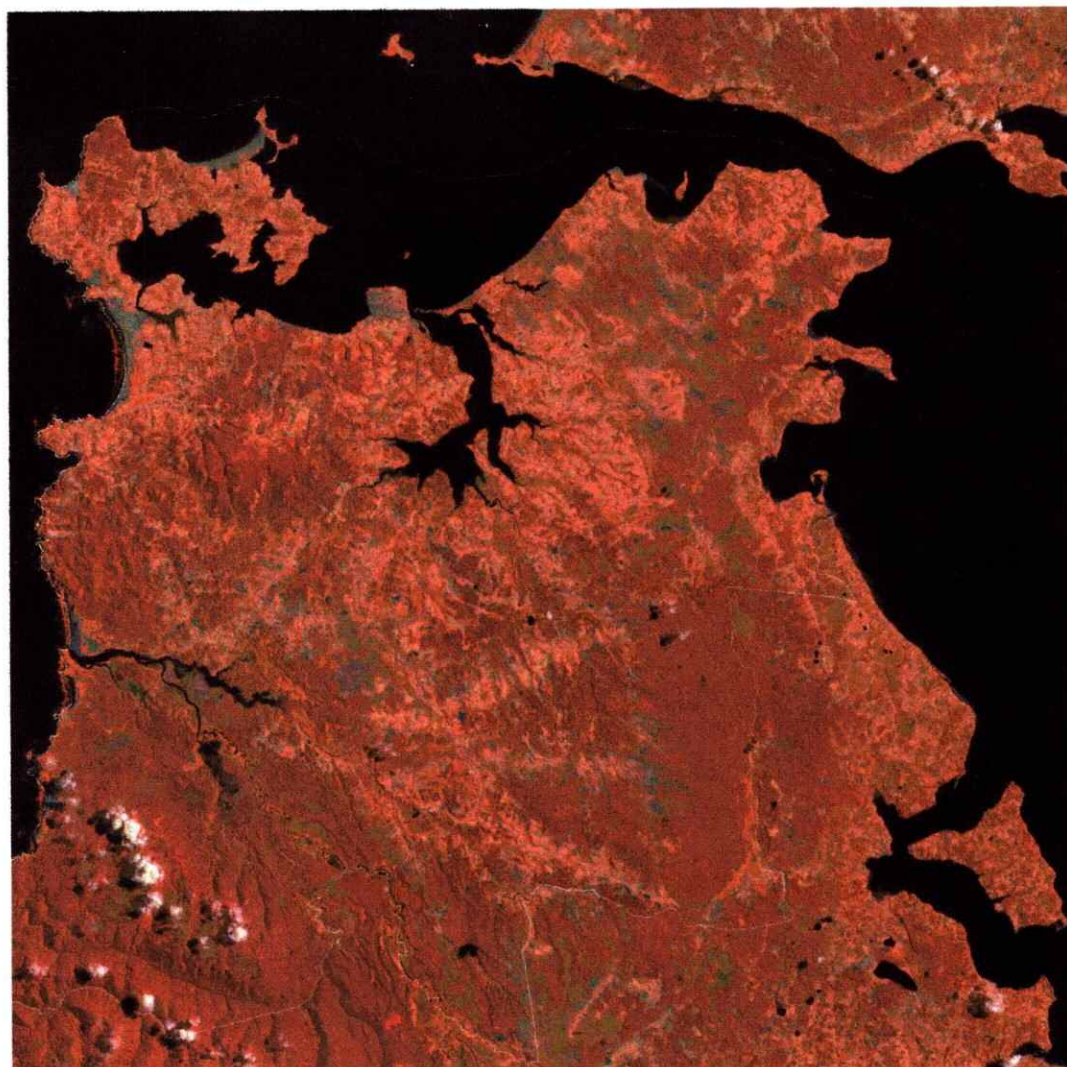


Imagen Landsat 5 TMI
25 de Enero 1985

Composición
Falso Color

8 0 8 16 Kilometers

Figura 1.3. Imagen satelital donde en gris-verde se muestran las áreas de matorral en la comuna de Ancud en el año 1999. El área total de matorrales para la comuna es de 13.076,65 hectáreas (7,35 % de la superficie total de la comuna).

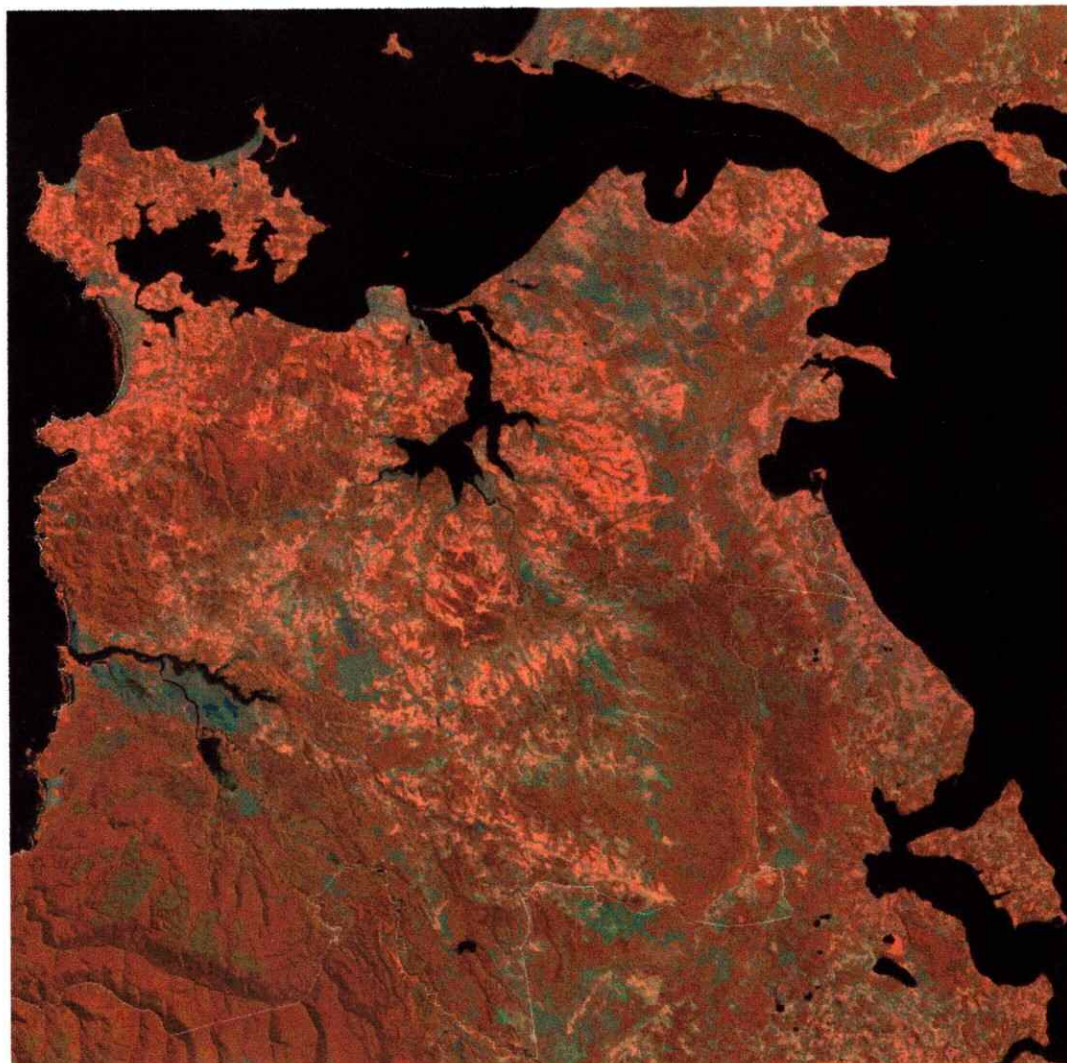


Imagen Landsat 7 ETH+
23 de Octubre, 1999

Composición
Falso Color

8 0 8 16 Kilometers

LITERATURA CITADA

- Aber, J.D. & Melillo, J.M. (1991). Ecosystem water balances and realized photosynthesis. In *Terrestrial Ecosystems*, pp. 101-117. Saunders College Publishing, a Division of Holt, Rinehart and Winston, Inc.
- Aceituno, P., Fuenzalida, H., & Rosenblüth, B. (1993). Climate along the extratropical west coast of South America. In *Earth systems responses to global change* (eds H. Mooney, E. Fuentes & Kromberg), pp. 61-70. London, Academic Press.
- Aravena, J.C., Carmona, M.R., Pérez, C.A., & Armesto, J.J. (2002) Changes in tree species richness, stand structure and soil properties in a successional chronosequence of forest fragments in northern Chilóe Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75, 339-360.
- Armesto, J.J., León-Lobos, P., & Arroyo, M.T.K. (1996). Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: una isla biogeográfica. In *Ecología de los bosques nativos de Chile* (eds J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo), pp. 23-27. Editorial Universitaria, Santiago.
- Armesto, J.J., Villagrán, C., & Donoso, C. (1994) Desde la era glacial a la industrial: La historia del bosque templado chileno. *Ambiente y Desarrollo*, Vol. X, 66-72.
- Arroyo, M.T.K., Cavieres, L., Peñalosa, A., Riveros, M., & Faggi, A.M. (1996). Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. In *Ecología de los bosques nativos de Chile* (eds J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo), pp. 71-100. Editorial Universitaria, Santiago.
- Bigelow, S. (2001) Evapotranspiration modeled from stands of three broad-leaved tropical trees in Costa Rica. *Hydrological Processes*, 15, 2779-2796.
- Bormann, F.H. & Likens, G.E. (1979) *Pattern and Process in a Forested Ecosystem* Springer-Verlag New York Inc.
- Clements, F.E. (1916) *Plant succession: An analysis of the development of vegetation.* Carnegie Inst. Washington Publ.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111, 1119-1144.

- Christie, D.A. & Armesto, J.J. (2003) Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology*, 91, 776-784.
- Donoso, C. (1994) *Ecología Forestal. El bosque y su medio ambiente*, 4ª edición edn. Editorial Universitaria.
- Gilpin, M.E. & Case, T.J. (1976) Multiple domains of attraction in competition communities. *Nature*, 261, 40-42s.
- Heusser, C.J. (1966) Late-Pleistocene pollen diagrams from the Province of Llanquihue, Southern Chile. *American Philosophical Society Proceedings*, 110, 269-305.
- Heusser, C.J. (1984) Late-Glacial-Holocene Climate of the Lake District of Chile. *Quaternary Research*, 22, 77-90.
- Holmes, W.E. & Zak, D.R. (1999) Soil microbial control of nitrogen loss following clear-cut harvest in northern hardwood ecosystems. *Ecological Applications*, 9, 202-215.
- INFOR (1999). Informe Regional de la Décima Región. In *Catastro y evaluación de recursos vegetacionales nativos de Chile*.
- Jarvis, P.G. & McNaughton, K.G. (1986) Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Advances in ecological research*, 15, 1-45.
- Lara, A., Donoso, C., & Aravena, J.C. (1996). La conservación del bosque nativo de Chile: problemas y desafíos. In *Ecología de los bosques nativos de Chile* (eds J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo), pp. 335-362. Editorial Universitaria, Santiago.
- Larcher, W. (1995). Water Relations. In *Physiological Plant Ecology*, pp. 215-275. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Likens, G.E., Bormann, F.H., Pierce, R.S., Eaton, J.S., & N.M., J. (1977). Hydrology. In *Biogeochemistry of a forested ecosystem*, pp. 14-29. Springer-Verlag New York Inc.
- Likens, G.E., Bormann, F.H., Pierce, R.S., & Reiners, W.A. (1978) Recovery of a deforested ecosystem. *Science*, 199, 492-496.
- Lusk, C. (1995) Seed size, establishment sites and species coexistence in a Chilean rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 6, 249-256.
- May, R.M. (1977) Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269, 471-477.
- Noy-Meir, I. (1975) Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology*, 65, 459-481.

- Papic, C. (2000) Regeneración de plántulas arbóreas sobre material leñoso en descomposición en un bosque sucesional de Chiloé, Chile. Tesis de Magíster en Ciencias con mención en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Peña, O. & Schneider, H. (1978) Diccionario de climatología Ediciones Universitarias de Valparaíso, Universidad Católica de Valparaíso.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L., & Armesto, J.J. (1987) Models, Mechanisms and Pathways of Succession. *The Botanical Review*, 53, 335-371.
- Raven, P.H., Evert, R.F., & Eichhorn, S.E. (1992) *Biology of plants*, Fifth edn. Worth Publishers, New York.
- Roy, V. (1998) Impacts of the modification of the hydrological regime by clearcutting and draining forested wetlands on growth of natural and planted seedlings. Ph.D Dissertation, Université Laval, Québec, Canada.
- Ruthsatz, B. & Villagrán, C. (1991) Vegetation pattern and soil nutrients of a Magellanic moorland on the Cordillera de Piuchué, Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64, 461-478.
- San Martin, J., Troncoso, A., Ramírez, C., San Martin, C., & Duarte, A. (1990) Estudio florístico y vegetacional de los bosques pantanosos nativos de la cordillera costera entre los ríos Rapel y Mataquito, Chile central. *Revista Geográfica de Chile, Terra Australis*, 33, 103-128.
- Schofield, W.B. (1985). The Peat Mosses- Subclass Sphagnidae. In *Introduction to Bryology*, pp. 32-48. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey.
- Shukla, J. & Mintz, Y. (1982) Influence of land surface evapotranspiration on the earth's climate. *Science*, 215, 1498-1501.
- Stern, C.H.R. (1990) Tephrochronology of Southernmost Patagonia. *National Geographic Research*, 6, 110-126.
- Van Breemen, N. (1995) How *Sphagnum* bogs down other plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 270-275.
- Veblen, T.T., Ashton, D.H., Schlegel, F.M., & Veblen, A.T. (1977) Plant succession in a timberline depressed by vulcanism in South-central Chile. *Journal of Biogeography*, 4, 275-294.
- Veblen, T.T., Donoso, C., Schlegel, F.M., & Escobar, B. (1981) Forest dynamics in South-central Chile. *Journal of Biogeography*, 8, 211-247.

Veit, H. & Garleff, K. (1996). Evolución del paisaje cuaternario y los suelos en Chile central-sur. In *Ecología de los bosques nativos de Chile* (eds J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo), pp. 29-50. Editorial Universitaria.

Villagrán, C. (1988) Late Quaternary Vegetation of Southern Isla Grande de Chiloé, Chile. *Quaternary Research*, 30, 304-314.

Villagrán, C. (1991) Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el Tardiglacial y Postglacial. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64, 447-460.

Villagrán, C. & Hinojosa, L.F. (1997) Historia de los Bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis Fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70, 241-267.

Waring, R.H. & Schlesinger, W.H. (1985). Hydrology of forest ecosystems. In *Forest Ecosystems. Concepts and Management*, pp. 94-120. Academic Press, Inc.

CAPÍTULO 2

ALTERACIÓN DEL CICLO HIDROLÓGICO DE UN BOSQUE TEMPLADO SIEMPREVERDE EN CHILOÉ, LUEGO DE UNA PERTURBACIÓN DEL DOSEL

RESUMEN

Basados en un modelo simple del ciclo hidrológico de un bosque, estimamos el balance hídrico de dos ecosistemas comunes en el paisaje antropogénico de la Isla de Chiloé: un bosque secundario siempreverde en crecimiento, y un matorral sucesional establecido post-perturbación del bosque. Postulamos que la remoción del dosel del bosque, mediante el uso de tala y fuego, podría causar una reducción importante de la evapotranspiración, favoreciendo anegamientos prolongados del suelo y alteración del nivel de la napa freática.

Usamos la ecuación de Penman-Monteith y el modelo de intercepción de Gash para estimar las diferencias en la tasa de evapotranspiración de un bosque templado siempreverde y el matorral post-perturbación. Este proceso regula en gran medida el flujo hidrológico del ecosistema. Los niveles freáticos en el bosque y matorral secundario de Chiloé fueron medidos mensualmente durante un año y medio.

Estimamos que la evapotranspiración en un ecosistema de bosque siempreverde representa un 45 % de la precipitación incidente. En el matorral secundario, que reemplaza el bosque, este valor se reduce a un 11%, principalmente debido a una disminución en la superficie foliar de intercepción. Esta importante disminución en las tasas de evapotranspiración se ven reflejadas en un ascenso promedio de 35 cm en el nivel freático en zonas de matorral. El nivel de la napa freática en el matorral es más superficial que en el bosque durante todo el año, incluso llegando a la superficie en meses con mayor precipitación. Estas condiciones de anegamiento limitarían fuertemente el proceso de regeneración de las especies arbóreas, inhibiendo el progreso de la sucesión forestal.

Palabras claves: evapotranspiración, matorral sucesional, napa freática, Penman-Monteith, Chiloé.

INTRODUCCIÓN

Las condiciones hidrológicas de un sitio son fuertemente dependientes de la cobertura vegetal y drenaje del suelo. La remoción del dosel de un bosque, altera la hidrología y eleva los niveles de la napa freática en sitios perturbados. Diversos estudios han documentado cambios en los niveles freáticos después de la tala de bosques (Roy, 1998; Ruprecht & Schofield, 1991). Roy (1998) demostró que los controles hidrológicos fueron modificados por la tala y cambios de drenaje. El nivel promedio de la napa freática subió después de la tala en 13 y en 5 cm en suelos tipo mineral y orgánico respectivamente.

Los árboles influyen fuertemente en la hidrología de los ecosistemas terrestres. Las principales vías de pérdida de agua de un ecosistema forestal son la evaporación de superficies húmedas, transpiración de las hojas, y el drenaje de los suelos. Los árboles extraen agua del suelo y la devuelven a la atmósfera vía transpiración y/o evaporación y, por lo tanto, su presencia puede ser crítica para el balance hídrico de un ecosistema forestal. Jones y colaboradores (1994) han propuesto que los árboles actuarían como ingenieros ecosistémicos, es decir, especies con un gran control sobre procesos y funciones del ecosistema y cuya presencia crea condiciones de hábitat (e.g., microclima) de las cuales otras especies dependen. Puede decirse que parte de su efecto en la comunidad biológica es la de ingenieros físicos, ya que poseen estructuras que controlan el flujo de recursos para otras especies (e.g., dosel controla el escurrimiento o intercepción de la precipitación). Los árboles podrían así actuar como una "bomba de

agua" natural, controlando el nivel de agua del suelo, a través de absorción por las raíces y transpiración foliar. Si los árboles son removidos o reemplazados por otras plantas de diferente biomasa y estructura, el flujo de agua cambiaría debido a que se alteraría la interceptación y transpiración. Si las superficies de transpiración e interceptación son menores y el drenaje es pobre, se crearían condiciones de anegamiento que alterarían el proceso de sucesión, favoreciendo especies capaces de tolerar el anegamiento.

Si las especies tolerantes que colonizan el sitio post-perturbación, o las nuevas condiciones hidrológicas, no permiten el establecimiento de especies arbóreas, la sucesión podría quedar detenida en su etapa inicial. En estos casos, la composición de la comunidad sucesional podría mantenerse en un estado estable hasta que algún tipo de perturbación altere las condiciones, permitiendo el establecimiento de otras especies. Tales situaciones han sido consideradas como ejemplos de estados estables alternativos (Gilpin & Case, 1976; May, 1977; Noy-Meir, 1975).

Partiendo de un modelo simple del flujo hidrológico en un ecosistema forestal (Fig. 2.3), es posible hacer predicciones sobre la magnitud de los vectores hidrológicos componentes del ciclo, a nivel de rodal, después de una perturbación como la tala de árboles o un incendio. Del total de la precipitación incidente (P), un porcentaje es interceptado (I) por el follaje del dosel y devuelto a la atmósfera por evaporación. El resto, fluye al interior del bosque infiltrada por el follaje (precipitación directa, P_d) y troncos (escurrimiento fustal, E_f), lo que representamos en el modelo como precipitación neta (P_{net}). Una pequeña parte de la precipitación directa es interceptada por el estrato herbáceo o sotobosque, el resto llega al suelo, donde una fracción es capturada por la

vegetación e incorporada a su biomasa, y el resto se infiltra en los diferentes horizontes del suelo hasta convertirse en agua de drenaje que finalmente va a dar a los ríos o a las napas subterráneas. Además de la precipitación interceptada por el dosel y el sotobosque que puede ser evaporada directamente, las plantas transpiran (T), contribuyendo así a evaporar el agua contenida en el suelo forestal. Tanto la interceptación como la transpiración de las plantas contribuyen al proceso de evapotranspiración (ET).

Durante la estación de crecimiento, ET es un factor importante que regula el flujo hidrológico en las cuencas forestadas (Bormann & Likens, 1979; Likens et al., 1977). La noción de evapotranspiración potencial fue introducida por C. W. Thornthwaite (1899-1963), quien la definió como el flujo de agua que se produciría desde una superficie cubierta de vegetación, si la humedad del suelo y del aire fuese suficiente para permitir libremente la transpiración. El principal factor que controla la tasa de transpiración foliar es la apertura de los estomas (Jarvis & McNaughton, 1986), por lo que la conductancia estomática es una variable biológica relevante en la estimación de ET. La variable física más relevante es la temperatura del aire debido a que la tasa de evaporación se duplica por cada 10° C. Los estomas se cierran cuando las temperaturas exceden los 30°-35° C (Raven et al., 1992). Si el aire es muy húmedo, el viento disminuye la transpiración, enfriando la hoja, pero una brisa seca puede aumentar la evaporación (Larcher, 1995; Raven et al., 1992).

El vapor de agua contribuye a la precipitación en la Tierra, especialmente en áreas costeras. A escala global, el 65% del agua que cae en el planeta proviene del reciclaje asociado a la evapotranspiración (Shukla & Mintz, 1982). El tipo de vegetación

presente, influye también en las tasas de evapotranspiración. Esta puede disminuir hasta en un 45% en ausencia de árboles (Waring & Schlesinger, 1985). En bosques deciduos del hemisferio norte, la evapotranspiración da cuenta de más del 50% de la precipitación incidente (Aber & Federer, 1992; Jarvis et al., 1997; Kimball et al., 1997; Larcher, 1995; White et al., 1998).

Desde el siglo XIX, al iniciarse la colonización europea de las regiones de la Araucanía y Los Lagos la cobertura de bosques ha ido declinando debido al uso indiscriminado del fuego, la utilización de madera o leña y habilitación de terrenos para la agricultura y ganadería. Desde 1850 hasta hoy, han tenido lugar los mayores procesos de explotación y destrucción del bosque nativo (Armesto et al., 1994; Lara et al., 1996). Debido a las características de pobre drenaje de los suelos post-glaciales, la tala del bosque puede tener efectos irreversibles sobre la hidrología del ecosistema. La desaparición del dosel de los bosques templados siempreverdes puede causar una reducción importante de la evapotranspiración, produciendo inundaciones en tierras bajas y depresiones con drenaje pobre (Willson & Armesto, 1996). La regeneración del bosque podría verse limitada por los cambios en la hidrología del suelo derivando en un proceso sucesional retardado debido a períodos prolongados de anegamiento (Papic, 2000). El establecimiento de plántulas de árboles en áreas sucesionales estacionalmente anegadas es favorecido por la presencia de detritus leñoso grueso originados por la perturbación. Papic (2000) sugiere que la permanencia de detritus leñosos en áreas perturbadas favorecería la colonización de especies arbóreas en etapas tempranas de la sucesión en bosques de Chiloé, previniendo la monopolización del sustrato por especies

arbustivas como *Baccharis* y amortiguando los efectos negativos del anegamiento del suelo. El establecimiento de árboles pioneros como *Drimys winteri* y *Nothofagus nitida*, parece ser muy lento o inexistente en comparación con sitios más secos. Este cambio en el paisaje puede ser irreversible debido a que el anegamiento de los terrenos podría impedir la invasión arbórea.

En Chiloé, y específicamente en Ancud, la superficie de praderas, matorrales y humedales, ocupan 72 mil hectáreas, lo que representa el 41% del total de la superficie comunal (INFOR, 1999). Este porcentaje es importante si consideramos que gran parte del llamado matorral en Chiloé está en áreas sujetas a anegamiento estacional y que probablemente ocupaban áreas previamente forestadas. Postulamos que la desaparición del dosel arbóreo podría causar una reducción importante de la evapotranspiración, favoreciendo inundaciones o anegamientos prolongados por aumento en el nivel de la napa freática, especialmente en suelos de drenaje pobre (e.g., tipo ñadi). La saturación de los suelos por una reducción de ET puede tener además efectos sobre la disponibilidad de nutrientes y concentración de elementos tóxicos (e.g. amonio) para las plantas, y afectar la capacidad de las raíces para absorber nutrientes. La falta de oxígeno en suelos inundados puede inhibir la actividad de las raíces e incluso dañarlas (Ruthsatz & Villagrán, 1991). En suelos inundados el aire es desplazado y el oxígeno en el agua se agota rápidamente por la respiración de las raíces y de microorganismos (Larcher, 1995; Waring & Schlesinger, 1985), favoreciendo pérdidas de nitrógeno por desnitrificación (Pérez et al., 2003). Estos antecedentes nos llevan a plantearnos la necesidad de modelar y entender el ciclo hidrológico en un ecosistema de bosque siempreverde y en el

matorral establecido post-perturbación del bosque, para determinar los cambios en el balance hídrico que siguen a la tala e incendio del dosel, y cuantificar sus efectos sobre los niveles de la napa freática y el proceso sucesional.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Estación Biológica Senda Darwin, comuna de Ancud, al noroeste de la Isla Grande de Chiloé (41° 50' S) (Fig. 2.1). La precipitación anual oscila entre 2000 y 2500 mm, de los cuales un 11 % cae durante los meses de enero y febrero (Di Castri & Hajek, 1976). Los suelos predominantes son del tipo "ñadis" (Veit & Garleff, 1996), correspondientes al orden de los andosoles según el sistema canadiense de clasificación de suelos (FAO-UNESCO, 1971). Estos suelos se caracterizan por presentar saturación hídrica prolongada, especialmente durante los meses de invierno, debido a la presencia de una capa impermeable de óxidos de hierro y aluminio que en estos sitios se encuentra a una profundidad de 52 ± 3 cms bajo la superficie del suelo. Ocupan depresiones del relieve, así como planicies fluvio-glaciales caracterizadas por un drenaje pobre (Aravena, 1991).

En el norte de la Isla de Chiloé, el uso del fuego para despejar áreas de bosque para el ganado y agricultura ha generado un mosaico de bosques, praderas y extensas áreas dominadas por especies arbustivas tales como *Baccharis patagonica*, *Gaultheria mucronata*, *Myrteola nummularia*, con abundantes helechos como *Blechnum chilense* y *Blechnum penna-marina*, y parches cubiertos de musgos, principalmente especies del

género *Sphagnum*, que cubren los espacios entre los arbustos. El estrato herbáceo de estos matorrales está formado fundamentalmente por especies palustres de Cyperaceae, Apiaceae y Juncaceae. Es común observar en estas áreas de matorral la presencia de troncos caídos y tocones que son evidencia de que los sitios tuvieron originalmente una vegetación boscosa.

Los bosques adyacentes a las áreas de matorral están dominados por un dosel de *Drimys winteri*, *Podocarpus nubigena* y *Nothofagus nitida*, y un sub-dosel compuesto principalmente por *Amomyrtus meli*, *Amomyrtus luma*, *Tepualia stipularis* y *Caldecluvia paniculata*, entre otros.

Para realizar este estudio, se seleccionaron dos áreas: un bosque secundario en crecimiento, y un matorral sucesional adyacente a este bosque. Las comparaciones de ET se hicieron en un sitio con estas dos áreas. Las mediciones de napa freática se hicieron en dos sitios, cada uno de ellos con un bosque y matorral adyacente.

MÉTODOS

Estimación del balance hídrico

Precipitación incidente (P): Para modelar el ciclo hidrológico, se instalaron 12 pluviómetros en dos sitios sin dosel arbóreo, los cuales nos permitieron estimar la precipitación incidente. Además, se usaron los registros cada una hora de la estación meteorológica de la Estación Biológica Senda Darwin, Chiloé, para los datos de

temperatura del aire, humedad relativa, radiación solar, y un dato adicional de precipitación.

Precipitación directa (P_d) y escurrimiento fustal (E_f): Se instalaron 12 colectores de precipitación directa bajo el dosel y 10 de escurrimiento fustal, en una parcela de 30 x 30 m en un área de bosque adyacente al matorral. Se estimó la precipitación neta (P_{net}), calculando el volumen de lluvia que alcanza el piso del bosque, sumando la precipitación directa bajo el dosel (i.e. lluvia que cae a través de claros del dosel y por goteo de las hojas) y el escurrimiento fustal ($P_{net} = P_d + E_f$). Este dato fue luego comparado con el valor estimado de intercepción a través del modelo de intercepción de Gash y colaboradores (1995). Para obtener el valor final se utilizó el valor mínimo de la diferencia de suma de cuadrados entre lo que el modelo predice y el P_{net} observado. Los colectores de precipitación bajo el dosel consistían en embudos de 22 cm de diámetro, instalados a 1 m de altura, conectados por una manguera a un bidón de polietileno de 5 litros (Fig. 2.2a). Los colectores de escurrimiento fustal consistían en un canal de goma de 2 cm de grosor, colocado alrededor del tronco de un árbol a una altura aproximada de 1.5 m del suelo formando un collar que rodeaba el tronco del árbol con forma de espiral (Fig. 2.2b). Este canal, daba cuatro vueltas al tronco, y terminaba en una manguera que llevaba el agua desde el punto más bajo del espiral a un bidón de polietileno de 25 litros. Los árboles seleccionados para el muestreo tenían troncos entre 9 y 24 cm de diámetro a 1.5 m de altura sobre el suelo y eran representativos de la distribución de tamaños del rodal (Aravena et al., 2002). La precipitación bajo el dosel (P_d) se midió mensualmente y

el escurrimiento fustal (E_i), semanalmente. Para el análisis, se consideró un total de 20 eventos cortos (1-2 días) de lluvia distribuidos a lo largo de 12 meses entre julio de 2002 y julio de 2003, considerados como eventos discretos en los cuales se contó con ambas mediciones. Con estos datos se obtuvieron estimaciones de precipitación neta del bosque (P_{net} = precipitación directa y escurrimiento fustal).

Intercepción (I): La simple resta de la precipitación total incidente menos la suma de la precipitación directa del dosel y el escurrimiento fustal lleva a una sobreestimación de las pérdidas de agua por intercepción. Por esto, para estimar la intercepción nos basamos en el modelo analítico de Gash y colaboradores (1995). La capacidad del dosel para retener el agua que cae de la lluvia (C_t) depende de la precipitación total en un área sin dosel (P), la fracción de claros del dosel (p_c), la transpiración del dosel húmedo (E_i) y el agua almacenada en el dosel antes de que comience el evento de lluvia (C_{t-1}) (Ec. 1). Para estimar la capacidad máxima del dosel para retener agua (S), y así también la precipitación neta bajo el dosel (P_{net}), se simuló P_{net} con distintos S , lo cual fue comparado posteriormente con la P_{net} medida en terreno (Ec. 2). Así, se determinó la cantidad de agua de lluvia retenida por el dosel. El exceso de precipitación fue convertido directamente en precipitación neta (Valente et al., 1997). Para el caso del matorral, se usó un valor de S obtenido de la literatura (Navar & Bryan, 1994).

$$C_t = P(1 - p_c) - E_i + C_{t-1} \quad (1)$$

$$P_{net} = C_t - S + P * p_c \quad (2)$$

Transpiración: Para estimar la transpiración del dosel en matorral sucesional y bosque secundario, se usó la ecuación de Penman-Monteith (Monteith & Unsworth, 1990) modificada por Bigelow (Bigelow, 2001):

$$E_c = \frac{(1 - p_c) (\Delta R_n + \rho c_p \{e_s(T) - e\} g_a)}{\lambda (\Delta + \gamma (1 + g_a/g_c))} \quad (3)$$

Esta ecuación tiene parámetros físicos y biológicos. En el numerador de la ecuación están los términos que afectan la demanda evaporativa: radiación neta absorbida por el dosel (R_n); el efecto integrado del déficit de saturación atmosférica ($\{e_s(T) - e\}$); y la conductancia aerodinámica (g_a) del dosel. Fue modificada agregando $(1 - p_c)$, que representa la cobertura relativa del dosel. En el denominador de la ecuación están los términos que restringen la transferencia de vapor de agua desde las hojas, específicamente, la razón entre la conductancia aerodinámica (g_a) y la conductancia del dosel (g_c). Los otros términos son constantes físicas definidas en el Anexo 1. El modelo se corrió en intervalos de 1 hora de acuerdo con la frecuencia de colección de datos de la estación meteorológica.

La transpiración del sotobosque fue estimada a través de la siguiente ecuación:

$$E_u = \frac{p_c \Delta R_n}{\lambda (\Delta + \gamma)} \quad (4)$$

estimada al multiplicar la tasa de evaporación en equilibrio, por la fracción de claros en el dosel. Las estimaciones de parámetros como conductancia aerodinámica (g_a) y conductancia de dosel (g_c) fueron derivadas de acuerdo a Bigelow (2001).

Conductancia estomática: La conductancia estomática fue medida en un día despejado de otoño en el mes de abril con un Analizador de gases Infra Rojo "IRGA" (Infra Red Gas Analyser, CIRAS-1, PP-Systems Haverhill, MA, U.S.A), cada 2 horas, desde las 9 am a las 5 pm, en hojas de sombra en 5 individuos de *D. winteri* en el interior del bosque, y hojas de sol en 5 individuos de la misma especie ubicados en el borde con un matorral (para estimar la situación del follaje sobre el dosel). En el matorral, las mediciones se realizaron en hojas de sol de 7 individuos de *B. patagonica*. Se seleccionaron estas dos especies porque son dominantes del dosel del bosque secundario y del matorral establecido después de la perturbación del bosque respectivamente. Los valores de conductancia estomática se usaron para estimar la conductancia del dosel (g_c). La estimación de la conductancia estomática contribuye en menos del 1% a la incerteza del análisis por lo que no es una fuente de error importante (Bigelow 2001).

Índice de área foliar (IAF): Para determinar el índice de área foliar del bosque y matorral secundario (necesario para las estimaciones de conductancia del dosel, g_c) se usaron dos analizadores de dosel LAI-2000 (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA). Se tomaron puntos al azar para comparar dos lecturas simultáneas del LAI-2000 bajo dosel

y en una pradera abierta, sin dosel. Estas mediciones nos proporcionaron también, datos de porcentaje de apertura del dosel (p_c).

Mediciones de profundidad de la napa freática: Se registraron los niveles de la napa freática en el matorral y bosque adyacente, usando tubos de PVC de 1 metro de largo instalados en dos sitios representativos de cada tipo de vegetación. Se instalaron 6 tubos en el matorral y 6 en áreas de bosque. Los tubos se perforaron en la parte inferior para permitir el libre ingreso del agua y se enterraron en el suelo hasta alcanzar el suelo mineral en donde la penetración ya no era posible. Tanto en el matorral como en el bosque, el suelo mineral se encuentra a una profundidad de 52 ± 3 cm bajo la superficie del suelo. Cada mes, durante 2002 y 2003, se registraron los niveles de la napa freática en cada sitio mediante un flotador localizado en el interior del tubo. Para el análisis estadístico de estos datos se usó un análisis de varianza de medidas repetidas, considerando el factor vegetación (bosque y matorral).

RESULTADOS

Evapotranspiración

La evapotranspiración es un componente importante en el balance hídrico del bosque templado siempreverde de Chiloé (Tabla 2.1), contribuyendo un 45% a las pérdidas de agua del ecosistema. La energía proveniente de la radiación neta estimada para el bosque ($R_n = 240.2$ mm eq) no sería suficiente para evapotranspirar los 951.77 mm (Tabla 2.1), esto sugiere que el calor está siendo extraído de masas de aire por advección. Esto es

consistente con lo que plantea Calder (1998) para climas templados húmedos. En el caso del matorral, los arbustos son menos capaces de extraer este tipo de energía ya que no están fuertemente acoplados a la atmósfera, por lo tanto, son mucho más dependientes de la radiación neta como fuente de calor para la evapotranspiración.

Los índices de área foliar son marcadamente diferentes entre el bosque y el matorral secundario (Tabla 2.2), valores que reflejan las características contrastantes de ambos hábitats. El matorral presentó un IAF de 2.2 ± 0.25 y el bosque de 5.0 ± 0.1 . La fracción de claros (p_c) en cada tipo de vegetación también reflejan estas diferencias. Los sitios de matorral secundario son más abiertos que el bosque, con amplios espacios entre los arbustos. La cobertura arbustiva está constituida principalmente por *Baccharis patagonica*.

El balance hídrico del bosque de Chiloé (Fig. 2.3), según el modelo, indica que el 45% del agua de lluvia que recibe el bosque retorna a la atmósfera por evapotranspiración. Más de la mitad de este valor corresponde a la interceptación del dosel que alcanza el 31% de la precipitación incidente. La transpiración del dosel y del sotobosque contribuye en menor medida al total de ET, con sólo un 14%. El agua que no es interceptada por el dosel, cae al suelo como precipitación directa (P_d) a través del dosel o como escurrimiento fustal (E_f). Ambos componentes suman 67% del agua caída. Esta agua puede ser reutilizada por las plantas o infiltrada a capas más profundas del suelo alcanzando las napas subterráneas.

Al excluir los árboles del modelo hidrológico del rodal, simulando el efecto de una tala o roce (Fig. 2.4), ET declina considerablemente. De un 45% en el bosque

intacto, ET disminuye a un 11%, debido a que la intercepción y transpiración del dosel se reducen a 8% y 3% respectivamente. Consecuentemente, el agua de lluvia que alcanza el suelo (P_{net}) asciende a 91%, lo que tiene un impacto directo en los niveles de la napa freática en bosque y matorral (Fig. 2.5).

Profundidad de la napa freática

Nuestras mediciones indican que los niveles de la napa freática del bosque y matorral secundario fluctuaron estacionalmente a través del año (Fig. 2.5). En el matorral, donde el bosque fue eliminado, el nivel de la napa fue siempre mucho más superficial que el bosque. El nivel promedio para el año fue de 10 cm de profundidad para el matorral secundario, y de 45 cm bajo el suelo en el bosque. Esta diferencia es estadísticamente significativa ($F_{(1,20)} = 67.92, p < 0.001$). El nivel freático del matorral fue más superficial que el del bosque durante todo el año, incluso alcanzando la superficie en los meses con mayor precipitación (Fig. 2.5).

DISCUSIÓN

La precipitación que entra a una cuenca, puede salir por tres vías: a) evaporación desde las hojas y superficie del suelo a la atmósfera (evapotranspiración), b) infiltración hacia las capas más profundas del suelo, incluyendo transferencia lateral a través del estrato geológico profundo, y c) por los ríos a través de escorrentía superficial. La evapotranspiración es considerada uno de los factores fundamentales que regulan el flujo

de los ríos que salen de la cuenca. Debido a que el flujo químico está íntimamente ligado al ciclo hidrológico, los efectos de los eventos de perturbación que alteran los flujos hidrológicos tienen efectos en los presupuestos de nutrientes del ecosistema terrestre y acuático. Existen diversos estudios que documentan la variación de los nutrientes vía hidrológica (Godoy et al., 1999; Likens et al., 1978; Perakis & Hedin, 2002; Salmon et al., 2001). Se ha documentado que la disminución de la evapotranspiración después de una perturbación de la vegetación de la cuenca (Huber et al., 1985; Swift et al., 1975; Whitehead & Kelliher, 1991), produciría un aumento del flujo de los ríos.

El tipo de cobertura vegetal de una cuenca determina la tasa de evapotranspiración y puede también ejercer un control indirecto de las precipitaciones regionales. Pero esta conexión entre evapotranspiración y precipitación ha sido difícil de demostrar de forma precisa, ya que depende de un gran número de procesos dinámicos y termodinámicos, que deben ser cuantificados (Shukla & Mintz, 1982).

La pérdida del dosel del bosque debido a una perturbación como la tala o fuego, elimina completamente la superficie de intercepción de la precipitación, o al menos la reduce considerablemente en el caso de que el sitio sea colonizado por arbustos tolerantes a suelos húmedos (Papic, 2000). El modelo hidrológico del bosque sin perturbación, usando datos estimados en este trabajo, predijo que el 45% del agua que cae por precipitación retorna a la atmósfera en forma de vapor de agua. En áreas de matorral secundario, la mayor parte de la precipitación llega directamente al suelo o a la cobertura de arbustos, los cuales tienen una superficie de intercepción mucho menor que los árboles que conforman varios estratos en el bosque templado siempreverde

(Gutiérrez et al., 2004). Eso hace que el vector de ET haya disminuido a un 11% de la precipitación incidente. Esta disminución en la ET entre el bosque y el matorral secundario (c. 75%) fue mucho mayor que la reducción en el índice de área foliar estimado en este trabajo (c. 56%). Igualmente, se observó una marcada disminución en la intercepción por el follaje (77%). Una consecuencia directa de este cambio en la superficie de intercepción asociada al tipo de cobertura fue el aumento en el nivel freático. La precipitación neta aumentó en el caso del matorral a un 91%, es decir, prácticamente toda el agua caída impactaría directamente al suelo, provocando el aumento del nivel freático y anegamiento superficial en el caso de suelos de pobre infiltración como son los del área de estudio. El nivel de la napa freática fue más superficial en suelos de matorral secundario que en el bosque adyacente, durante todo el año.

Estos cambios de los flujos hidrológicos debido a perturbaciones antropogénicas pueden tener consecuencias en el proceso de sucesión de los sitios alterados, limitando la regeneración arbórea (Papic, 2000). Esta interrupción del proceso sucesional podría ser irreversible, al menos por un período prolongado hasta que el drenaje cambie. La regeneración arbórea en los matorrales secundarios producidos por perturbación humana es muy baja (ver capítulo 4), quizás porque la mayoría de las especies que podrían regenerar en estas áreas adyacentes a bosques no son capaces de sobrevivir en hábitat anegados (Papic, 2000). En bosques de Chiloé se ha demostrado que gran parte de la regeneración arbórea ocurre sobre troncos o detritus leñoso (Christie & Armesto, 2003;

Lusk, 1995), lo que aparentemente permitiría a las plántulas sobrevivir cortos períodos de anegamiento.

El uso de modelos biofísicos nos permite obtener una visión general de las consecuencias hidrológicas de la perturbación de un ecosistema por remoción y cambio de la vegetación (e.g. Shukla & Mintz 1982). El modelo analítico propuesto por Gash y colaboradores (1995) nos fue de utilidad para estimar la intercepción del dosel, ya que la simple resta de la precipitación total incidente menos la suma de la precipitación directa del dosel y el escurrimiento fustal lleva a una sobreestimación de las pérdidas de agua por intercepción. El modelo de Gash considera eventos discretos de lluvia, cada uno comprendiendo un período de humedecimiento del follaje, cuando la precipitación es menor al valor necesario para saturar el dosel, un período de saturación, y un período de desecamiento posterior del follaje cuando la lluvia ha cesado. Este modelo ha sido utilizado con éxito para estimar intercepción de diferentes tipos de bosques, como por ejemplo, bosques de coníferas en Gran Bretaña (Gash et al., 1980), bosques siempreverdes de hojas anchas en Nueva Zelanda (Pearce & Rowe, 1981), similares a los del área de estudio, y bosques tropicales lluviosos en el Amazonas (Lloyd et al., 1988).

Históricamente, los modelos de evaporación han reflejado mejor los climas templados húmedos, ya que éstos son controlados principalmente por la meteorología más que por la fisiología de las especies. En el caso de ambientes áridos, se da lo contrario, importa más la fisiología de las plantas y disponibilidad de agua para la evaporación (Calder, 1998). En este estudio, se puede comprobar que las diferencias en

evapotranspiración entre el sitio perturbado y el bosque están dadas por el tipo de vegetación, lo que influiría en el tipo de control sobre la evaporación del agua en estos ambientes. Según Calder (1998), en el caso del bosque, las pérdidas de agua por evaporación, considerando transpiración e intercepción, requerirían de calor latente proporcionado por advección, es decir, el transporte de las propiedades de una masa de aire (en este caso, calor latente) producido por el campo de velocidades de la atmósfera. No así en el matorral, donde las tasas de evaporación estarían más ligadas a la energía radiante propia del lugar, debido a que la rugosidad aerodinámica es mucho menor que en el bosque. Por lo tanto, esta vegetación arbustiva evapora menos agua, debido a la menor energía advectiva.

Finalmente, el gran contraste entre los modelos hidrológicos del área de bosque antes y después de la perturbación, resalta la importancia del análisis del ciclo hidrológico en cuencas forestadas bajo manejo. Los cambios en el uso del suelo son uno de los impactos más importantes de la actividad humana en el sur de Chile (Lara et al., 1996). Los suelos post-glaciales de drenaje pobre, característicos de la Isla Grande de Chiloé (Aravena, 1991), favorecen la formación de áreas anegadas, con bajo valor productivo cuando los bosques son convertidos en praderas, y baja o nula tasa de regeneración cuando los bosques son convertidos a matorrales secundarios.

Tabla 2.1. Principales componentes del balance hídrico para un área de bosque secundario y un matorral sucesional, post-perturbación del bosque. Los valores en paréntesis indican el porcentaje con respecto al total de precipitación incidente (P), correspondiente al promedio anual para el norte de Chiloé. E_c : transpiración del dosel seco; E_u : evaporación y transpiración del sotobosque; E_i : transpiración del dosel húmedo; ET : evapotranspiración ($ET = E_c + E_u + E_i$); R_n : radiación neta; P_{net} : precipitación neta; P: precipitación incidente.

	$E_c + E_u$ (mm)	E_i (mm)	ET (mm)	R_n (mm eq)	P_{net} (mm)	P (mm)
Matorral sucesional	55.76 (2.65)	170.79 (8.12)	226.55 (10.78)	230.11	1905.22 (90.63)	2102.27
Bosque secundario	296.15 (14.09)	655.62 (31.19)	951.77 (45.27)	240.20	1407.40 (66.95)	2102.27

Tabla 2.2: Índice de área foliar (IAF) y fracción de claros (p_c) en el dosel del bosque secundario y del matorral sucesional del norte de Chiloé. Los valores corresponden a promedios \pm error estándar.

	IAF	p_c
Bosque	5.0 ± 0.13	0.02 ± 0.002
Matorral	2.2 ± 0.25	0.3 ± 0.06

FIGURAS

Figura 2.1. Sitio de estudio. Ubicación de la Estación Biológica Senda Darwin (punto rojo), en la comuna de Ancud, al norte de la Isla Grande de Chiloé. Los triángulos rojos indican las ciudades más importantes de Chiloé.

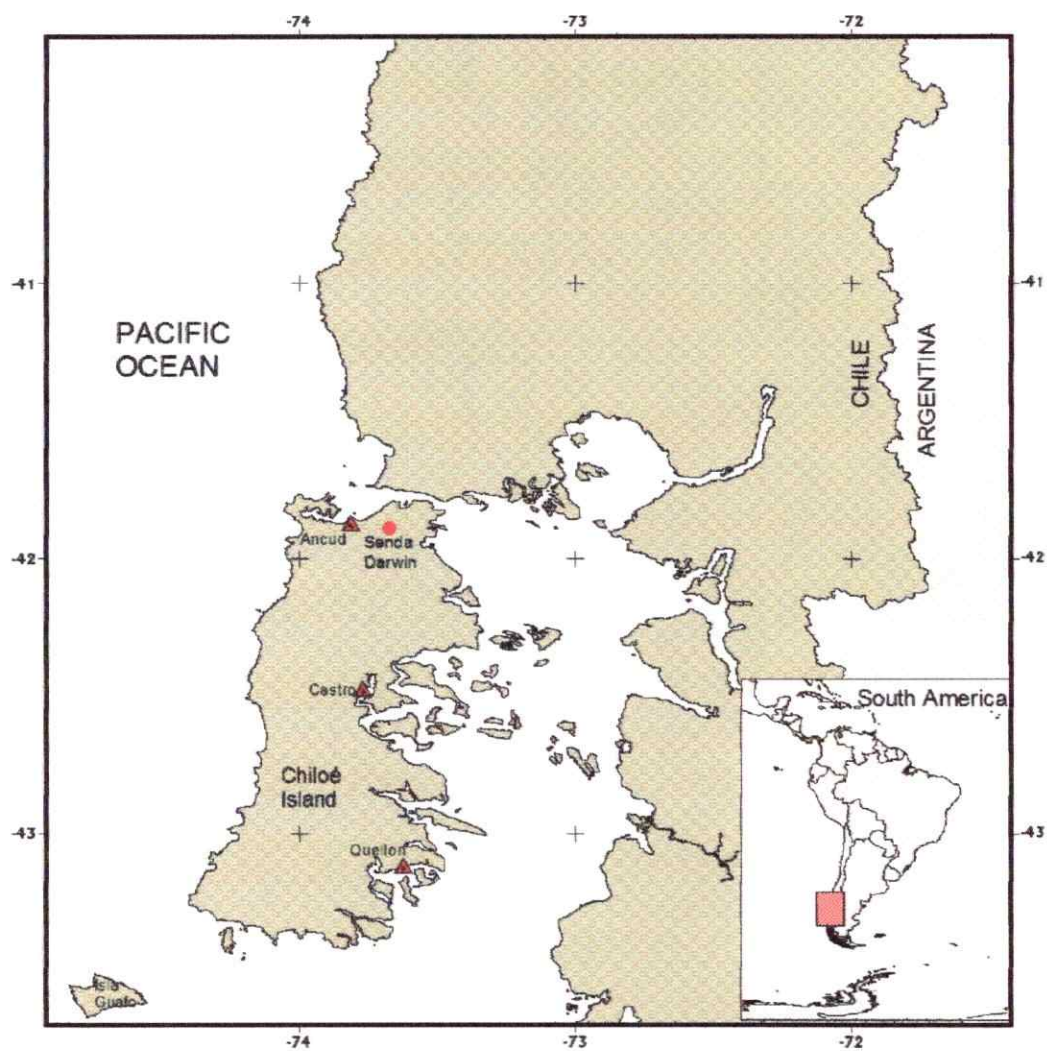


Figura 2.2. a) Colector de precipitación directa, agua de lluvia que llega al suelo del bosque a través de los claros o por goteo de las hojas, b) Colector de escurrimiento fustal.

a)



b)

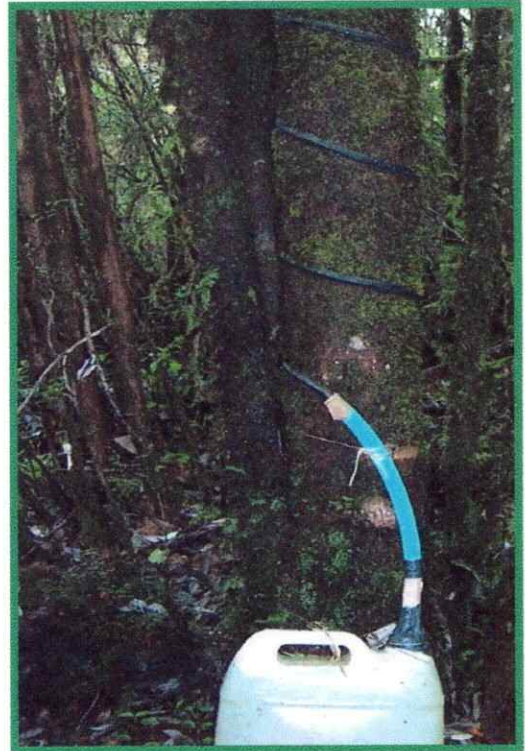


Figura 2.3: Modelo del balance hídrico de un bosque secundario en el norte de la Isla de Chiloé basado en datos estimados en este trabajo para el período 2002 – 2003. Porcentajes calculados con respecto a la precipitación total incidente (P). I: intercepción, T: transpiración, E: evaporación, ET: evapotranspiración, E_f : escurrimiento fustal, P_d : precipitación directa, P_{net} : precipitación neta.

Modelo hidrológico, bosque no perturbado

Chiloé
2002-2003

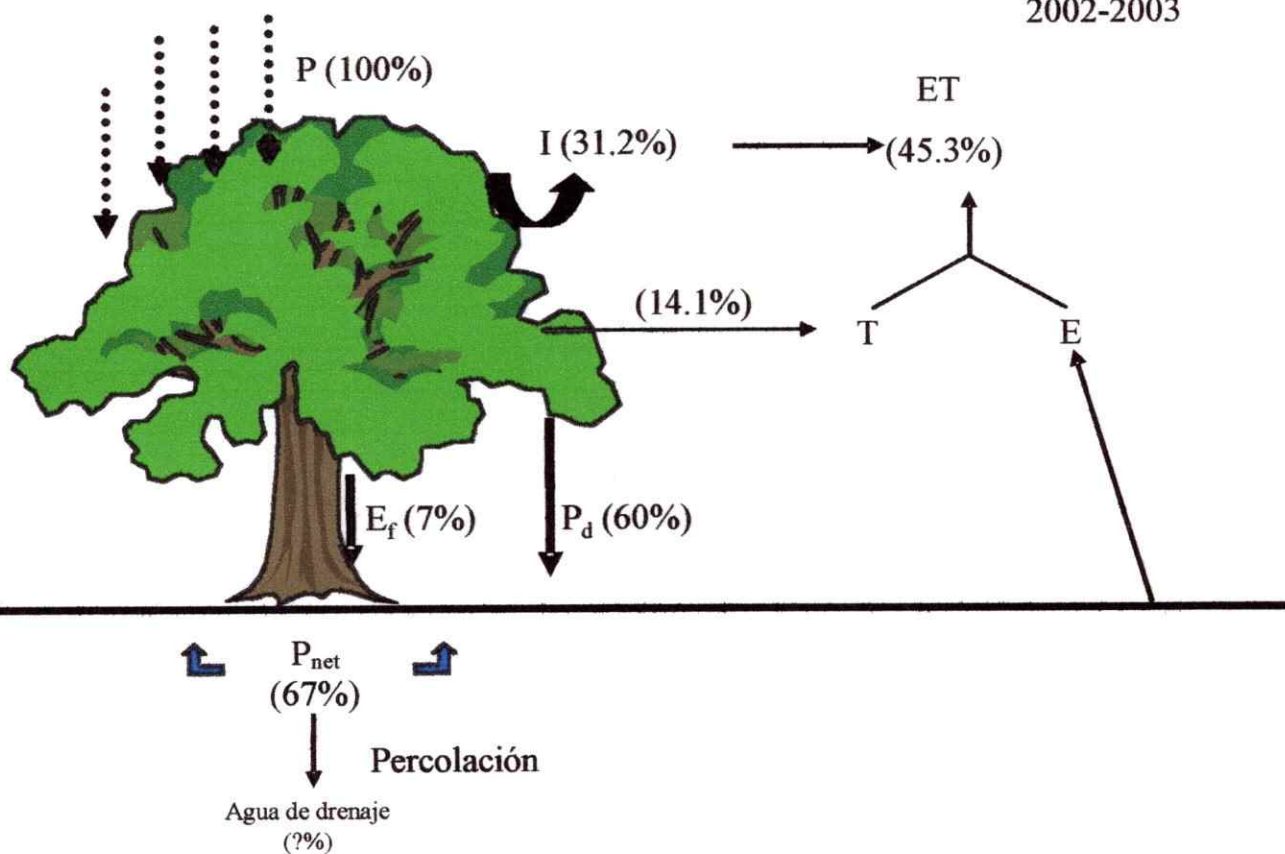


Figura 2.4. Balance hídrico del matorral sucesional, post-perturbación del bosque en el norte de la Isla de Chiloé. Se muestran las diferencias debido a la eliminación del dosel arbóreo. Datos basados en estimaciones de este estudio para el período 2002 – 2003. Porcentajes con respecto a la precipitación total incidente (P). I: intercepción, T: transpiración, E: evaporación, ET: evapotranspiración, P_{net} : precipitación neta.

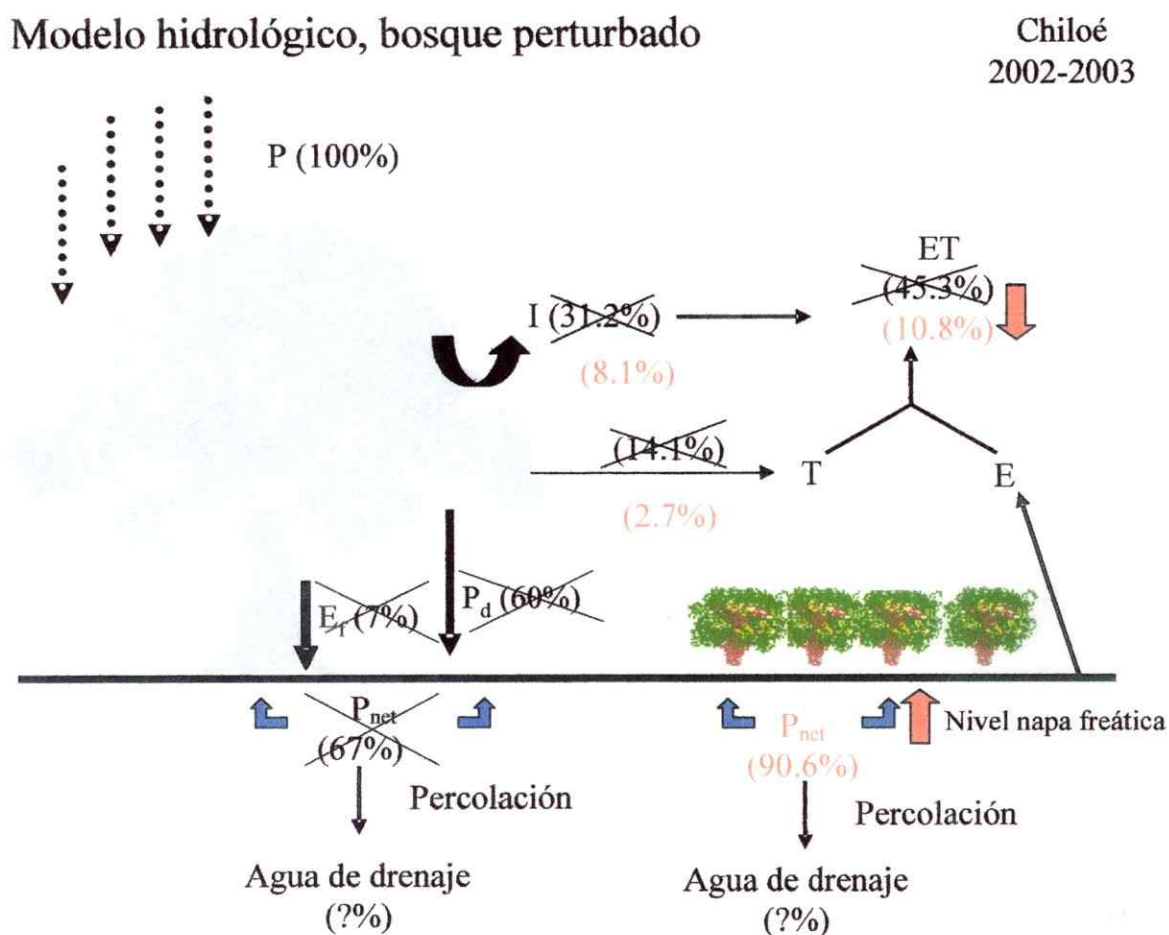
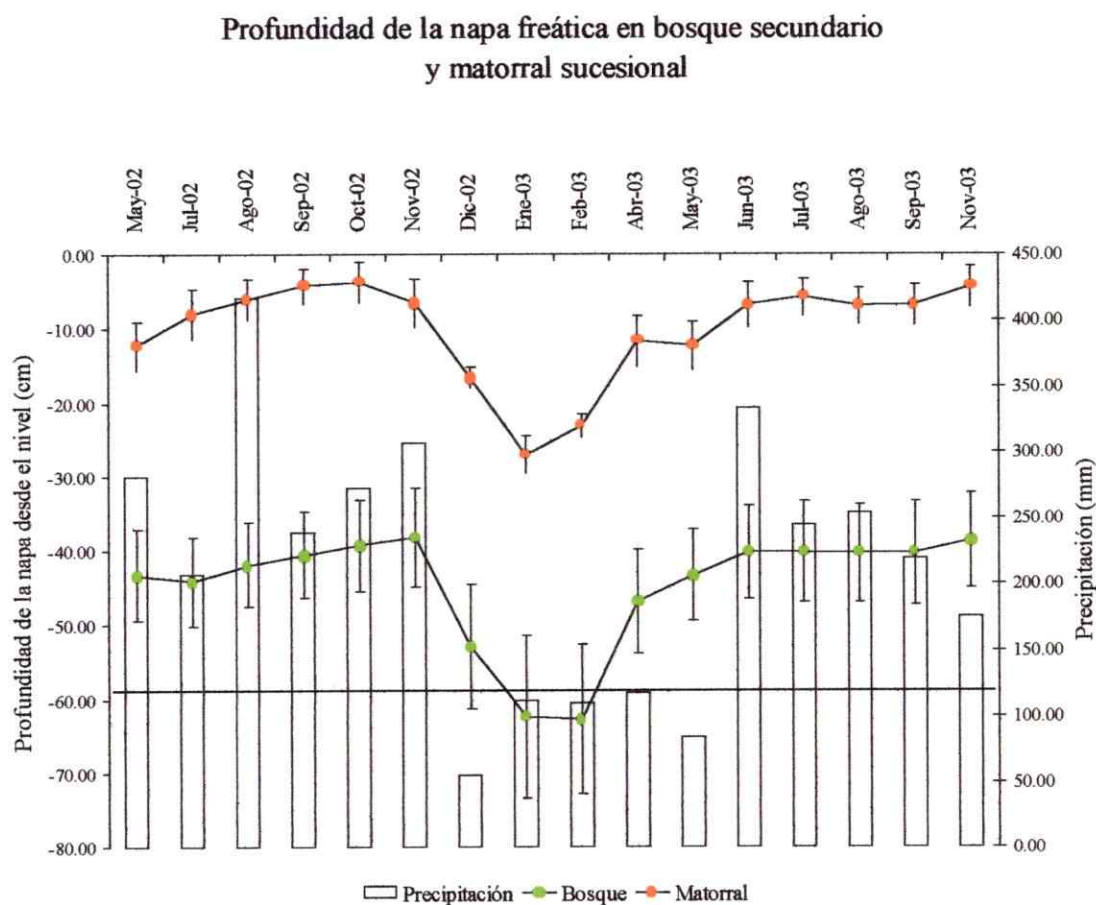


Figura 2.5: Profundidad de la napa freática en un sector del bosque secundario y matorral sucesional adyacente. Los puntos de color naranja corresponden a los valores promedios mensuales \pm error estándar en el matorral sucesional, los puntos verdes al bosque. Las barras indican la precipitación mensual en mm durante el mismo período de estudio. La línea horizontal a los 60 m de profundidad indica el nivel máximo de detección del método. Valores bajo esa línea están subestimados. En el eje de profundidad de la napa el 0 indica el nivel del suelo.



ANEXO 1: símbolos usados en el texto

Símbolo	Unidad	Valor	Definición
C_t	mm	†	Capacidad de retención de agua del dosel
c_p	$Jg^{-1}K^{-1}$	1.010	Capacidad de calor del aire a presión constante
e	kPa	†	Presión de vapor atmosférica
$e_s(T)$	kPa	†	Presión de vapor saturado a temperatura T
ET	$mm\ s^{-1}$	†	Evapotranspiración
E_c	$mm\ s^{-1}$	†	Transpiración del dosel seco
E_f	Mm	†	Escurrimiento fustal
E_i	$mm\ s^{-1}$	†	Transpiración del dosel húmedo
E_u	$mm\ s^{-1}$	†	Evaporación y transpiración del sotobosque
f	m^3mol^{-1}	0.0245	Convierte la conductancia de unidades de $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ a ms^{-1} a 25°C y presión atmosférica a nivel del mar
g_a	$mol\ m^{-2}\ s^{-1}$	†	Conductancia aerodinámica
g_c	$mol\ m^{-2}\ s^{-1}$	†	Conductancia del dosel
I	Mm	†	Intercepción del dosel
P	mm	†	Precipitación
p_c	$m^2\ m^{-2}$	†	Fracción de claros del dosel (= 1 – cobertura del dosel)
P_d	mm	†	Precipitación directa, agua de lluvia que llega al suelo del bosque a través de los claros o por goteo de las hojas
P_{net}	mm	†	Precipitación neta (agua que llega al suelo por precipitación directa y escurrimiento fustal)
R_n	$J\ m^{-2}\ s^{-1}$	†	Radiación neta
S	mm	†	Capacidad máxima de retención de agua del dosel
γ	$kPa\ K^{-1}$	0.0664	Constante psicrométrica a 25°C
Δ	$kPa\ K^{-1}$	†	Tasa de incremento en la presión de vapor saturada con la temperatura
λ	$J\ g^{-1}$	2435	Calor latente de vaporización del agua a 25°C
ρ	$g\ m^{-3}$	1184	Densidad del aire a 25°C

LITERATURA CITADA

- Aber, J.D. & Federer, C.A. (1992) A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia*, 92, 463-474.
- Aravena, J.C. (1991) Análisis de la estructura y la Flora de los bosques de Chiloé Continental e Insular. Tesis de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Aravena, J.C., Carmona, M.R., Pérez, C.A., & Armesto, J.J. (2002) 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*, 75, 339-360.
- Armesto, J.J., Villagrán, C., & Donoso, C. (1994) Desde la era glacial a la industrial: La historia del bosque templado chileno. *Ambiente y Desarrollo*, Vol. X, 66-72.
- Bigelow, S. (2001) Evapotranspiration modelled from stands of three broad-leaved tropical trees in Costa Rica. *Hydrological Processes*, 15, 2779-2796.
- Bormann, F.H. & Likens, G.E. (1979) *Pattern and Process in a Forested Ecosystem* Springer-Verlag New York Inc.
- Calder, I.R. (1998) Water use by forests, limits and controls. *Tree Physiology*, 18, 625-631.
- Christie, D.A. & Armesto, J.J. (2003) Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology*, 91, 776-784.
- Di Castri, F. & Hajek, E.R. (1976) *Bioclimatología de Chile* Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- FAO-UNESCO (1971) Soil map of the world- 1:5000000, South America, IV UNESCO, Paris.
- Gash, J.H.C., Lloyd, C.R., & Lachaud, G. (1995) Estimating sparse forest rainfall interception with an analytical model. *Journal of Hydrology*, 170, 79-86.
- Gash, J.H.C., Wright, I.R., & Lloyd, C.R. (1980) Comparative estimates of interception loss from three coniferous forests in Great Britain. *Journal of Hydrology*, 48, 89-105.

- Gilpin, M.E. & Case, T.J. (1976) Multiple domains of attraction in competition communities. *Nature*, 261, 40-42s.
- Godoy, R., Oyarzún, C., & Bahamondes, J. (1999) Flujos hidroquímicos en un bosque de *Nothofagus pumilio* en el Parque Nacional Puyehue, sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 579-594.
- Gutiérrez, A.G., Armesto, J.J., & Aravena, J.C. (2004) Disturbance and regeneration dynamics of an old-growth North Patagonian rain forest in Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology*, 92, (en prensa).
- Huber, A., Oyarzún, C., & Ellies, A. (1985) Balance hídrico en tres plantaciones de *Pinus radiata*. II: Humedad del suelo y evapotranspiración. *Bosque*, 6, 74-82.
- INFOR (1999). Informe Regional de la Décima Región. In Catastro y evaluación de recursos vegetacionales nativos de Chile.
- Jarvis, P.G., Massheder, J.M., Hale, S.E., Moncrieff, J.B., Rayment, M., & Scott, S.L. (1997) Seasonal variation of carbon dioxide, water vapor, and energy exchanges of a boreal black spruce forest. *Journal of geophysical research*, 102, 28953-28966.
- Jarvis, P.G. & McNaughton, K.G. (1986) Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Advances in ecological research*, 15, 1-45.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., & Shachak, M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *OIKOS*, 69, 373-386.
- Kimball, J.S., White, M.A., & Running, S.W. (1997) BIOME-BGC simulations of stand hydrologic processes for BOREAS. *Journal of geophysical research*, 102, 29043-29051.
- Lara, A., Donoso, C., & Aravena, J.C. (1996). La conservación del bosque nativo de Chile: problemas y desafíos. In *Ecología de los bosques nativos de Chile* (eds J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo), pp. 335-362. Editorial Universitaria, Santiago.
- Larcher, W. (1995). *Water Relations*. In *Physiological Plant Ecology*, pp. 215-275. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Likens, G.E., Bormann, F.H., Pierce, R.S., Eaton, J.S., & N.M., J. (1977). Hydrology. In *Biogeochemistry of a forested ecosystem*, pp. 14-29. Springer-Verlag New York Inc.
- Likens, G.E., Bormann, F.H., Pierce, R.S., & Reiners, W.A. (1978) Recovery of a deforested ecosystem. *Science*, 199, 492-496.
- Lusk, C. (1995) Seed size, establishment sites and species coexistence in a Chilean rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 6, 249-256.

- Lloyd, C.R., Gash, J.H.C., Shuttleworth, W.J., & Marques, A.d.O. (1988) The measurement and modelling of rainfall interception by Amazonian rain forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 43, 277-294.
- May, R.M. (1977) Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269, 471-477.
- Monteith, J.L. & Unsworth, M.H. (1990) *Principles of Environmental Physics*, Second edn. Edward Arnold: United Kindom.
- Navar, J. & Bryan, R.B. (1994) Fitting the analytical model of rainfall interception of Gash to individual shrubs of semi-arid vegetation in northeastern Mexico. *Agricultural and Forest Meteorology*, 68, 133-143.
- Noy-Meir, I. (1975) Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology*, 65, 459-481.
- Papic, C. (2000) Regeneración de plántulas arbóreas sobre material leñoso en descomposición en un bosque sucesional de Chiloé, Chile. Tesis de Magíster en Ciencias con mención en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Pearce, A.J. & Rowe, L.K. (1981) Rainfall interception in a multi-storied, evergreen mixed forest: estimates using Gash's analytical model. *Journal of Hydrology*, 49, 341-353.
- Perakis, S.S. & Hedin, L.O. (2002) Nitrogen loss from unpolluted South American forests mainly via dissolved organic compounds. *Nature*, 415, 416-419.
- Pérez, C.A., Carmona, M.R., & Armesto, J.J. (2003) Non-symbiotic nitrogen fixation, net nitrogen mineralization and denitrification in evergreen forests of Chiloé Island, Chile: a comparison with other temperate forests. *Gayana Bot.*, 60, 25-33.
- Raven, P.H., Evert, R.F., & Eichhorn, S.E. (1992) *Biology of plants*, Fifth edn. Worth Publishers, New York.
- Roy, V. (1998) Impacts of the modification of the hydrological regime by clearcutting and draining forested wetlands on growth of natural and planted seedlings. Ph.D Dissertation, Université Laval, Québec, Canada.
- Ruprecht, J.K. & Schofield, N.J. (1991) Effects of partial deforestation on hydrology and salinity in high salt storage landscapes. I. Extensive block clearing. *Journal of Hydrology*, 129, 19-38.
- Ruthsatz, B. & Villagrán, C. (1991) Vegetation pattern and soil nutrients of a Magellanic moorland on the Cordillera de Piuchué, Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64, 461-478.

Salmon, C.D., Walter, M.T., Hedin, L.O., & Brown, M.G. (2001) Hydrological controls on chemical export from an undisturbed old-growth Chilean forest. *Journal of Hydrology*, 253, 69-80.

Shukla, J. & Mintz, Y. (1982) Influence of land surface evapotranspiration on the earth's climate. *Science*, 215, 1498-1501.

Swift, L.W., Swank, W.T., Mankin, J.B., Luxmoore, R.J., & Goldstein, R.A. (1975) Simulation of Evapotranspiration and Drainage From Mature and Clear-Cut Deciduous Forests and Young Pine Plantation. *Water Resources Research*, 11, 667-673.

Valente, F., David, J.S., & Gash, J.H.C. (1997) Modelling interception loss for two sparse eucalypt and pine forests in central Portugal using reformulated Rutter and Gash analytical methods. *Journal of Hydrology*, 190, 141-162.

Veit, H. & Garleff, K. (1996). Evolución del paisaje cuaternario y los suelos en Chile central-sur. In *Ecología de los bosques nativos de Chile* (eds J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo), pp. 29-50. Editorial Universitaria.

Waring, R.H. & Schlesinger, W.H. (1985). Hydrology of forest ecosystems. In *Forest Ecosystems. Concepts and Management*, pp. 94-120. Academic Press, Inc.

White, J.D., Running, S.W., Thornton, P.E., Keane, R.E., Ryan, K.C., Fagre, D.B., & Key, C.H. (1998) Assessing simulated ecosystem processes for climate variability research at Glacier National Park, USA. *Ecological Applications*, 8, 805-823.

Whitehead, D. & Kelliher, F.M. (1991) A canopy water balance model for a *Pinus radiata* stand before and after thinning. *Agricultural and Forest Meteorology*, 55, 109-126.

Willson, M.F. & Armesto, J.J. (1996) The natural history of Chiloé: on Darwin's trail. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69, 149-161.

CAPÍTULO 3

DIFERENCIAS EN PROPIEDADES FÍSICO-QUÍMICAS DEL SUELO ENTRE MATORRAL SUCESIONAL Y BOSQUES SIEMPREVERDES DE CHILOÉ: EFECTOS SOBRE LA SUCESIÓN SECUNDARIA

RESUMEN

En sectores bajos de la Isla de Chiloé, los suelos post-glaciales son del tipo ñadis, y se caracterizan por un drenaje pobre. La transformación antropogénica del paisaje en Chiloé, de bosques originalmente continuos a fragmentos de bosque rodeados por extensas zonas de matorrales y praderas húmedas, podría alterar procesos claves en el ciclo de nutrientes y la composición físico-química del suelo. Estos cambios podrían tener consecuencias negativas para el establecimiento de plántulas arbóreas en sitios

perturbados inhibiendo la sucesión. La regeneración arbórea podría estar limitada por disponibilidad de recursos, además de las condiciones físico-químicas del suelo.

Se comparó el contenido hídrico, densidad aparente, pH y disponibilidad de nutrientes entre suelos de dos bosques secundarios en regeneración y en dos sitios adyacentes post-perturbación que permanecen cubiertos de arbustos, con espacios abiertos, y escasa regeneración arbórea. Las propiedades físico-químicas de los suelos de matorral sucesional y el bosque secundario son distintas. De las variables medidas, la que explica en mayor medida la separación entre ambos tipos de ambiente (matorral y bosque) es el contenido hídrico del suelo, que es 1.7 veces mayor en áreas de matorral abierto que en el bosque secundario. No hubo diferencias en contenidos de nitrógeno disponibles para las plantas ni en densidad aparente del suelo. El pH no difirió entre tipos de vegetación, y la relación C/N fue mayor en los bosques. Por lo tanto, la regeneración arbórea en estos sitios dominados por arbustos no estaría limitada por la falta de nutrientes, sino por efectos hidrológicos. La recolonización de estos sitios sería posible con especies pioneras tolerantes a altos porcentajes de humedad en el suelo.

Palabras clave: matorral sucesional, ñadis, anegamiento, pH, densidad aparente, nitrógeno disponible, relación C/N.

INTRODUCCIÓN

Los suelos en la región que ocupan muchos bosques templados de los sectores bajos del sur de Sudamérica al sur de los 38° 30'S y hasta los 42° 30' S son del tipo "ñadis" (Veit & Garleff, 1996), correspondientes al orden de los andosoles según el sistema canadiense de clasificación de suelos (FAO-UNESCO, 1971). Estos suelos tipo ñadi se caracterizan por presentar saturación prolongada de agua, debido a una capa impermeable de óxidos de fierro y aluminio que se encuentra a poca profundidad (<1 m), y que impide el flujo normal de agua hacia los horizontes más profundos del suelo (Strahler & Strahler, 1984). Esta propiedad del suelo provoca en algunos sitios anegamientos prolongados durante el invierno y sequías durante el verano. Algunas de estas áreas en la depresión intermedia (entre los Andes y la Cordillera de la Costa) y en planicies costeras son ocupadas por bosques pantanosos con especies adaptadas a condiciones de anegamiento prolongado (Ramírez & San Martín, 2004).

Estos suelos ocupan depresiones del relieve así como las planicies fluvioglaciales y se caracterizan por un drenaje pobre (Aravena, 1991). Son suelos de alta porosidad, densidades aparentes bajas, con una gran capacidad de retención de agua. El desarrollo de bosques sobre estos suelos con drenaje pobre, podría llegar a ser de gran importancia para reducir los anegamientos prolongados. En el sentido opuesto, cuando se corta o quema el bosque que ha colonizado estos suelos post-glaciales a través de sucesión primaria se generarían áreas de matorral secundario inundadas. El anegamiento

prolongado no favorecería la recolonización de especies leñosas, inhibiendo el proceso sucesional secundario luego de una perturbación.

Desde 1850, han ocurrido los mayores niveles de explotación y destrucción del bosque nativo en sectores rurales de Chiloé (Armesto et al., 1994). El paisaje de la Isla ha sido transformado de bosques originalmente continuos que cubrían el relieve de costa a costa (Darwin, 1809-1822) a fragmentos remanentes de bosque, rodeados por extensas zonas de matorrales secundarios y praderas antropogénicas. Por las características del suelo de ñadis, muchas zonas de matorral y praderas de sectores bajos presentan anegamiento estacional. Se puede constatar la presencia de troncos y tocones en algunas de estas áreas anegadas, lo que indica que estas áreas fueron originalmente cubiertas por bosques. Según el Catastro y Evaluación de Recursos Vegetacionales Nativos de Chile (INFOR, 1999), cerca del 40% de la superficie de la comuna de Ancud, en el norte de la Isla de Chiloé corresponde hoy a matorrales secundarios y praderas.

La deforestación de grandes superficies y las consecuentes pérdidas de biodiversidad pueden alterar procesos claves, tales como, el ciclo de nutrientes y el desarrollo de la materia orgánica del suelo (Johnson & Wedin, 1997), con consecuencias negativas para el proceso de regeneración. La transformación de un paisaje boscoso a uno de matorrales sucesionales abiertos, podría producir cambios en las propiedades físico-químicas del suelo, reduciendo el capital de nutrientes en el ecosistema (Likens et al., 1978). También han documentado en otras áreas deforestadas aumentos de temperatura y humedad del suelo, lo que en conjunto llevan a un aumento en las tasas de

descomposición del detritus orgánico, y por ende, disminución en la cantidad de materia orgánica en el suelo del bosque (Likens et al., 1978).

Otra consecuencia de la deforestación es la pérdida de nitrógeno del suelo, que puede ocurrir por erosión superficial, por la quema de materia orgánica, lavado por la lluvia y percolación. Un estudio realizado en bosques boreales sugiere que la tala rasa produce pérdidas significativas de nitrógeno a través del lavado del nitrato del suelo (Holmes & Zak, 1999). El nitrato y el nitrito son aniones móviles, por lo tanto, muy susceptibles a ser lavados en áreas donde las precipitaciones son altas. Estos aniones han sido considerados como los principales responsables de las pérdidas de nitrógeno hacia los horizontes profundos del suelo y a los ríos. Sin embargo, estudios en bosques templados antiguos de Chiloé sugieren que las principales pérdidas hidrológicas de N ocurren casi exclusivamente (95% del total del N) como nitrógeno orgánico disuelto (Hedin et al., 1995; Perakis & Hedin, 2002). Los suelos de Chiloé presentarían un alto porcentaje de saturación de bases en comparación con suelos de otros bosques del sur de Chile. Estos dos resultados sugieren que estos suelos estarían sujetos a un menor lavado de nutrientes, los cuales quedarían retenidos en los horizontes superficiales del suelo (Pérez et al., 1991).

Reiners et al. (1994) demostraron cambios significativos en las propiedades del suelo asociados a la conversión de bosques en praderas (e.g. aumentos en la concentración de amonio, menores tasas de mineralización y nitrificación). Estos cambios en las condiciones del suelo podrían tener consecuencias negativas para el establecimiento de plántulas arbóreas en sitios perturbados, cuando son abandonados

para ser recolonizados por bosque. La regeneración arbórea podría estar limitada por disponibilidad de nutrientes, además de las condiciones físico-químicas del suelo relacionadas con anegamiento. Esto, se vería reflejado en una menor disponibilidad de nitrógeno para las plantas (nitrato y amonio) en el suelo de los sitios perturbados en comparación al suelo de bosques no intervenidos en la misma área.

Debido a la transformación que ha sufrido el paisaje del sur de Chile por perturbaciones antrópicas, convirtiendo grandes superficies de bosques en matorrales abiertos y praderas, nuestro objetivo fue comparar las condiciones de humedad del suelo, y propiedades del suelo como densidad aparente, pH y disponibilidad de nutrientes entre el suelo de bosques secundarios en regeneración y sitios adyacentes abiertos post-perturbación, donde la dominancia corresponde a arbustos y se observa escasa regeneración arbórea. También, relacionar estas propiedades con el tipo de vegetación nativa existente.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio está ubicada al noreste de la Isla Grande de Chiloé (41°50' S), en los terrenos de la Estación Biológica "Senda Darwin", comuna de Ancud, a una altitud menor a los 25 m.s.n.m. Son sitios bajos comparados con sitios aladaños. El clima es templado húmedo con fuerte influencia oceánica. La temperatura media anual es de 11° C y las precipitaciones oscilan entre 2000 y 2500 mm al año con un período más seco (aproximadamente un 11% de la precipitación anual) durante enero y febrero (Di Castri

& Hajek, 1976). Se seleccionaron dos sitios de estudio, cada uno con un fragmento de bosque secundario (edad del rodal 40-60 años (Aravena et al., 2002)) y matorral sucesional con áreas abiertas ocupadas por arbustos, helechos y cojines de *Sphagnum*, adyacentes a estos fragmentos de bosque. La presencia de tocones, abundantes troncos quemados en el estrato superior del suelo, y detritus leñoso en las áreas de matorral indican que estas áreas tuvieron cobertura de bosque. La capa impermeable de óxido de hierro y aluminio tanto en bosque como en matorral se encuentra a una profundidad aproximada de 52 ± 3 cms.

MÉTODOS

Muestreo de vegetación

Para caracterizar los sitios de estudio y luego integrar los datos de propiedades físico-químicas del suelo con la composición de especies presente en los ambientes más extremos (matorral y bosque), se determinó la frecuencia de especies de plantas vasculares a través de 6 transectos de 50 metros cada uno para el matorral sucesional (3 en cada sitio), y 4 transectos de 100 metros cada uno, para caracterizar el bosque secundario adyacente (2 en cada sitio). Cada 10 m en cada transecto se determinó la frecuencia de especies en parcelas de 1 m^2 .

Toma de muestras

Entre los años 2002 y 2003 se evaluaron las propiedades físico-químicas del suelo en tres transectos de 90 m cada uno, en cada uno de los dos sitios (Sitio 1 y 2) con presencia de matorral secundario y bosque adyacente, ambos, dentro de la Estación Biológica Senda Darwin. Cada transecto fue separado en tres sectores de 1) matorral sucesional de *Baccharis* (0-30 m), 2) transición matorral-bosque (40-60 m), y 3) bosque secundario contiguo al área abierta de matorral (70-90 m). Se colectó suelo superficial (Horizonte Ah, 0 – 10 cm de profundidad) cada 10 metros a lo largo de cada transecto mediante un barreno cilíndrico de metal. Las muestras de suelo (N = 30 por sitio: matorral, transición y bosque) fueron llevadas al laboratorio, donde se determinó el pH electrométricamente, el contenido hídrico según el método gravimétrico, y la densidad aparente también por el método gravimétrico. En los meses de febrero y agosto (estación seca y húmeda respectivamente) de los años 2002 y 2003 se extrajo el nitrógeno inorgánico total (amonio más nitrato) de cada muestra de suelo con una solución al 1% de $KAl(SO_4)_2$ (Pérez et al., 1998). También se determinaron los contenidos totales de carbono y nitrógeno como porcentajes de materia seca a través de combustión instantánea usando un analizador de elementos Carlo Erba NA 2500. Esta última medición se realizó sólo para el año 2002 en los meses de febrero y agosto.

Análisis estadístico de datos

Para comparar las propiedades físico-químicas del suelo entre matorral sucesional, transición matorral-bosque, y bosque secundario, se utilizó un análisis de varianza en

bloque de medidas repetidas. Los bloques correspondieron a cada sitio (1 y 2), y el factor analizado fue el tipo de vegetación (matorral, transición y bosque). La medida repetida fue la estación del año en que se hizo la medición en cada caso.

Para integrar los resultados, en una visión más general se utilizó un Análisis de Redundancia (RDA), el cual es un método de ordenamiento multivariado lineal y directo (Ter Braak & Smilauer, 1998). Este, relaciona directamente la composición de especies de plantas vasculares en los tres transectos de matorral y dos transectos de bosque por sitio, con sus respectivas características de suelo (utilizando todas las variables físico-químicas medidas en este estudio). El análisis de redundancia se efectuó con el programa CANOCO versión 4 para Windows (Ter Braak & Smilauer, 1998). La significancia estadística de la relación entre la composición de especies y variables del suelo se obtuvo a través de la prueba de Monte Carlo. Con esta prueba, se permutó la matriz mil veces. Para determinar el nivel de significancia del F^* -ratio observado, éste es comparado con los nuevos F^* -ratio calculados en cada permutación. Si el F^* -ratio observado se encuentra entre el 5% más alto, entonces la hipótesis nula de ausencia de relación entre especies y variables ambientales es rechazada con valores de $p < 0.05$ (Ter Braak & Smilauer, 1998).

RESULTADOS

Vegetación

La vegetación sucesional en zonas de matorral anegado es dominada por especies arbustivas como *Baccharis patagonica*, *Gaultheria mucronata*, *Myrteola nummularia*, con un estrato herbáceo denso en parches de helechos como *Blechnum chilense* y *Blechnum penna-marina*, musgos del género *Sphagnum* que forman gruesas capas que cubren el terreno abierto entre los arbustos, y especies de la familia Cyperaceae (*Carex magellanica*, *Eleocharis pachycarpa*, *Schoenus rhynchosporioides*, *Scirpus inundatus*, *Uncinia brevicaulis*), Apiaceae (*Centella asiatica*) y Juncaceae (*Juncus procerus*) que aunque su frecuencia es menor al 20%, están presentes en ambos sitios de matorral (Tabla 3.1). En los dos sitios de estudio se observan troncos y tocones quemados, clara evidencia de la perturbación del bosque original por fuego.

Los bosques adyacentes a cada uno de los dos matorrales sucesionales están dominados por un dosel arbóreo (20 – 30 m de alto) de *Drimys winteri* (Winteraceae) y *Nothofagus nitida* (Fagaceae), y un sotobosque de *Amomyrtus meli*, *Tepualia stipularis* (Myrtaceae) (> 50% de cobertura) y *Caldcluvia paniculata* (Cunnoniaceae) principalmente (Tabla 3.2).

Propiedades físico-químicas del suelo

Acidez del suelo: Entre sitios o unidades de paisaje de bosque y matorral adyacente hubo diferencias significativas ($F_{(1,104)} = 10.84$, $p = 0.001$, $N = 216$, ANDEVA en bloque),

siendo el suelo del sitio 2 levemente más ácido que el sitio 1 (pH = 4.18 vs. 4.3 respectivamente). No hubo diferencias entre tipo de vegetación ($F_{(2,104)} = 1.33$, $p = 0.268$, ANDEVA en bloque) (Fig. 3.1). Los valores de pH variaron desde 3.04 a 5.26, lo que revela una importante heterogeneidad en el suelo. Estos valores son considerados fuertemente ácidos, como ya se ha reportado para otros suelos de bosques templados de la región (Pérez 1992, 1996). Se encontraron diferencias significativas entre estaciones del año ($F_{(3,104)} = 14.47$, $p < 0.001$, ANDEVA de medidas repetidas). En invierno, el pH fue más básico, siendo esta diferencia estadísticamente significativa con respecto al resto de las estaciones.

Contenido hídrico del suelo: El contenido hídrico del suelo difirió significativamente entre los dos sitios o unidades de paisaje ($F_{(1,104)} = 50.354$, $p < 0.001$, $N = 216$, ANDEVA en bloques). También hubo diferencias significativas entre sectores de vegetación a lo largo del transecto ($F_{(2,104)} = 51.946$, $p < 0.001$, $N = 216$, ANDEVA en bloques), y estaciones del año ($F_{(3,104)} = 92.889$, $p < 0.001$, $N = 216$, ANDEVA de medidas repetidas). El suelo del sitio 2 presentó más humedad que el sitio 1 (Fig. 3.2a). Además, se determinó la existencia de un gradiente de humedad del suelo, con condiciones más húmedas en el matorral y más secas en el bosque secundario para ambos sitios (Fig. 3.2 b y c). Sin embargo, independiente de la estación del año, el matorral abierto fue siempre más húmedo que el bosque secundario. Verano fue la estación más seca del año, y primavera, la más húmeda.

Densidad aparente: la densidad aparente se midió sólo una vez en el año 2002, y los datos no mostraron diferencias entre los tres sectores de vegetación a lo largo de los transectos, ni tampoco hubo diferencias entre sitios. La densidad aparente del suelo fue constante, con un promedio de 0.2 g/cc de suelo para los dos sitios combinados (Fig. 3.3).

Nitrógeno inorgánico: Los contenidos de nitrógeno inorgánico no fueron diferentes entre los dos sitios. No hubo diferencias significativas entre los tres sectores de vegetación a lo largo del transecto ni entre estaciones del año respecto a concentraciones de amonio y nitrato en el suelo. La suma de ambos iones (amonio más nitrato), es decir, las formas de nitrógeno inorgánico que estarían disponibles para las plantas, tampoco fue diferente entre los tres tipos de vegetación ni entre las dos estaciones medidas (verano e invierno) (Fig. 3.4).

Carbono y nitrógeno totales: el contenido de nitrógeno total fue mayor en matorral que en el bosque ($F_{(1,17)} = 16.486$, $p < 0.001$, ANDEVA en bloques). El porcentaje de carbono total contenido en el suelo, no presentó diferencias significativas entre sectores del transecto. La razón C/N (Fig. 3.5) fue mayor en bosque que en matorral ($F_{(1,20)} = 20.84$, $p < 0.001$, ANDEVA en bloques) y significativamente mayor en verano que en invierno ($F_{(1,20)} = 9.84$, $p = 0.005$, ANDEVA de medidas repetidas).

Análisis de redundancia: Al integrar los datos de todas las especies encontradas en los transectos de ambos sitios y las variables ambientales asociadas, se observó que existía

una relación entre las especies dominantes en cada transecto y las variables del suelo ($F^* = 3.82$, $p = 0.02$, prueba de Monte Carlo con 1000 permutaciones). Los dos primeros ejes del análisis de redundancia, los cuales representaron las combinaciones lineales de las cinco variables descriptivas del suelo utilizadas, explicaron el 89,5% de la varianza total (Fig. 3.6). El eje 1 se correlacionó fuertemente con el contenido hídrico y la razón C:N del suelo, y el eje 2 con el pH (Tabla 3.3). Las demás variables explicaron menos del 35% de la varianza total. En el espacio multivariado, los dos primeros ejes del análisis de redundancia, separan el bosque del matorral por presentar el primero menor contenido hídrico en el suelo y mayor razón C:N, lo que corrobora los resultados de los análisis de varianza cuando se analizaron las variables por separado.

DISCUSIÓN

En ecosistemas de bosques no contaminados como los de la Isla de Chiloé, la depositación húmeda de amonio y nitrato es mínima, en contraste con la mayoría de los bosques del hemisferio norte sujetos a lluvia ácida (Pérez et al., 2003). Las principales fuentes de nitrógeno para los organismos en bosques australes serían la fijación no simbiótica y el reciclaje interno de materia orgánica. El nitrógeno inorgánico podría perderse vía desnitrificación o lavado. Pero debido a la baja entrada de nitrógeno atmosférico en bosques del sur de Chile, las tasas de mineralización y desnitrificación serían muy bajas (Pérez et al., 2003).

Según estudios biogeoquímicos de los efectos de perturbación en bosques (Hedin et al., 1995; Matson et al., 1987; Pérez et al., 2003; Reiners et al., 1994), un fuego no catastrófico, usualmente promueve la liberación de materia orgánica recalcitrante, aumentando las tasas de mineralización de N y nitrificación, incrementando las cantidades de amonio y nitrato en suelos superficiales inmediatamente después de un fuego (Matson et al., 1987). La disponibilidad de nitrógeno encontrada en suelos de matorral abierto y en bosques secundarios de los sitios de estudio fue muy baja comparada con otros bosques más antiguos (>100 años de edad mínima del rodal) en el mismo sector (Aravena et al., 2002). No se observaron diferencias estadísticamente significativas en la concentración de N inorgánico en el suelo entre los sectores de matorral post-perturbación y de bosque secundario, en ambos hábitats, los valores fueron muy bajos. Este resultado puede reflejar el hecho de que las demandas de las plantas sean reducidas. Las concentraciones de amonio y nitrato tampoco difieren estadísticamente, a pesar de que se ha documentado que en praderas, las tasas de nitrificación disminuirían con respecto al bosque (Reiners et al., 1994). Esta reducción en las tasas de nitrificación en praderas contribuiría a la mantención del pool de N en el suelo. Sin embargo, cuando se analizaron los contenidos totales de N en el suelo de los sitios sucesionales de este estudio, se observó que éstos son mayores en el matorral, pero como no hay diferencia en los contenidos de nitrógeno inorgánico en suelos de matorral y bosque, se sugiere que habría más nitrógeno orgánico en el matorral, y que posiblemente, las tasas de mineralización serían menores en estas áreas abiertas.

Las propiedades físico-químicas del suelo como la densidad aparente y el pH no difieren a lo largo del transecto. Sin embargo, el pH presentó variaciones estacionales significativas. El pH más básico en invierno con respecto al resto de las estaciones podría estar dando cuenta de menores tasas de descomposición debido a las menores temperaturas (Pérez, 1996). La actividad microbiana puede restringirse por temperaturas muy frías en invierno. Cuando las precipitaciones son abundantes, se puede producir un lavado de cationes, los cuales son reemplazados o intercambiados por protones, lo que aumentaría la acidez del suelo. A pesar de que el invierno es una estación lluviosa, la Figura 3.1 muestra que el pH en primavera (estación más lluviosa del año) es más ácido que en el resto de las estaciones.

La densidad aparente fue muy baja en todas las muestras, lo que se relaciona con una alta porosidad en el suelo. Al tener un porcentaje alto de espacios porosos, aumenta la capacidad total de retener agua, pero también puede aumentar la absorción de calor. Esto favorece el anegamiento de sitios que fueron bosques y que han sido cortados o quemados y convertidos en praderas antropogénicas. Estos sitios al ser abandonados son colonizados principalmente por arbustos de las especies *Baccharis patagonica* y *Gaultheria mucronata*, que de acuerdo a los datos de este trabajo, son muy tolerantes a la luz y a la humedad del suelo. Las áreas de arbustos presentaron además un alto porcentaje de cobertura del musgo *Sphagnum magellanicum*, el cual de acuerdo a estudios previos (Clymo & Hayward, 1982; Van Breemen, 1995) está bien adaptado a la alta humedad y a suelos pobres en nutrientes. Se ha documentado que este musgo crea condiciones adversas para otras plantas vasculares colonizadoras favoreciendo su propia

dominancia. *Sphagnum* limita así la invasión de otras plantas que restringirían el acceso a la luz, creando turberas ácidas, pobres en nutrientes, frías y anóxicas (Clymo & Hayward, 1982; Van Breemen, 1995).

El contenido hídrico del suelo fue siempre mayor en el matorral secundario, estableciéndose un gradiente de más húmedo a más seco a lo largo del transecto matorral-transición-bosque. Este gradiente puede deberse al hecho ya bien documentado de un aumento en el nivel de la napa freática en sitios perturbados, con pérdida del dosel arbóreo (Roy et al., 2000; Ruprecht & Schofield, 1991). Los sitios de matorral estudiados presentaron alta cobertura relativa del musgo *Sphagnum magellanicum* (Tabla 3.1), en los espacios entre arbustos, lo cual también podría contribuir al anegamiento en estos sectores por la gran capacidad de retención de agua que posee este musgo (Clymo & Hayward, 1982; Rydin, 1985; Schofield, 1985; Van Breemen, 1995). El anegamiento estacional limitaría la actividad biológica en el suelo, reduciendo las tasas de descomposición y mineralización de la hojarasca (Ramírez et al., 1996). El anegamiento del suelo podría estar limitando la regeneración (germinación y/o establecimiento) de especies arbóreas pioneras en el matorral sucesional. El aumento en el contenido hídrico del suelo es reforzado por el drenaje pobre característico de estos suelos de ñadis (Aravena, 1991), pero a su vez, es agravado por la falta de árboles que transpiren el exceso de agua. En consecuencia, el cambio en la hidrología de los suelos debido a perturbaciones del bosque, de origen antrópico, puede ser la condición limitante para la regeneración del bosque en las áreas de matorral secundario.

El aumento en la humedad del suelo en sitios de matorral secundario parece ser la característica más importante que distingue estas áreas del bosque secundario adyacente. El eje 1 en el análisis de redundancia (Fig. 3.6) dio cuenta del 82,7% de la varianza total, y este eje se correlacionó fuertemente con el contenido hídrico del suelo (r canónico = -0.92). La apertura del bosque a través del uso del fuego, en áreas con suelos de drenaje pobre puede generar este aumento del contenido hídrico del suelo, que impediría la posterior colonización de especies arbóreas. La pérdida del capital de nutrientes podría también estar afectando negativamente la regeneración del bosque, pero como se vio en los resultados, no hubo diferencias en la disponibilidad de nitrógeno entre los sectores de vegetación, matorral y bosque. La única variable de las analizadas que explicó la distinción entre matorral sucesional y bosque secundario con significado estadístico fue el contenido hídrico del suelo ($F^* = 15.431$, $p = 0.001$, prueba de Monte Carlo, $N=1000$ permutaciones). El otro factor que podría ser importante aunque no fue significativo ($F^* = 1.395$, $p = 0.2527$, prueba de Monte Carlo, $N=1000$ permutaciones) es la razón C/N. Esta razón fue mayor en el bosque, a pesar de que el matorral presentó altos contenidos de C total. En cambio, el Nitrógeno fue menor en el interior del bosque. Según Pérez (1996), las temperaturas medias estarían correlacionadas negativamente con el %C, la relación C/N y el %N de los suelos. El mayor contenido de N en el suelo del matorral en comparación con el del bosque se relacionaría con la existencia de suelos más fríos en el matorral, posiblemente, por la presencia del musgo *Sphagnum* que crea condiciones frías y anóxicas, y al menor crecimiento de plantas con alta demanda de N. La menor razón C:N en el matorral que en el bosque nos sugiere que hay mayor cantidad de nitrógeno

total por unidad de carbono total en el matorral. Como no existen diferencias entre matorral y bosque en el nitrógeno disponible en el suelo, podemos decir que el nitrógeno en el bosque puede estar inmovilizado ya sea en las hojas de los árboles o en la biomasa microbiana. Las demandas de nitrógeno en el matorral estarían reducidas en comparación al bosque. A pesar de haber más luz, las condiciones anóxicas debido al anegamiento, impedirían un aumento en las tasas de mineralización y favorecerían la desnitrificación.

En conclusión, las propiedades fisico-químicas de los suelos de matorral sucesional y bosque secundario son distintas. La ausencia de regeneración arbórea en el matorral secundario de *Baccharis* no podría ser explicada por falta de recursos, ya que no se observaron diferencias estadísticamente significativas en el nitrógeno disponible para las plantas entre los sectores de bosque y el matorral. La principal diferencia entre ambos hábitat fue el contenido hídrico del suelo. Para recolonizar estos sitios perturbados, se necesitarían especies pioneras tolerantes a altos porcentajes de humedad en el suelo.

Tabla 3.1. Especies con cobertura mayor al 20% presentes en dos sitios de matorral sucesional en la EBSD.

Sitio 1

Espece	Familia	Frecuencia (%)
<i>Gaultheria mucronata</i> (L.f.) Hook et Arn	Ericaceae	83.1
<i>Blechnum penna-marina</i> (Poir.) Kuhn	Polypodiaceae	69.4
<i>Myrteola nummularia</i> (Poir.) O. Berg	Myrtaceae	66.3
<i>Baccharis patagonica</i> Hook et Arn	Compositae	54.1
<i>Blechnum chilense</i> (Kaulf.) Mett.	Polypodiaceae	33.3
<i>Uncinia brevicaulis</i> (Thouars) Kunth	Cyperaceae	33.3
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	Sphagnaceae	32.9
<i>Juncus procerus</i> E. Mey.	Juncaceae	26.3
<i>Pilgerodendron uviferum</i> (D. Don) Florin	Cupressaceae	25.1
<i>Gleichenia cryptocarpa</i> Hook	Gleicheniaceae	21.2

Sitio 2

Espece	Familia	Frecuencia (%)
<i>Gaultheria mucronata</i> (L.f.) Hook et Arn	Ericaceae	84.3
<i>Blechnum penna-marina</i> (Poir.) Kuhn	Polypodiaceae	79.4
<i>Myrteola nummularia</i> (Poir.) O. Berg	Myrtaceae	78.9
<i>Uncinia brevicaulis</i> (Thouars) Kunth	Cyperaceae	68.1
<i>Baccharis patagonica</i> Hook et Arn	Compositae	60.3
<i>Juncus procerus</i> E. Mey.	Juncaceae	51.5
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	Sphagnaceae	51.5
<i>Gleichenia cryptocarpa</i> Hook	Gleicheniaceae	51.0
<i>Blechnum chilense</i> (Kaulf.) Mett.	Polypodiaceae	35.3

Tabla 3.2. Especies leñosas con cobertura mayor al 20% presentes en los dos sitios de bosques adyacentes a los matorrales sucesionales escogidos como sitios de estudio.

Sitio 1

Espece	Familia	Estrato	Frecuencia (%)
<i>Drimys winteri</i> J.R. et G. Forster	Winteraceae	Dosel	66.7
<i>Nothofagus nitida</i> (Phil.) Krasser	Fagaceae	Dosel	73.5
<i>Amomyrtus meli</i> (Mol.) Legr. et Kausel	Myrtaceae	Sotobosque	58.8
<i>Tepualia stipularis</i> (H. et A.) Griseb.	Myrtaceae	Sotobosque	50.0
<i>Caldcluvia paniculata</i> (Cav.) D. Don.	Cunnoniaceae	Sotobosque	40.2

Sitio 2

Espece	Familia	Estrato	Frecuencia (%)
<i>Drimys winteri</i> J.R. et G. Forster	Winteraceae	Dosel	49.0
<i>Nothofagus nitida</i> (Phil.) Krasser	Fagaceae	Dosel	36.3
<i>Amomyrtus meli</i> (Mol.) Legr. et Kausel	Myrtaceae	Sotobosque	55.9
<i>Tepualia stipularis</i> (H. Et A.) Griseb.	Myrtaceae	Sotobosque	49.0

Tabla 3.3. Correlación de las distintas variables ambientales utilizadas en el análisis de redundancia, con los dos primeros ejes. CH = contenido hídrico del suelo; C:N = relación carbono/nitrógeno en el suelo; pH = pH del suelo; Ndisp = Nitrógeno disponible (amonio + nitrato) del suelo; DA = densidad aparente del suelo.

	CH	C:N	pH	Ndisp	DA
Eje 1	-0.92	0.75	-0.33	-0.23	-0.02
Eje 2	0.08	0.47	0.52	0.40	0.17

FIGURAS

Figura 3.1. Valores promedio de pH del suelo \pm error estándar en los sitios 1 y 2 para los tres tipos de vegetación y para las cuatro estaciones del año. No hubo diferencias estadísticamente significativas entre tipo de vegetación, sólo entre sitios y estación del año. Las letras distintas indican diferencia estadística.

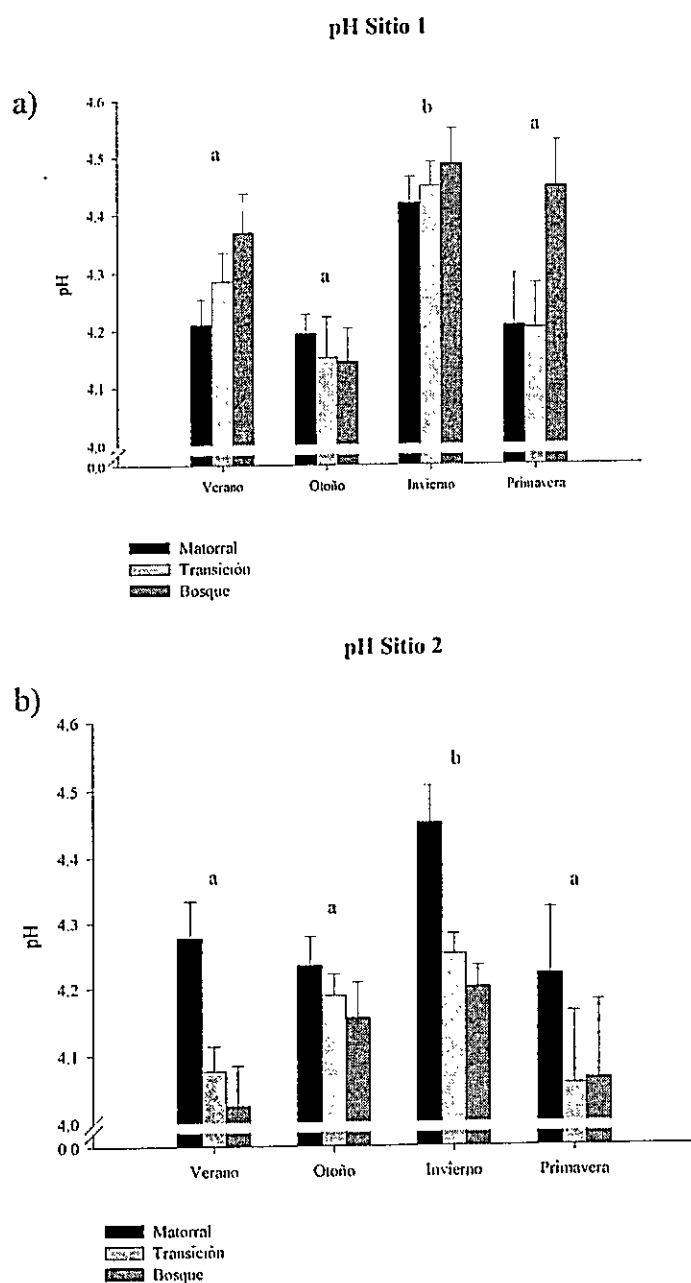


Figura 3.2. a) Valores promedio \pm error estándar del contenido hídrico del suelo (g de agua/g de suelo seco). Las letras distintas indican diferencia estadística ($F_{(1,104)} = 50.354$, $p < 0.001$); b y c) Promedio del contenido hídrico del suelo para los tres tipos de vegetación definidos: Matorral sucesional, transición matorral-bosque y bosque secundario \pm error estándar. Las letras indican diferencia estadística entre tipos de vegetación.

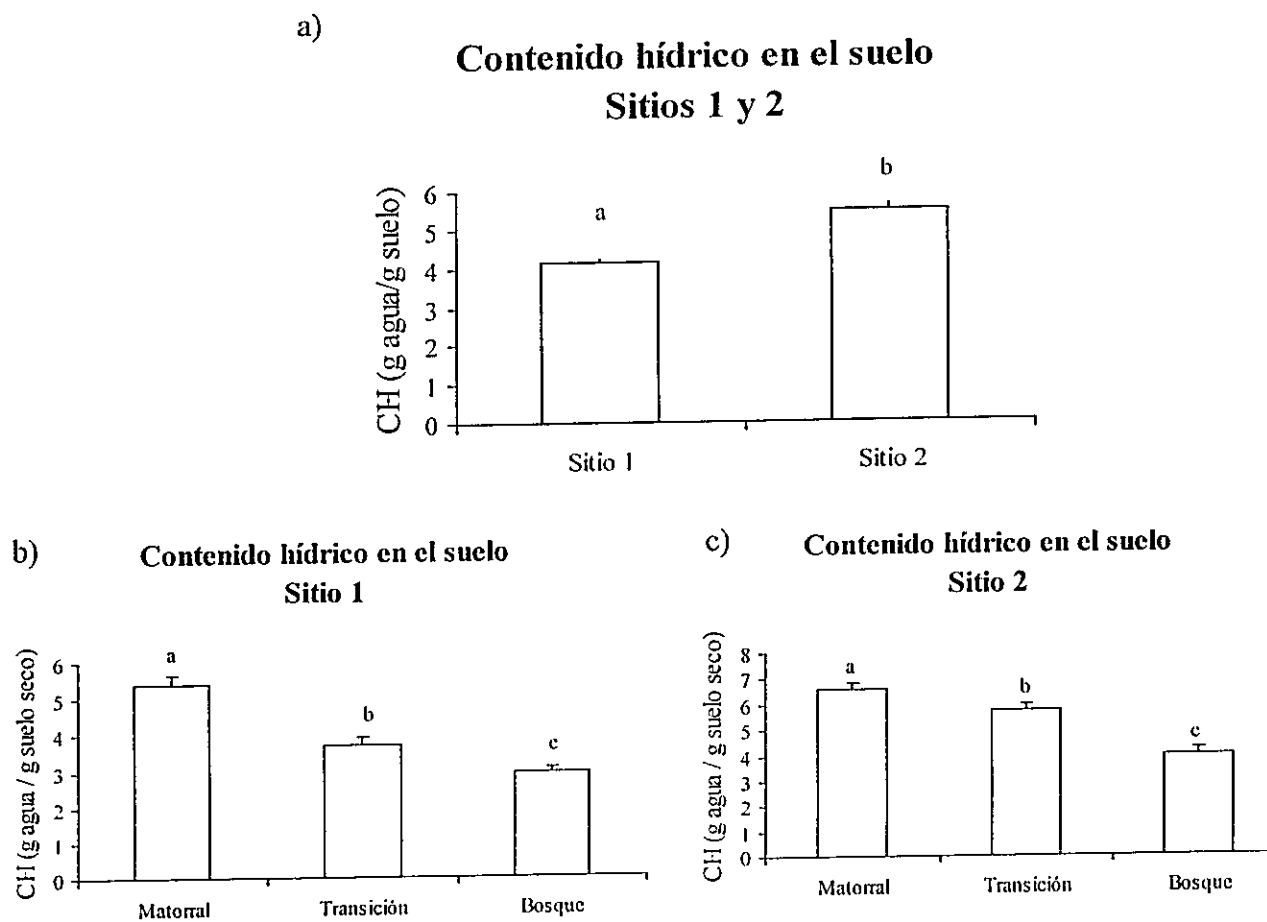


Figura 3.3. Promedio \pm error estándar de la densidad aparente de tres transectos de matorral a bosque pasando por la zona de transición. En el eje x: 0-30 matorral sucesional; 40-60 transición matorral-bosque; 70-90 bosque secundario,

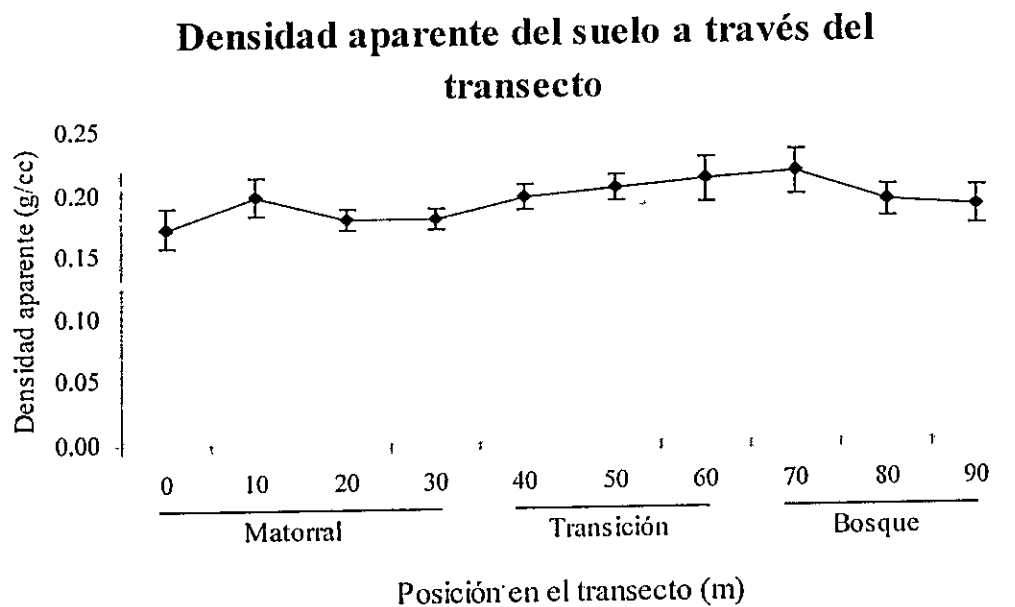


Figura 3.4. Nitrógeno disponible (amonio más nitrato) en suelo de matorral sucesional, transición matorral-bosque y bosque secundario. Medido en dos estaciones (verano e invierno) en dos años, 2002 y 2003. Valores indican promedios \pm error estándar. No hay diferencia significativa.

Nitrógeno disponible en suelo de matorral, transición y bosque. Sitios 1 y 2

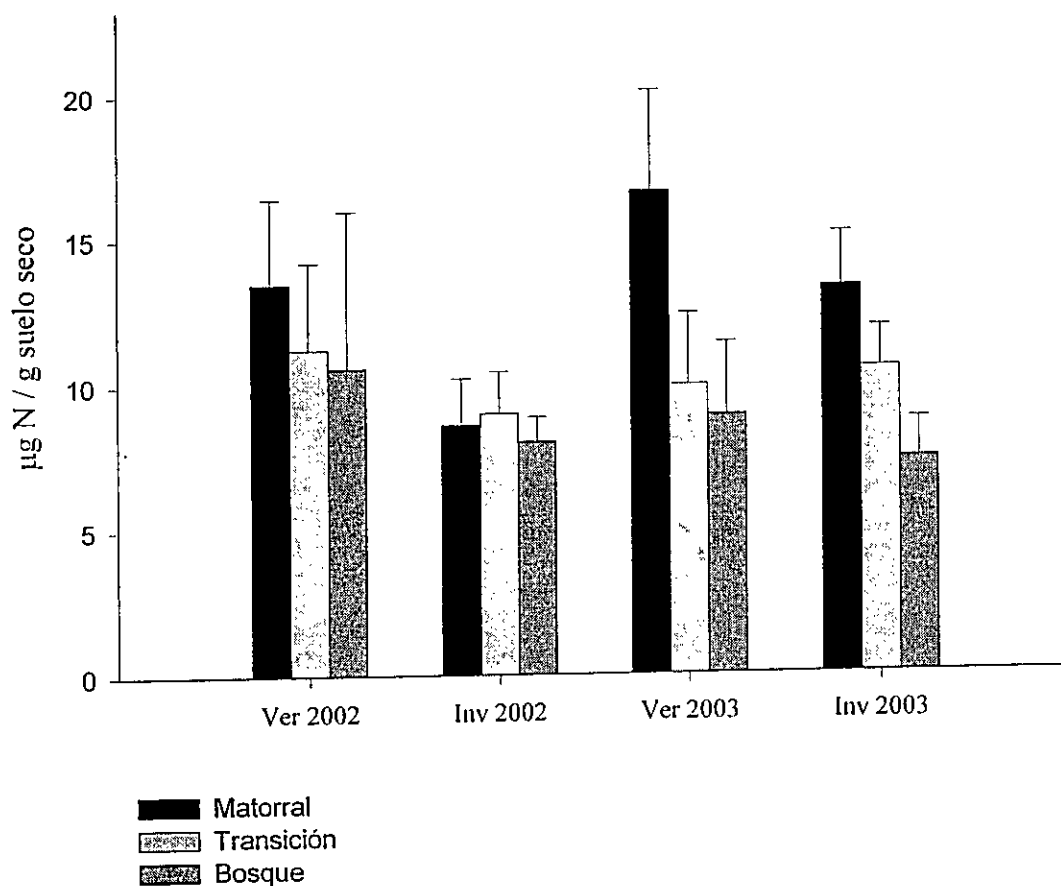


Figura 3.5. Relación C:N en el suelo de matorral sucesional y bosque secundario. No hubo diferencia significativa entre sitios, el gráfico muestra los promedios \pm errores estándar de ambos sitios. Hubo diferencia entre vegetación ($F_{(1,20)} = 20.835, p < 0.001$) y estación ($F_{(1,20)} = 9.884, p = 0.005$). Letras distintas indican significancia estadística.

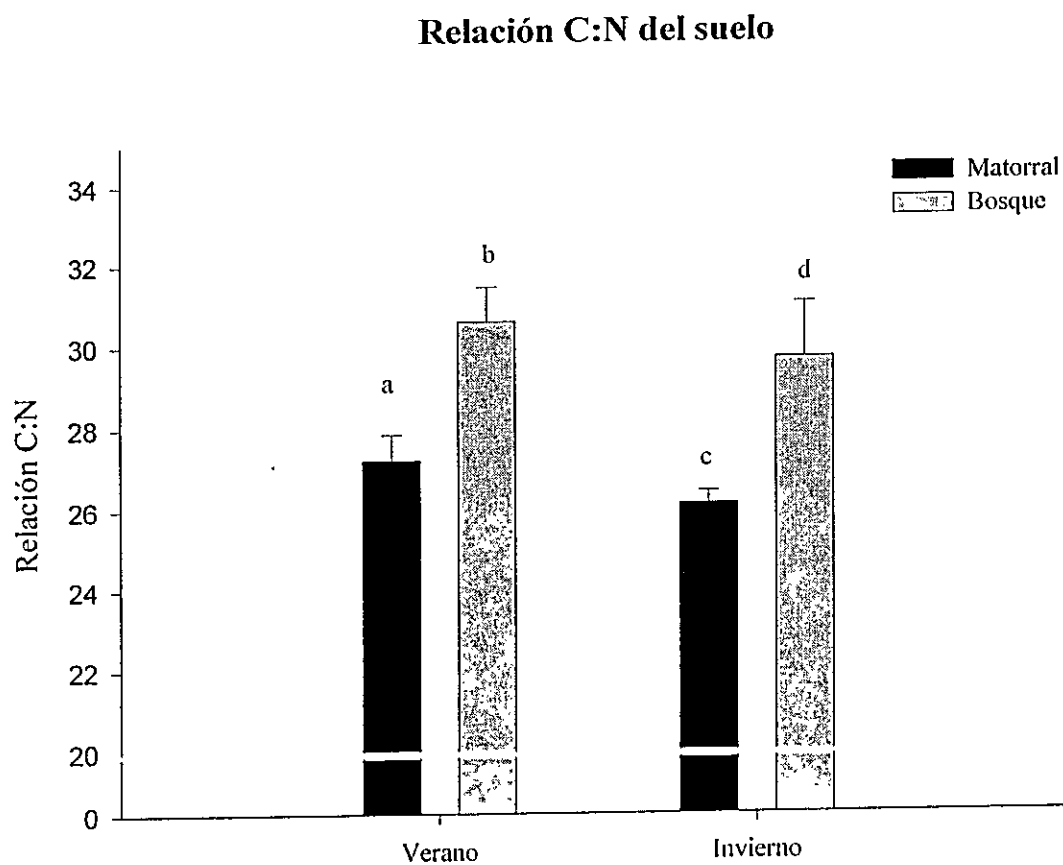
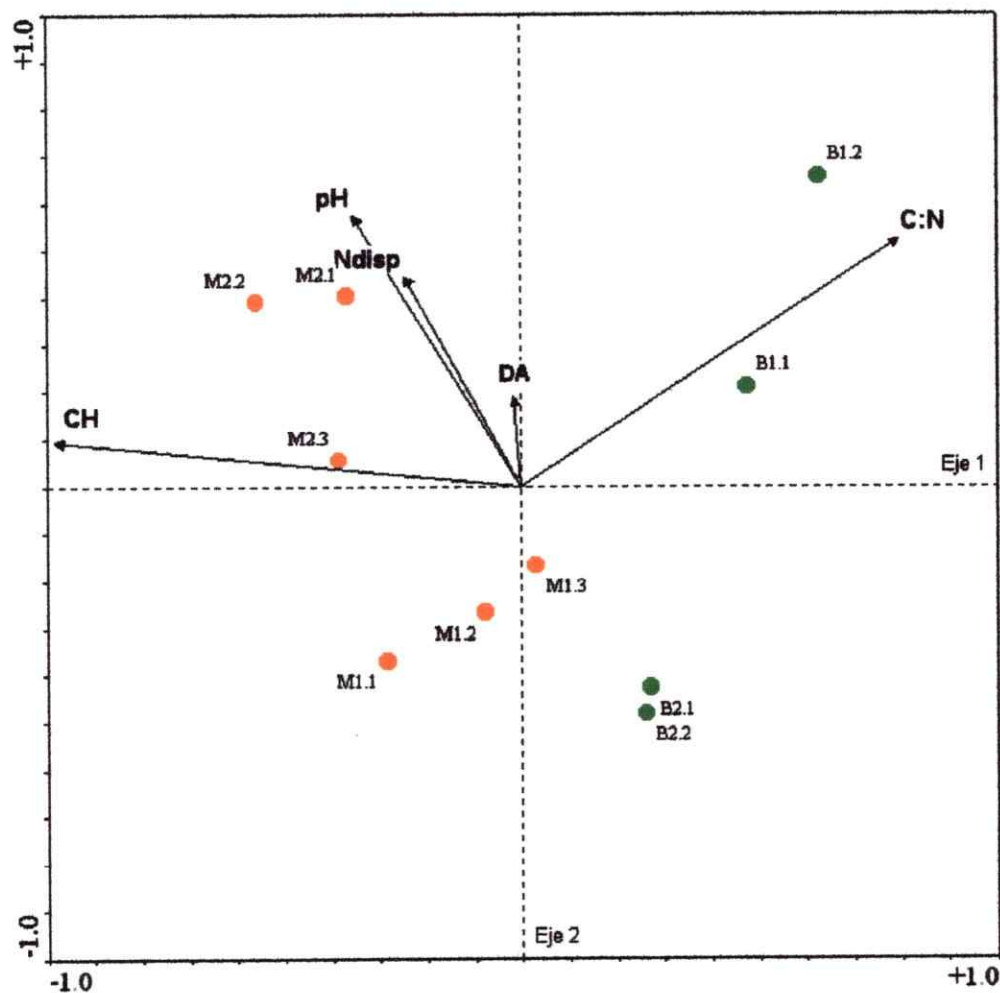


Figura 3.6. Diagrama de ordenación de un análisis de redundancia de la distribución de los sitios de estudio. Las variables ambientales medidas son: CH = contenido hídrico del suelo; C:N = relación carbono/nitrógeno en el suelo; pH = pH del suelo; Ndisp = Nitrógeno disponible (amonio + nitrato) del suelo; DA = densidad aparente del suelo. Los círculos naranja representan los sitios de matorral sucesional, y los verdes, los de bosque secundario. Cada punto corresponde a un transecto vegetacional. El primer número se refiere al sitio (1 ó 2) y el segundo, al número de transecto.



LITERATURA CITADA

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., Carmona, M.R., Pérez, C.A., & Armesto, J.J. (2002) 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*, 75, 339-360.

Armesto, J.J., Villagrán, C., & Donoso, C. (1994) Desde la era glacial a la industrial: La historia del bosque templado chileno. *Ambiente y Desarrollo*, Vol. X, 66-72.

Clymo, R.S. & Hayward, P.M. (1982). The ecology of *Sphagnum*. In *Bryophyte Ecology* (ed A.J.E. Smith), pp. 229-289. Chapman and Hall, London New York.

Darwin, C. (1809-1822) *Viaje de un Naturalista alrededor del Mundo*. Editorial Buenos Aires.

Di Castri, F. & Hajek, E.R. (1976) *Bioclimatología de Chile* Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

FAO-UNESCO (1971) *Soil map of the world- 1:5000000, South America, IV UNESCO*, París.

Hedin, L.O., Armesto, J.J., & Johnson, A.H. (1995) Patterns of nutrients loss from unpolluted, old-growth temperate forests: evaluation of biogeochemical theory. *Ecology*, 76, 493-509.

Holmes, W.E. & Zak, D.R. (1999) Soil microbial control of nitrogen loss following clear-cut harvest in northern hardwood ecosystems. *Ecological Applications*, 9, 202-215.

INFOR (1999). *Informe Regional de la Décima Región*. In *Catastro y evaluación de recursos vegetacionales nativos de Chile*.

Johnson, N.C. & Wedin, D.A. (1997) Soil, carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Application*, 7, 171-182.

Likens, G.E., Bormann, F.H., Pierce, R.S., & Reiners, W.A. (1978) Recovery of a deforested ecosystem. *Science*, 199, 492-496.

- Matson, P.A., Vitousek, P.M., Ewel, J., Mazzarino, M.L., & Robertson, G.P. (1987) Nitrogen transformation following tropical forest felling and burning on a volcanic soil. *Ecology*, 68, 491-502.
- Perakis, S.S. & Hedin, L.O. (2002) Nitrogen loss from unpolluted South American forests mainly via dissolved organic compounds. *Nature*, 415, 416-419.
- Pérez, C. (1996). Los procesos de descomposición de la materia orgánica de bosques templados costeros: interacción entresuelo, clima y vegetación. In *Ecología de los bosques nativos de Chile* (eds J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo), pp. 301-315. Editorial Universitaria, Santiago.
- Pérez, C., Armesto, J.J., & Ruthsatz, B. (1991) Descomposición de hojas, biomasa de raíces y características de los suelos en bosques mixtos de coníferas y especies laurifolias en el Parque Nacional Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64, 479-490.
- Pérez, C.A., Carmona, M.R., & Armesto, J.J. (2003) Non-symbiotic nitrogen fixation, net nitrogen mineralization and denitrification in evergreen forests of Chiloé Island, Chile: a comparison with other temperate forests. *Gayana Bot.*, 60, 25-33.
- Pérez, C.A., Hedin, L.O., & Armesto, J.J. (1998) Nitrogen mineralization in two unpolluted old-growth forests of contrasting biodiversity and dynamics. *Ecosystems*, 1, 361-373.
- Ramírez, C. & San Martín, C. (2004). Asociaciones Vegetales de la Cordillera de la Costa de la Región de Los Lagos. In *Historia, Ecología y Biodiversidad de los Bosques de la Cordillera de la Costa de Chile* (eds C. Smith-Ramírez, J.J. Armesto & C. Valdovinos). Editorial Universitaria, (en prensa).
- Ramírez, C., San Martín, C., & San Martín, J. (1996). Estructura florística de los bosques pantanosos de Chile sur-central. In *Ecología de los bosques nativos de Chile* (eds J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo), pp. 215-234. Editorial Universitaria, Santiago.
- Reiners, W.A., Bouwman, A.F., Parsons, W.F.J., & Keller, M. (1994) Tropical rain forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications*, 4, 363-377.
- Roy, V., Ruel, J.C., & Plamondon, A.P. (2000) Establishment, growth and survival of natural regeneration after clearcutting and drainage on forested wetlands. *Forest Ecology and Management*, 129, 253-267.
- Ruprecht, J.K. & Schofield, N.J. (1991) Effects of partial deforestation on hydrology and salinity in high salt storage landscapes. I. Extensive block clearing. *Journal of Hydrology*, 129, 19-38.

- Rydin, H. (1985) Effect of water level on desiccation of *Sphagnum* in relation to surrounding Sphagna. OIKOS, 45, 374-379.
- Schofield, W.B. (1985). The Peat Mosses- Subclass Sphagnidae. In Introduction to Bryology, pp. 32-48. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey.
- Strahler, A.N. & Strahler, A.H. (1984) Elements of Physical Geography, 3rd edn. John Wiley & Sons, New York Chichester Brisbane Toronto Singapore.
- Ter Braak, C. & Smilauer, P. (1998). Canoco Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). In Microcomputer Power, pp. 352. Ithaca, N.Y., USA.
- Van Breemen, N. (1995) How *Sphagnum* bogs down other plants. Trends in Ecology and Evolution, 10, 270-275.
- Veit, H. & Garleff, K. (1996). Evolución del paisaje cuaternario y los suelos en Chile central-sur. In Ecología de los bosques nativos de Chile (eds J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo), pp. 29-50. Editorial Universitaria.

CAPÍTULO 4

LIMITANTES A LA REGENERACIÓN ARBÓREA EN MATORRALES SUCESIONALES POST-PERTURBACIÓN POR FUEGO EN LA ISLA GRANDE DE CHILOÉ

RESUMEN

Los matorrales sucesionales establecidos después de perturbaciones antropogénicas como la quema de bosques son frecuentes en la Isla Grande de Chiloé. Estos sitios presentan anegamiento estacional y se caracterizan por la dominancia de arbustos de *Baccharis patagonica* y musgos del género *Sphagnum* que forman cojines entre los arbustos. Una vez que *Baccharis* se establece en el área, se observa escasa o nula colonización arbórea. La colonización de los árboles pioneros sombra-intolerantes podría estar limitada entre otros factores por el menor acceso de luz de las plántulas, debido a la densa cobertura de *Baccharis*, o por la presencia del musgo *Sphagnum*

magellanicum. Esta última especie se caracteriza por generar sustratos orgánicos poco permeables, pobres en nutrientes, ácidos y aislantes del calor (Van Breemen, 1995). La alta cobertura de arbustos en sitios sucesionales, estacionalmente anegados, sugiere también que los arbustos serían más tolerantes a las condiciones de anegamiento que las especies arbóreas colonizadoras (Pacic, 2000). La monopolización del sustrato por *Baccharis*, otros arbustos y *Sphagnum* inhibiría la continuación del proceso sucesional.

Se evaluaron las diferencias en respuesta de la germinación de semillas de especies leñosas pioneras en gradientes de humedad del suelo producidas en forma experimental, representando las variaciones de humedad post-perturbación en sitios dominados por matorral. No se encontró efecto de la humedad del suelo sobre la germinación de semillas. Se evaluó experimentalmente mediante transplantes, la sobrevivencia de plántulas de dos especies de árboles pioneros (*Embothrium coccineum* y *Drimys winteri*) en sitios sucesionales bajo y fuera de la cobertura de *Baccharis* y sobre el sustrato orgánico de *Sphagnum magellanicum*. Aunque la sobrevivencia en algunos casos fue baja (20%), no se observó diferencias en la sobrevivencia de plántulas en ninguno de los tratamientos.

La especie *E. coccineum* presentó mayor germinación y sobrevivencia cuando se estableció sobre cojines de *Sphagnum magellanicum*. Los suelos anegados serían limitantes para la regeneración de especies arbóreas pioneras en zonas de matorral sucesional, pero la presencia de los cojines de *Sphagnum* favorecería el establecimiento de *E. coccineum*, la cual sería de gran utilidad para planes de restauración.

Palabras clave: regeneración, *Sphagnum magellanicum*, *Baccharis patagonica*, sobrevivencia, germinación.

INTRODUCCIÓN

La teoría de sucesión explica el proceso de reemplazo de especies y el cambio en el desempeño de los individuos a través del tiempo y en un mismo espacio. La primera fase de la sucesión secundaria, luego de una perturbación, es la invasión o regeneración de especies pioneras y el establecimiento de las plantas en el sitio perturbado (Clements, 1916). La colonización de plántulas de árboles y arbustos en sitios perturbados es dependiente de varios procesos: la existencia de bancos de semillas, dispersión y depredación de semillas, emergencia y depredación de plántulas, y competencia entre plántulas.

Los procesos sucesionales son esencialmente demográficos y tienen resultados a nivel de estructura de la comunidad y función ecosistémica (Pickett et al., 1987). Si las especies que colonizan el sitio abierto post-perturbación no permiten el establecimiento de especies sucesionales tardías por inhibición, la sucesión quedará detenida en su etapa inicial. Gill & Marks (1991) separan el concepto de inhibición en inhibición directa, cuando debido a competencia (monopolización de recursos o espacios) o alelopatía, una especie impide la llegada de otras especies al sitio. También podría darse el caso de una inhibición indirecta, cuando la llegada de nuevas especies está limitada por depredación de semillas, herbivoría o patógenos. Cuando especies inhibidoras monopolizan el sitio, la composición de la comunidad tiende a mantenerse en un estado estable hasta que algún tipo de perturbación altere las condiciones, permitiendo el establecimiento de otras especies. Algunos autores describen este tipo de situaciones como estados estables alternativos (Gilpin & Case, 1976; May, 1977; Noy-Meir, 1975). Luego de una

perturbación, distintos ensambles de especies podrían representar estados alternativos persistentes en la comunidad, mientras no ocurra un cambio significativo en el ambiente.

En el caso de la facilitación, podría darse una facilitación directa (una especie pionera crea condiciones ambientales favorables para el posterior establecimiento de una especie tardía) o indirecta (e.g. atrayendo dispersores de semillas) (Gill & Marks, 1991). Se ha hablado de dos tipos de tolerancia (Pickett et al., 1987), activa y pasiva. La tolerancia activa se refiere por ejemplo, a una tolerancia fisiológica a niveles de recursos bajos, la pasiva, a diferencias en historias de vida (tasas de crecimiento, longevidad) entre especies durante la sucesión.

Diversos estudios en el hemisferio norte han investigado el proceso de colonización de árboles y arbustos en praderas abandonadas, donde las principales limitantes son la disponibilidad de propágulos, los herbívoros y las condiciones del sustrato (Callaway, 1992; De Steven, 1991a, b; Gill & Marks, 1991). En Chile, Pápic (2000) estudió la colonización de especies arbóreas en sitios abiertos post-perturbación por fuego, resaltando el papel de los micrositos elevados constituidos por acumulaciones de material leñoso muerto en el suelo. Sus resultados sugieren que el proceso de colonización de especies arbóreas en matorrales anegados de Chiloé, donde el bosque ha sido perturbado por fuego, estaría fuertemente restringido a microhábitats elevados por sobre el nivel del suelo. La colonización por arbustos no parecería estar limitada a elevaciones del sustrato, por lo que especies arbustivas dominantes de estas áreas, serían más tolerantes a las condiciones de anegamiento estacional de los suelos de sitios perturbados que las especies arbóreas colonizadoras (Pápic, 2000). La monopolización del sustrato por *B. patagonica* podría inhibir la continuación del

proceso sucesional. La incapacidad de las plantas arbóreas pioneras del bosque templado para tolerar el anegamiento, comparadas con los arbustos colonizadores de *Baccharis*, podrían ser el resultado de diferencias en la germinación de semillas en sustratos con distintos grados de contenido hídrico en el suelo. La dominancia de especies arbustivas en grandes áreas sucesionales post-incendios respondería a una mayor tolerancia de los arbustos al anegamiento estacional de los suelos en comparación con los árboles.

En la Isla Grande de Chiloé, el cambio en el uso de suelo ha transformado el paisaje de bosques originalmente continuos, a fragmentos de bosque rodeados de grandes extensiones de praderas y matorrales, que se observan estacionalmente anegados. El anegamiento se debe principalmente al pobre drenaje de los suelos de origen glacial (Aravena, 1991). En praderas abandonadas y estacionalmente húmedas, el arbusto *Baccharis patagonica* alcanza coberturas superiores al 50%. Una vez que *Baccharis* se establece en el área, no se observa colonización arbórea, o ésta es muy escasa (Papic, 2000).

La colonización de los árboles pioneros sombra-intolerantes (Aravena et al., 2002) podría estar limitada entre otros factores por el menor acceso de luz de las plántulas, debido a la densa cobertura de *B. patagonica*. La sobrevivencia de plántulas arbóreas pioneras sombra-intolerantes sería menor bajo cobertura de *Baccharis* comparado con sitios más abiertos en el matorral. El menor acceso a la luz tendría un efecto negativo en la sobrevivencia de las plántulas de árboles pioneros sombra-intolerantes en comparación con sitios abiertos.

Por lo general, sitios de matorral anegado después de la tala o quema del bosque en Chiloé, son invadidos por musgos del género *Sphagnum*, principalmente por *S.*

magellanicum, que forma cojines entre los arbustos de *B. patagonica* cubriendo áreas extensas de varios metros cuadrados. Las especies de *Sphagnum* se caracterizan por sus propiedades morfológicas, anatómicas y fisiológicas que generan sustratos orgánicos poco permeables, pobres en nutrientes, ácidos y aislantes del calor (Van Breemen, 1995). Estas condiciones de hábitat, producidas por *Sphagnum* a través de acumulación de materia orgánica, son limitantes del crecimiento de muchas plantas vasculares, manteniendo las condiciones locales de alta disponibilidad de luz y saturación de humedad que favorecen su propia regeneración (Van Breemen, 1995). Sobre esta base, postulamos que las condiciones de hábitat producidas por acumulación de *Sphagnum* serían desfavorables para la germinación, crecimiento y sobrevivencia de plantas arbóreas pioneras. Si las condiciones se generan por la actividad fisiológica de esta especie de briófito, sobre *Sphagnum* muerto podría ocurrir regeneración arbórea.

Para poner a prueba las hipótesis anteriormente planteadas, se evaluaron las diferencias en respuesta de la germinación de semillas de especies leñosas pioneras en gradientes de humedad del suelo producidas en forma experimental para representar las variaciones de humedad post-perturbación en sitios dominados por matorral. También se evaluó la sobrevivencia de plántulas de árboles pioneros en sitios sucesionales bajo y fuera la cobertura de *Baccharis*. Por último, se evaluó también el efecto del sustrato orgánico de *Sphagnum* en la sobrevivencia de dos especies arbóreas pioneras en terreno.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio está ubicada al noreste de la Isla Grande de Chiloé (41°50' S), en los terrenos de la Estación Biológica "Senda Darwin", comuna de Ancud (Fig. 2.1, capítulo 2). El clima es templado húmedo con fuerte influencia oceánica. La temperatura media anual es 11° C y las precipitaciones oscilan entre 2000 y 2500 mm al año con un período más seco (aproximadamente un 11% de la precipitación anual) durante enero y febrero (Di Castri & Hajek, 1976). Se estudió el proceso de regeneración arbórea en zonas planas de matorral anegado estacionalmente, donde la presencia de tocones y troncos semi-enterrados con marcas de fuego indicaban la presencia de vegetación boscosa antes de la perturbación. Por las condiciones del sitio y las edades de los bosques sucesionales cercanos estimadas por métodos dendrocronológicos convencionales, se puede estimar que estos incendios tuvieron lugar 40-60 años atrás.

Se escogieron dos sitios de matorral sucesional, los cuales se caracterizan por presentar saturación periódica o prolongada de agua y alta frecuencia y cobertura de especies arbustivas como *Gaultheria mucronata*, *Baccharis patagonica*, *Myrteola nummularia*, entre otros (ver Tabla 3.1 capítulo 3) y musgos, entre los cuales destaca la presencia de *Sphagnum magellanicum* por su forma de crecimiento formando cojines y ocupando grandes superficies de suelo entre los arbustos. Para evaluar la regeneración natural en terreno además se muestreó el bosque adyacente a cada una de las áreas de matorral escogidas.

En los experimentos se usaron semillas y plántulas de dos especies leñosas pioneras comunes en el bosque siempreverde de la Isla Grande de Chiloé. Para los experimentos de sobrevivencia se usaron las especies *E. coccineum* y *D. winteri*.

Embothrium coccineum es una especie sombra-intolerante, característica de sitios abiertos, bordes de bosque y campos abandonados (Donoso, 1989). Esta especie presenta un alto porcentaje de germinación en ensayos de laboratorio y terreno (> 90%), (Figueroa et al., 1996), sus semillas presentan una alta viabilidad y son dispersadas por el viento (Figueroa & Hernández, 2001). Debido a las dificultades asociadas a largos períodos de tiempo y baja germinación de muchas especies arbóreas en ensayos previos (Figueroa et al., 1996), se usó esta especie de rápida germinación como modelo en todos los ensayos de terreno y laboratorio. Para los ensayos de germinación de semillas en invernadero también se usaron las especies pioneras *Nothofagus nitida* y *Tepualia stipularis*.

MÉTODOS

Evaluación de la regeneración natural de especies leñosas en terreno: Para evaluar la densidad de plántulas en terreno, se hicieron 3 transectos vegetacionales de 100 metros de longitud cada uno para los dos sitios (6 transectos en total). Estos transectos partían en el interior del área de matorral sucesional y terminaban al interior del bosque adyacente, pasando por la transición matorral-bosque. Cada 10 metros en cada transecto, se hizo una parcela de 1 m² y se contabilizaron todas las plántulas presentes en ese metro cuadrado, para cuantificar la densidad de plántulas en los tres hábitat. Así, se obtuvieron 24 parcelas en el matorral, 18 en la transición matorral-bosque y 18 en el bosque. Los resultados se analizaron estadísticamente mediante un análisis de varianza (ANDEVA)

en bloque, considerando los 2 sitios como bloques, y el tipo de vegetación (matorral, transición y bosque) como los tratamientos.

Efecto del anegamiento y el sustrato en la germinación de semillas de especies pioneras del bosque: Para este experimento se confeccionaron tres cajas de acrílico de 75 x 30 x 15 cm divididas en seis compartimentos cada una (Fig. 4.1). Se llenó cada compartimento con 2/3 de suelo en un lado y con *Sphagnum magellanicum* en otro (Fig. 4.1). Las cajas se colocaron en el invernadero de la Estación Biológica Senda Darwin, y se inclinaron 10° para producir un desnivel que mantenía un suelo más húmedo en un extremo y más seco en el otro. Se regó periódicamente con suficiente agua para mantener el nivel del agua en todos los compartimentos. La capacidad de campo del suelo usado en los experimentos es 1.34 g de agua/g de suelo seco. El compartimento más bajo (con que simulaba el nivel de napa más elevado; o suelo anegado) representó el 113% de la capacidad de campo; el del medio (estado intermedio de humedad; húmedo) representó el 107% de la capacidad de campo; y el último compartimento (el más seco; seco), el 85% de la capacidad de campo del suelo.

Este experimento se repitió en los años 2002 y 2003. El primer año se evaluaron las diferencias en germinación entre especies arbóreas pioneras (*Embothrium coccineum*, *Nothofagus nitida*, *Tepualia stipularis*) y una especie de arbusto colonizador de lugares abiertos post-perturbación (*Baccharis patagonica*). Se examinó el efecto asociado de dos tipos de sustrato sobre la germinación: suelo intacto y suelo con cobertura de *Sphagnum magellanicum*. En el caso de *E. coccineum* se sembraron 110 semillas por compartimento; *N. nitida*, 83 semillas; *T. stipularis*, 100 semillas; y *B.*

patagonica 100 semillas. La única especie que germinó en todos los tratamientos fue *E. coccineum*, por lo que los resultados se muestran sólo para esta especie. Para el análisis estadístico, se empleó un análisis de varianza de dos vías, donde los factores fueron el tipo de sustrato (*Sphagnum* vs suelo) y el nivel de humedad (3 niveles). La variable dependiente fue el porcentaje de semillas germinadas. El tiempo de medición fue correspondiente al tiempo de germinación promedio para cada especie (Figueróa et al. 1996).

El año 2003 se repitió el experimento pero sólo sobre el sustrato suelo y las siguientes especies pioneras: *E. coccineum*, *N. nitida* y *D. winteri*. Se sembraron 100 semillas de cada especie por compartimento. Esta vez se aumentó a 15° la inclinación de las cajas para lograr una diferencia estadísticamente significativa entre los niveles de humedad del suelo de los compartimentos extremos. Se logró un gradiente y diferencias significativas entre el nivel más seco y el más húmedo en el porcentaje de humedad del suelo ($F_{(2,15)} = 41.97, p < 0.001$). En este experimento no hubo germinación de *D. winteri*, sólo de *E. coccineum* y *N. nitida*.

Con el propósito de evaluar la regeneración arbórea en matorrales sucesionales se realizaron experimentos de sobrevivencia considerando los sustratos suelo bajo la cobertura de *Baccharis patagonica* y sobre el musgo *Sphagnum magellanicum*.

Efecto de la cobertura de *Baccharis patagonica*: Para evaluar el efecto directo de la cobertura de ramaje de *Baccharis patagonica* en la sobrevivencia de plántulas pioneras del bosque, se realizaron experimentos de manipulación de cobertura de *Baccharis*. Se

removió la mitad del dosel en cada arbusto y se evaluó la sobrevivencia de plántulas transplantadas bajo cada mitad, con remoción y sin remoción del ramaje mediante un análisis de curvas de sobrevivencia Log-rank (Fox, 1993) (Fig. 4.2 b). Se usaron plántulas de edad conocida (originadas de semillas) de las especies *Drimys winteri* (1 año) y *Embothrium coccineum* (2 años). El período de evaluación, fue de 21 meses. El primer año se registró la sobrevivencia cada mes y luego los periodos de evaluación se fueron distanciando en el tiempo. Se manipularon 10 arbustos por sitio seleccionados al azar. En los trasplantes se usaron 10 plántulas por tratamiento (con y sin remoción de dosel), N = 20 plántulas por especie y por sitio.

Efecto de la cobertura de *Sphagnum magellanicum*: Se realizaron experimentos en terreno para determinar la sobrevivencia de plántulas de especies arbóreas pioneras transplantadas sobre cojines de *Sphagnum* vivo y muerto (Fig. 4.2 a y c). Se transplantaron plántulas sobre *Sphagnum* vivo y sobre puntos en donde se removió el musgo, se secó, y se volvió a colocar en la superficie. Este experimento tuvo como objeto evaluar si la estructura solamente (*Sphagnum* muerto) o la actividad fisiológica de *Sphagnum* vivo daba cuenta de las propiedades adversas para el establecimiento de plantas leñosas. La sobrevivencia se evaluó con un análisis de curvas de sobrevivencia Log-rank (Fox, 1993) por un período de 19 meses. En los trasplantes se usaron 10 plántulas por tratamiento (*Sphagnum* vivo y muerto) de edad conocida (originadas de semillas) de las especies pioneras *Drimys winteri* y *Embothrium coccineum*, igual que en el experimento anterior. El número total de plántulas por sitio y por especie fue de 20.

Diferencias ambientales entre los microhábitats: Se evaluó si los tratamientos bajo *Baccharis patagonica* con y sin remoción de dosel daban diferencias efectivas en intensidad lumínica en el nivel del suelo. Para esto, se midió la intensidad de luz con un luxómetro en cada punto donde se hicieron los ensayos de sobrevivencia. También se midió la temperatura del suelo y del sustrato *Sphagnum* en los casos de ensayos de sobrevivencia sobre el musgo. Se utilizó la prueba no paramétrica de Scheirer-Ray-Hare, una extensión a la prueba de Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf, 1995) para evaluar si existían diferencias entre los microhábitats.

RESULTADOS

Regeneración natural de especies leñosas en terreno

En condiciones no experimentales, la regeneración arbórea en los dos sitios de matorral secundario fue muy baja. Se observó un incremento en la densidad de plántulas arbóreas a medida que se avanza hacia el bosque (Fig. 4.3). En el centro del matorral sucesional, la densidad de plántulas fue 0.3 ± 0.2 plántulas / m², en la transición matorral-bosque, la densidad aumentó a 2.6 ± 1.1 plántulas / m², y finalmente, en el interior del bosque, se encontró la mayor densidad de plántulas, 7.2 ± 1.1 plántulas / m². Esta diferencia fue significativa ($F_{(2,50)} = 14.09$, $p < 0.001$, ANDEVA en bloque). En el sitio 1, todas las plántulas registradas en el matorral fueron de la conífera sombra-intolerante *Pilgerodendron uviferum*.

Germinación de semillas en gradientes de humedad

En el ensayo del año 2002 no se logró establecer un gradiente de humedad que representara diferencias significativas entre los tres niveles de humedad del suelo. La germinación fue igual en los tres compartimentos. Por lo tanto, se decidió comparar la germinación de *E. coccineum* (única especie que germinó) entre los dos sustratos (suelo y *Sphagnum*). La germinación de *E. coccineum* fue significativamente mayor sobre el musgo *Sphagnum* (61%) que sobre suelo (41%) ($F_{(1,12)} = 28.92, p < 0.001$, análisis de varianza) (Fig. 4.4).

Para el año 2003 se logró establecer un gradiente de humedad significativo entre los tres compartimentos ($F_{(2,15)} = 41.97, p < 0.001$). Sin embargo, no hubo diferencias en el porcentaje de germinación entre los tratamientos de humedad del suelo para ninguna de las especies que germinaron (*E. coccineum* y *N. nitida*) (Fig. 4.5).

Sobrevivencia de *D. winteri* en matorral sucesional

La sobrevivencia de *D. winteri* no fue afectada por la cobertura del dosel de *B. patagonica*. En ambos sitios, no hubo diferencia significativa en la sobrevivencia bajo *Baccharis* con o sin dosel. La sobrevivencia fue mayor en el sitio 1 (85%, basado en el total de plántulas de *D. winteri*, sin distinción de tratamiento de luz) que en el sitio 2 (35%) (Fig. 4.6). En el sitio 2 se observó mayor mortalidad de plántulas en ausencia de dosel de *Baccharis* ($L = 1.84, p = 0.07, N = 20$), la diferencia fue marginalmente significativa. En ambos sitios, contrariamente a lo esperado, la tendencia, aunque no significativa, fue de mayor sobrevivencia cuando las plántulas de *Drimys* estaban protegidas por la cobertura del dosel de *Baccharis*. La mayor mortalidad de plántulas se

observó durante y después del período estival (febrero - abril 2002), cuando las precipitaciones son menores con respecto al resto del año (Fig. 4.6).

Tampoco hubo efectos significativos cuando se comparó la sobrevivencia de plántulas sobre *Sphagnum* vivo o muerto ($L = 1.38$, $p = 0.17$, $N = 40$, prueba realizada para los dos sitios). Nuevamente, la sobrevivencia fue menor en el sitio 2 (35%) que en el sitio 1 (65%) (Fig. 4.7). Como en el caso del tratamiento bajo *Baccharis*, la mayor mortalidad ocurrió después del período estival.

Sobrevivencia de *E. coccineum* en matorral sucesional

No hubo efecto de ninguno de los tratamientos sobre la sobrevivencia de plántulas de la especie pionera *E. coccineum*. Bajo *Baccharis* con y sin dosel, la sobrevivencia de plántulas de *E. coccineum* no fue significativa ($L = 1.12$, $p = 0.26$, $N = 20$ para el sitio 1, y $L = 1.07$, $p = 0.29$, $N = 20$ para el sitio 2). La mortalidad fue alta (del 50 al 90% en algunos tratamientos) en ambos sitios (Fig. 4.8).

La sobrevivencia de plántulas de *Embothrium* sobre *Sphagnum* vivo y muerto en los sitios 1 y 2, tampoco mostró diferencias significativas entre los tratamientos ($L = -0.11$, $p = 0.91$, $N = 20$ para el sitio 1, y $L = -1.45$, $p = 0.15$, $N = 20$ para el sitio 2) (Fig. 4.9). En este ensayo la mortalidad fue menor que sobre suelo (10% de mortalidad sobre *Sphagnum*, versus 70% sobre el suelo), las plántulas de *E. coccineum* se desempeñaron bastante mejor sobre el sustrato musgo.

Sin hacer distinción de tratamiento ni de sitio, sólo considerando el sustrato de establecimiento de las plántulas (en el suelo bajo *B. patagonica* con y sin dosel, o sobre *S. magellanicum*) se encontraron diferencias significativas en el caso de *E. coccineum* (L

= 3.47, $p < 0.001$, $N = 80$) (Fig. 4.10), especie que presentó mayor sobrevivencia sobre el musgo *Sphagnum* que directamente sobre el suelo.

Condiciones ambientales

Para los dos sitios de estudio hubo diferencias significativas entre los tratamientos bajo *Baccharis* con y sin dosel. La luz sobre cojines de *Sphagnum* y sobre las plántulas bajo arbustos de *Baccharis* con el dosel removido no difiere estadísticamente (Fig. 4.11a). En consecuencia, las plántulas bajo *Baccharis* sin dosel están igualmente expuestas a la luz solar que las plantas que crecen sobre cojines de *Sphagnum* situados en espacios abiertos entre arbustos. Existen diferencias significativas en la luz que reciben las plántulas en micro-hábitats sin dosel y bajo dosel de *Baccharis*, y también en sitios abiertos sobre *Sphagnum*. La diferencia entre tratamientos es significativa ($H = 13.79$, 2 g.l., $p = 0.001$, prueba no paramétrica de Scheirer-Ray-Hare) En promedio para los dos sitios, la intensidad lumínica bajo *Baccharis* con remoción de dosel es $5013,5 \pm 949$ lux, bajo *Baccharis* intacto, $2071,5 \pm 308$ lux, y sobre *Sphagnum* $6147,5 \pm 1082$ lux. La temperatura difirió entre sustrato de *Sphagnum* y suelo con y sin cobertura del dosel de *Baccharis* ($H = 8.046$, 2 g.l., $p = 0.018$, prueba no paramétrica de Scheirer-Ray-Hare) (Fig. 4.11 b). El sustrato *Sphagnum* mostró mayores temperaturas que el sustrato suelo.

DISCUSIÓN

Se han realizado numerosos estudios en el hemisferio norte acerca de la colonización de plántulas de árboles y arbustos en praderas abandonadas después de la eliminación del bosque (Callaway, 1992; De Steven, 1991a, b; Gill & Marks, 1991), pero la mayoría de ellos apuntan a evaluar los mecanismos de sucesión propuestos por Connell y Slatyer (1977). En ellos se dan ejemplos de tolerancia, facilitación e inhibición. Estos tres modelos pueden actuar durante la sucesión, y no serían hipótesis alternativas como planteaban Connell y Slatyer (1977). En el bosque templado del sur de Chile, se han realizado estudios de regeneración arbórea en el interior de bosques primarios y secundarios y en sitios de matorral secundario notando la importancia de la regeneración arbórea sobre detritus leñoso (Christie & Armesto, 2003; Papic, 2000). También se ha evaluado la sobrevivencia de plántulas leñosas con distintos requerimientos lumínicos (Figuroa & Lusk, 2001), comparando la sobrevivencia bajo dosel y en claros de bosque. Sin embargo, ninguno de ellos ha abordado el tema de regeneración en sitios de matorral, donde las condiciones de anegamiento, la abundancia del arbusto *Baccharis patagonica* y la presencia del musgo *Sphagnum* podrían estar limitando la regeneración arbórea.

La regeneración natural (Fig. 4.3), nos dio una idea de lo que ocurría naturalmente en terreno. Se pudo comprobar una mayor densidad de plántulas concentrada en el suelo del bosque. Se observó un gradiente de mayor a menor densidad de plántulas desde el bosque hacia el matorral sucesional. No sabemos si esas pocas

plántulas que se encontraron en el matorral sobrevivirán, sería interesante en el futuro hacer un seguimiento de la sobrevivencia de plántulas ya establecidas naturalmente.

Los ensayos de germinación de semillas en gradiente de humedad del sustrato no fueron estadísticamente significativos, probablemente, el gradiente fue demasiado débil como para producir diferencias en la germinación de semillas. Aparentemente, *E. coccineum* y *N. nitida*, no tendrían problemas de germinación en sustratos anegados.

En los ensayos de sobrevivencia, en el caso de la especie pionera *Drimys winteri* ninguno de los dos factores evaluados, sombra y cobertura de *Sphagnum*, que podrían estar limitando la regeneración arbórea tuvieron efecto. A pesar de ser una especie de tolerancia intermedia, según Donoso (1989), en los ensayos de sobrevivencia bajo *B. patagonica* con y sin dosel, la sobrevivencia fue mayor, aunque no significativa, bajo el dosel del arbusto. En el sitio 2, esta diferencia fue marginalmente significativa ($L = 1.84$, $p = 0.07$). Según Figueroa y Lusk (2001), los requerimientos lumínicos de esta especie son de 8.8% de apertura promedio del dosel, porcentaje bastante bajo comparado con el requerimiento lumínico de *Embothrium coccineum* y *Baccharis patagonica* (25.6% y 76.5% respectivamente). Al ser una especie de tolerancia intermedia a la sombra, el matorral representaría un ambiente demasiado abierto para esta especie, donde el porcentaje promedio de apertura de dosel es de 30% (ver tabla 2.2, capítulo 2), debido a la cobertura rala de *B. patagonica*. La mayor mortalidad se observó durante y después del período estival (febrero – abril). Durante los meses de verano, las precipitaciones disminuyen, sólo un 11 % de la precipitación anual cae durante estos meses. Febrero además es el mes más seco (con aproximadamente un 3% de la precipitación anual). La

falta de humedad en el suelo y en el aire, podría contribuir fuertemente a la mortalidad de estas plántulas.

La sobrevivencia de *D. winteri* sobre cojines de *Sphagnum* vivo o muerto tampoco fue diferente. El musgo seco y vuelto a poner en el lugar volvió a hidratarse y a pesar de perder su compactación natural, no tuvo efecto sobre las plántulas de *D. winteri*. El único efecto que se observó, aunque no fue evaluado directamente, fue la desaparición de algunas plántulas, posiblemente por crecimiento del musgo por encima de ellas, ya que no se observó pérdidas por herbivoría. En el sitio 2, el 40% de las plántulas de canelo sobre musgos desaparecieron, en el sitio 1, este porcentaje fue menor (25%), contribuyendo a la mortalidad de la especie. Esta situación también se observó en el tratamiento bajo *Baccharis*, pero con menor frecuencia (10% y 25%, sitio 1 y 2 respectivamente). En algunos puntos *Sphagnum* invadió y tapó completamente a las plántulas de esta especie que tenían en promedio un tamaño de 3 cm.

Para el caso de *Embothrium coccineum* bajo *B. patagonica* tampoco hubo efecto de su sombra en la sobrevivencia de las plántulas de notro. La sobrevivencia de plántulas de esta especie pionera no se vio afectada por la sombra del arbusto, ni tampoco por el exceso de luz en el matorral. Como se mencionó anteriormente, los requerimientos lumínicos de esta especie son más altos que *Drimys* (25.6%) (Figuroa & Lusk, 2001) y no difieren mucho del porcentaje de apertura del dosel que presentó el matorral (30%). Por lo tanto, esta especie sería capaz de establecerse en estos sitios abiertos. Entre los tratamientos de *Sphagnum* (vivo y muerto), tampoco se encontraron diferencias, pero la sobrevivencia fue significativamente mayor sobre el musgo que en el suelo bajo arbustos de *Baccharis* (Fig. 4.10). Este resultado, junto con la mayor germinación de *E.*

coccineum observada sobre sustratos de *Sphagnum*, en comparación con el sustrato suelo (Fig. 4.4), nos sugiere que la presencia de cobertura del musgo en estas zonas de matorral no sería desfavorable para su regeneración, como se ha planteado en la literatura para plántulas arbóreas del hemisferio norte (Clymo & Hayward, 1982; Schofield, 1985; Van Breemen, 1995). *Sphagnum* se caracteriza por su gran capacidad de retener agua en su estructura, el crecer sobre este musgo no necesariamente implica anegamiento, porque toda el agua está retenida en sus células, por lo tanto, podría ser una alternativa a crecer directamente sobre el suelo donde las pozas de agua se forman estacionalmente, sobretodo durante los meses de invierno y primavera. Por lo tanto, podemos decir que en este caso, la especie *Sphagnum* actuaría como facilitadora para el establecimiento de especies arbóreas pioneras en el matorral sucesional.

En un estudio de regeneración sobre detritus leñoso realizado en la Estación Biológica Senda Darwin, Chiloé, se sugirió que especies sombra intolerante tienen preferencia por detritus leñoso como sustrato de reclutamiento (Christie & Armesto, 2003). Así evitarían el anegamiento estacional. Papic (2000) demostró a través de ensayos de sobrevivencia, que las plántulas se establecían con mayor frecuencia sobre detritus leñoso y no directamente en el suelo.

El tamaño de las semillas también está relacionado con la dependencia de las plántulas de detritus leñoso con el sustrato de establecimiento (Christie & Armesto, 2003; Lusk, 1995). Esta relación es inversa, es decir, mientras más pequeña la semilla, mayor la dependencia del detritus leñoso para su reclutamiento. Las semillas de las especies arbóreas pioneras que podrían invadir estos sitios de matorral sucesional son muy pequeñas, como es el caso de *Nothofagus nitida*, *Tepualia stipularis*, *Drimys*

winteri (e.g. *Drimys winteri* 5.1 mg peso seco) (Díaz et al., 1999). La probabilidad de que estas especies puedan establecerse directamente sobre el suelo sería más baja en ausencia de sustratos elevados de reclutamiento (e.g., detritus leñoso). *Embothrium coccineum* tiene un tamaño de semilla mayor que las especies antes mencionadas. De acuerdo a Christie y Armesto (2003) y Lusk (1995), por ser semillas de mayor tamaño, tendrían un grado de dependencia menor a detritus leñoso para su reclutamiento. Por lo tanto, sería necesario evaluar su reclutamiento en ensayos de terreno directamente en el suelo.

Aquí postulamos la tesis de que la sucesión queda detenida en etapas tempranas en estos sitios de matorral debido a los factores limitantes *Baccharis patagonica* y *Sphagnum magellanicum*. Al no encontrar diferencias significativas entre los tratamientos en los ensayos de sobrevivencia, no podemos concluir que el componente biótico evaluado en este trabajo sea limitante para la regeneración arbórea en estas áreas de matorral. Por el contrario, *Sphagnum* al menos, sería facilitador en la regeneración de la especie pionera *E. coccineum*. El alto porcentaje de germinación que presentó esta especie, tanto en sustrato suelo como sobre *Sphagnum*, junto con su respuesta a los ensayos de sobrevivencia anteriormente analizados, nos lleva a proponerla como una especie apta para planes de restauración en sitios donde el anegamiento podría estar limitando fuertemente el proceso de regeneración arbórea (ver capítulo 3). La presencia de una densidad creciente de árboles de *Embothrium* en sitios de matorral podría contribuir a mejorar el drenaje del sitio a través de su evapotranspiración, favoreciendo el progreso de la sucesión. La limitada capacidad de vuelo de sus semillas (Rovere & Aizen, 2001) podría limitar su establecimiento natural en las áreas abiertas.

Al rechazar las hipótesis de menor sobrevivencia bajo *Baccharis* por efecto sombra, y sobre *Sphagnum* por las condiciones desfavorables creadas por este musgo para otras plantas vasculares, proponemos las siguientes hipótesis como alternativas a las planteadas en un principio. Otros factores bióticos que podrían estar limitando la regeneración arbórea en estos matorrales post-perturbación, podrían ser, la limitada dispersión de semillas desde el bosque cercano a los sitios abiertos. La invasión de especies arbóreas, usualmente ocurre vía dispersión de semillas, pero debido a que la distancia de dispersión de semillas de los árboles dominantes es limitada (Armesto et al., 2001), los cambios más rápidos en la composición de especies ocurren en los bordes (Ostfeld et al., 1997). Por otro lado, estudios de la avifauna local han mostrado que el matorral de *Baccharis patagonica* no representa ningún atractivo para aves dispersoras de semillas, ni como alimento, ni como sitios percha (Armesto et al., 2004). La escasez de detritus leñoso en los sitios de matorral, luego de incendios, podría estar limitando el establecimiento de plántulas arbóreas debido a la ausencia de micrositios apropiados y al anegamiento de los suelos en estos sitios.

FIGURAS

Figura 4.1. Cajas de acrílico para experimento de germinación en gradientes de humedad y tipo de sustrato. Las cajas están con 10° de inclinación para crear el gradiente de humedad. En un lado contienen suelo y en el otro, el musgo *Sphagnum magellanicum*.



Figura 4.2. Experimentos de sobrevivencia de plántulas de especies arbóreas pioneras bajo cobertura de *B. patagonica* y sobre el musgo *S. magellanicum*. a) *E. coccineum* sobre *S. magellanicum*; b) *D. winteri* y *E. coccineum* bajo cobertura de *B. patagonica*; c) *D. winteri* sobre *S. magellanicum*.

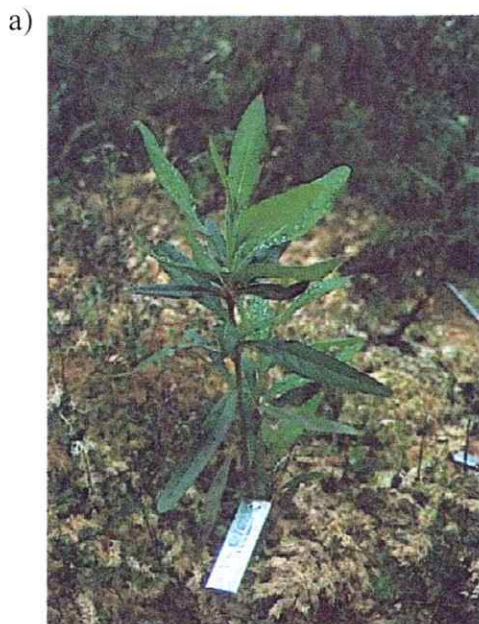


Figura 4.3. Densidad de plántulas arbóreas en matorral sucesional, transición matorral-bosque y bosque secundario. Letras distintas indican significancia estadística.

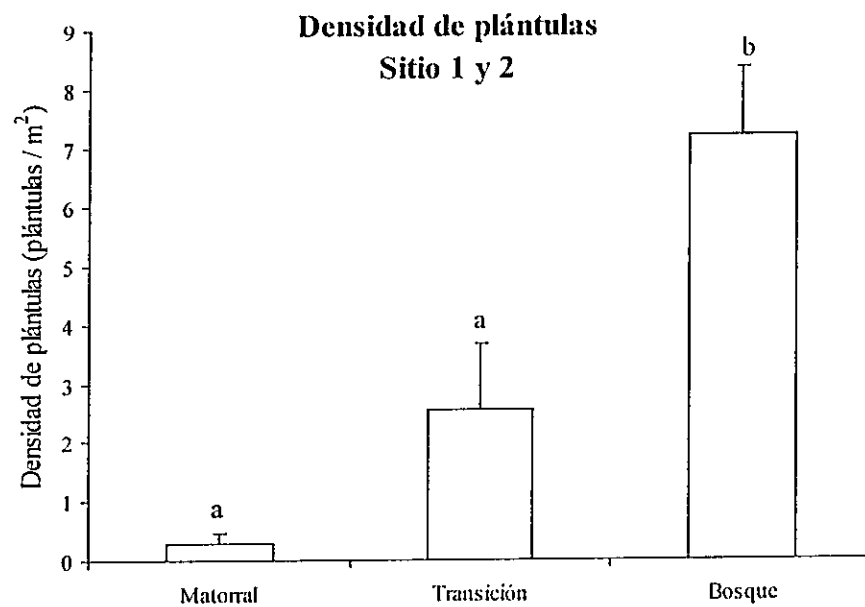


Figura 4.4. Germinación de *Embothrium coccineum* sobre suelo y sobre *Sphagnum magellanicum*. Año 2002. Valores promedio \pm error estándar. Las letras distintas indican significancia estadística.

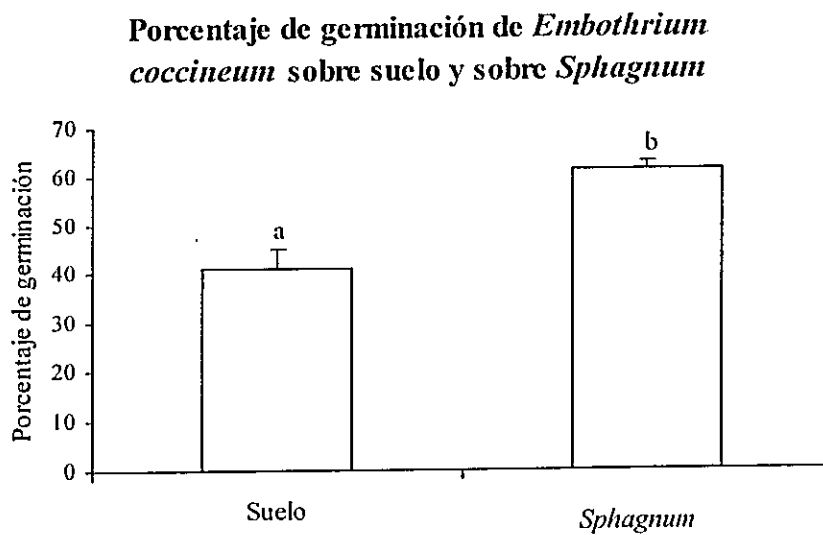


Figura 4.5. Porcentajes de germinación de *Embothrium coccineum* y *Nothofagus nitida* en gradientes de humedad establecidos artificialmente. Valores promedio \pm error estándar. No se observó diferencia entre los tratamientos.

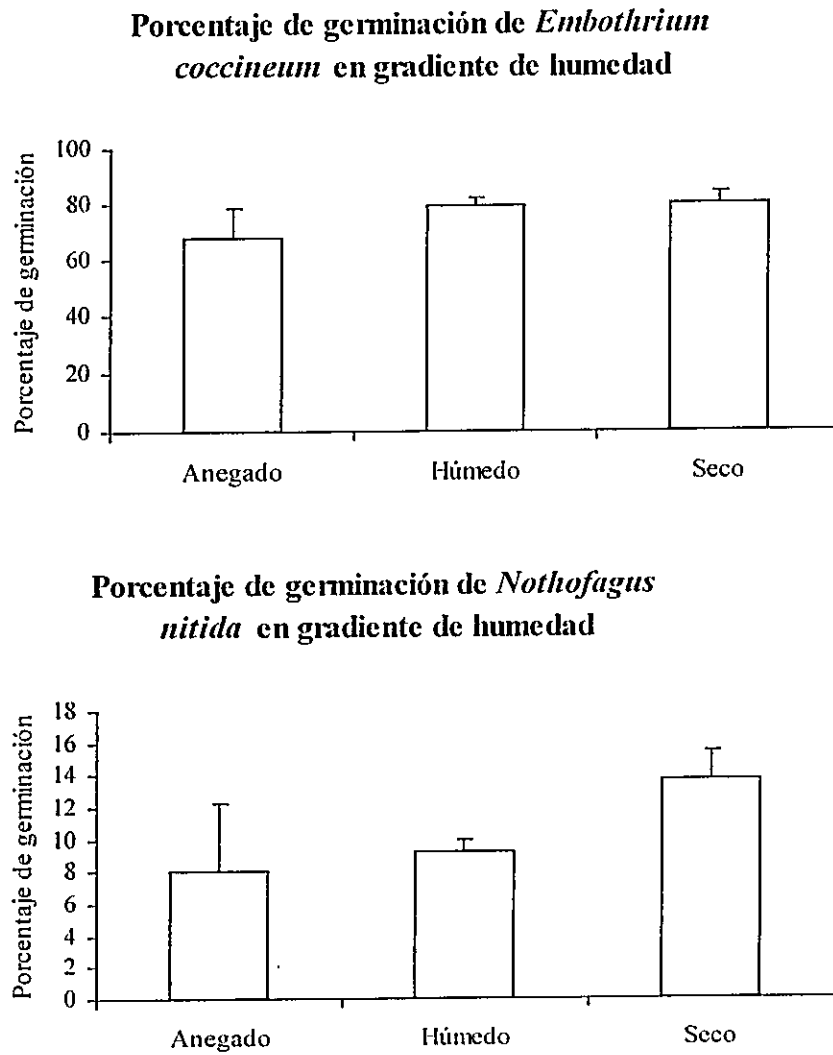


Figura 4.6. Curvas de sobrevivencia de *Drimys winteri* bajo *Baccharis patagonica* con y sin dosel. No hay efectos significativos del dosel ($L = 0.61$, $p = 0.54$, sitio 1, y $L = 1.84$, $p = 0.07$, sitio 2). Las barras indican la precipitación mensual.

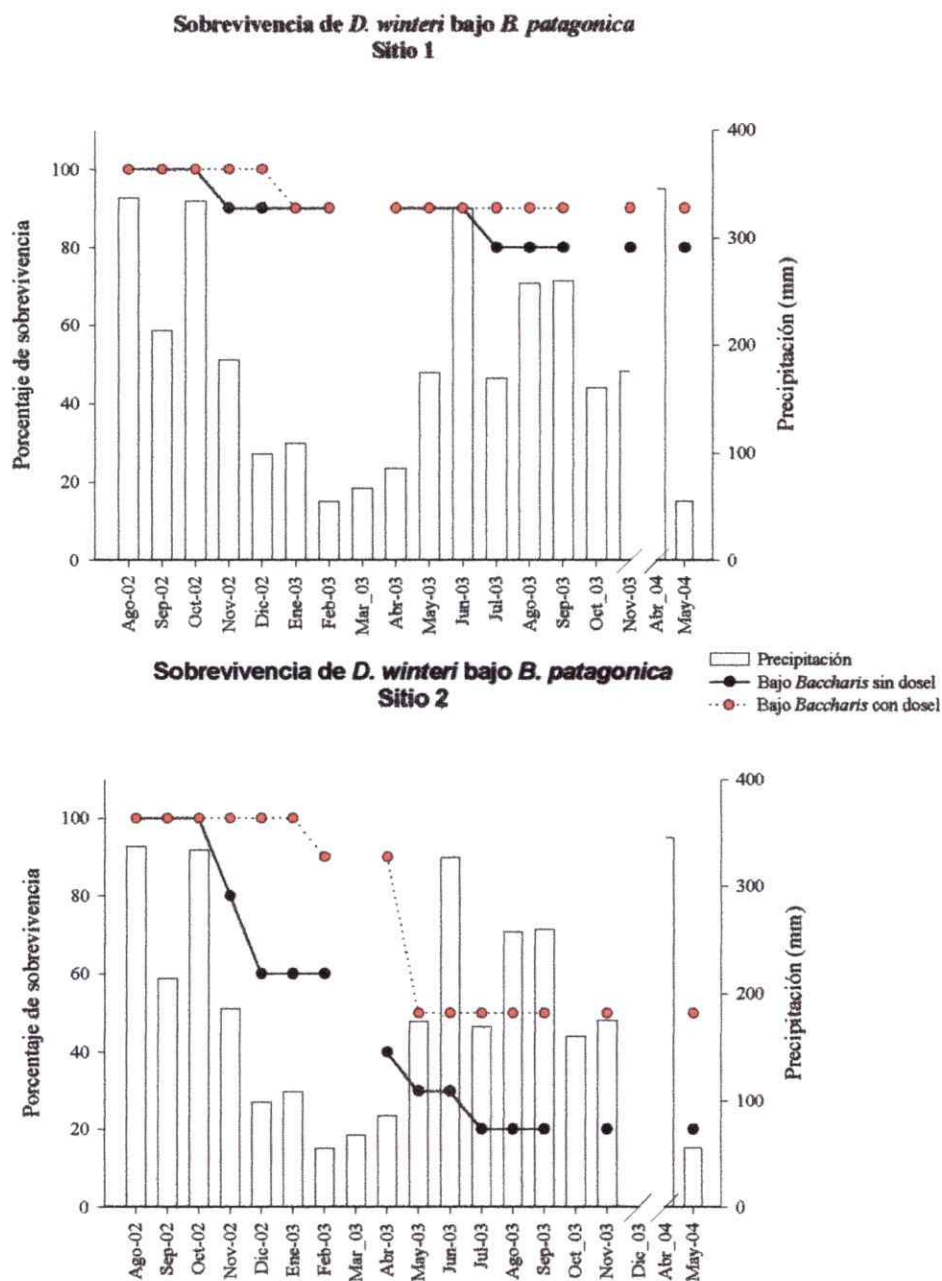


Figura 4.7. Curvas de sobrevivencia de *Drimys winteri* sobre *Sphagnum magellanicum* vivo y muerto. No hubo efecto significativo entre los tratamientos ($L = 1.43, p = 0.15$, sitio 1, y $L = 0.67, p = 0.50$, sitio 2). Las barras indican la precipitación mensual.

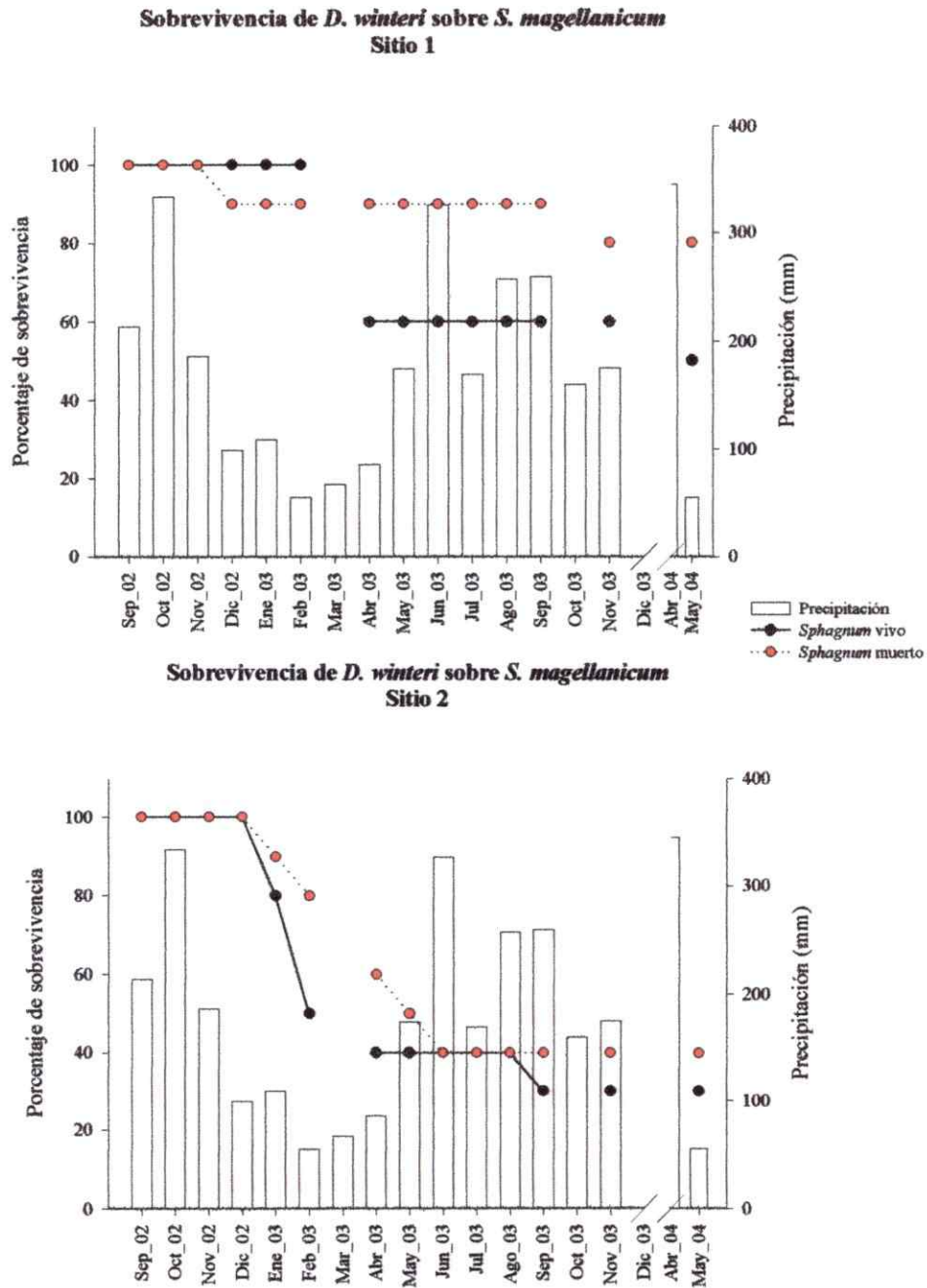


Figura 4.8. Curvas de sobrevivencia de plántulas de *Embothrium coccineum* bajo *Baccharis patagonica* con y sin dosel. No hubo efectos significativos del dosel ($L = 1.12$, $p = 0.26$, sitio 1, y $L = 1.07$, $p = 0.29$, sitio 2). Las barras indican la precipitación mensual.

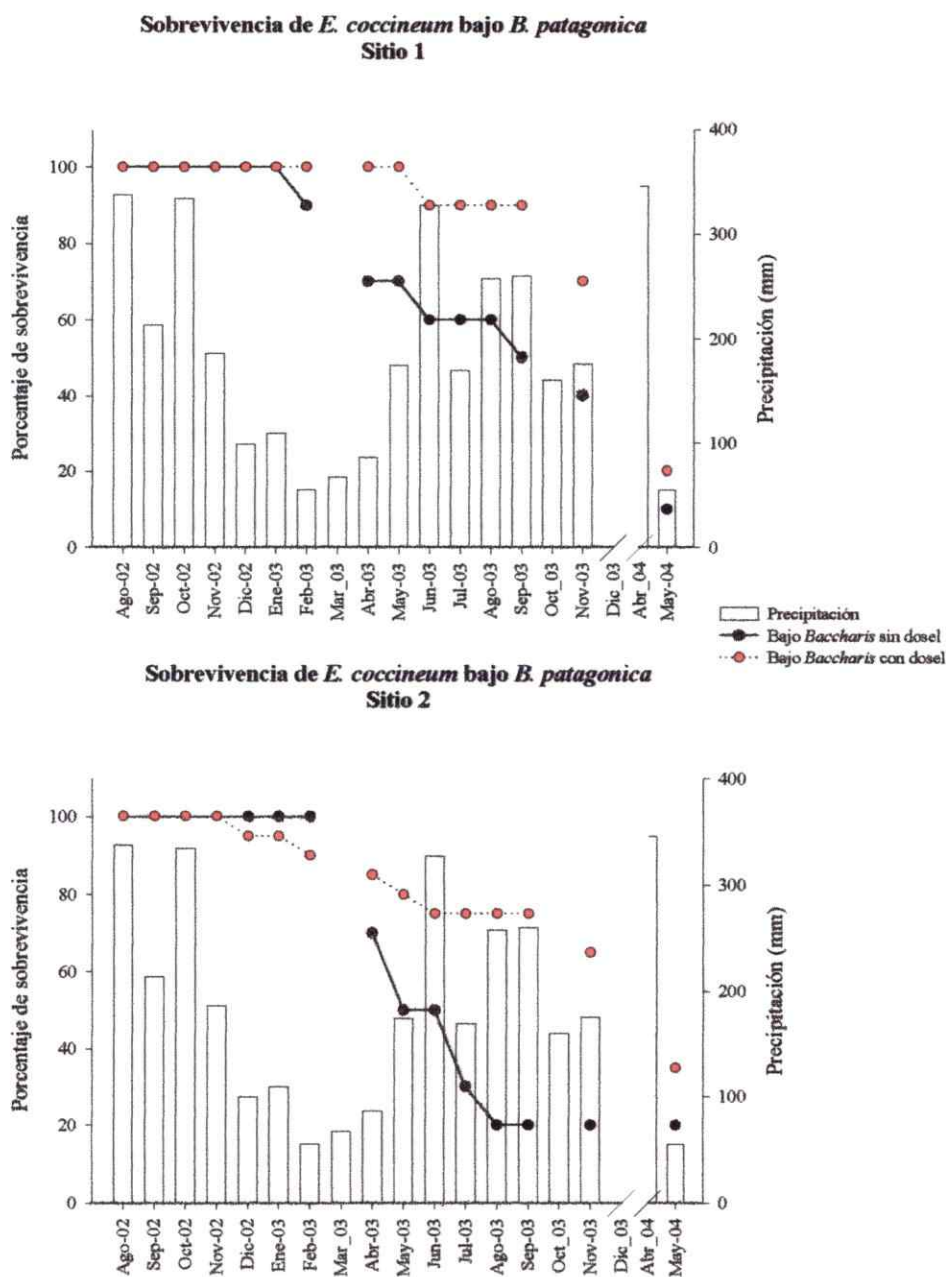


Figura 4.9. Curvas de sobrevivencia de *Embothrium coccineum* sobre *Sphagnum magellanicum* vivo y muerto. No hubo efecto significativo entre los tratamientos ($L = -0.11$, $p = 0.91$, sitio 1, y $L = -1.45$, $p = 0.15$, sitio 2). Las barras indican precipitación mensual.

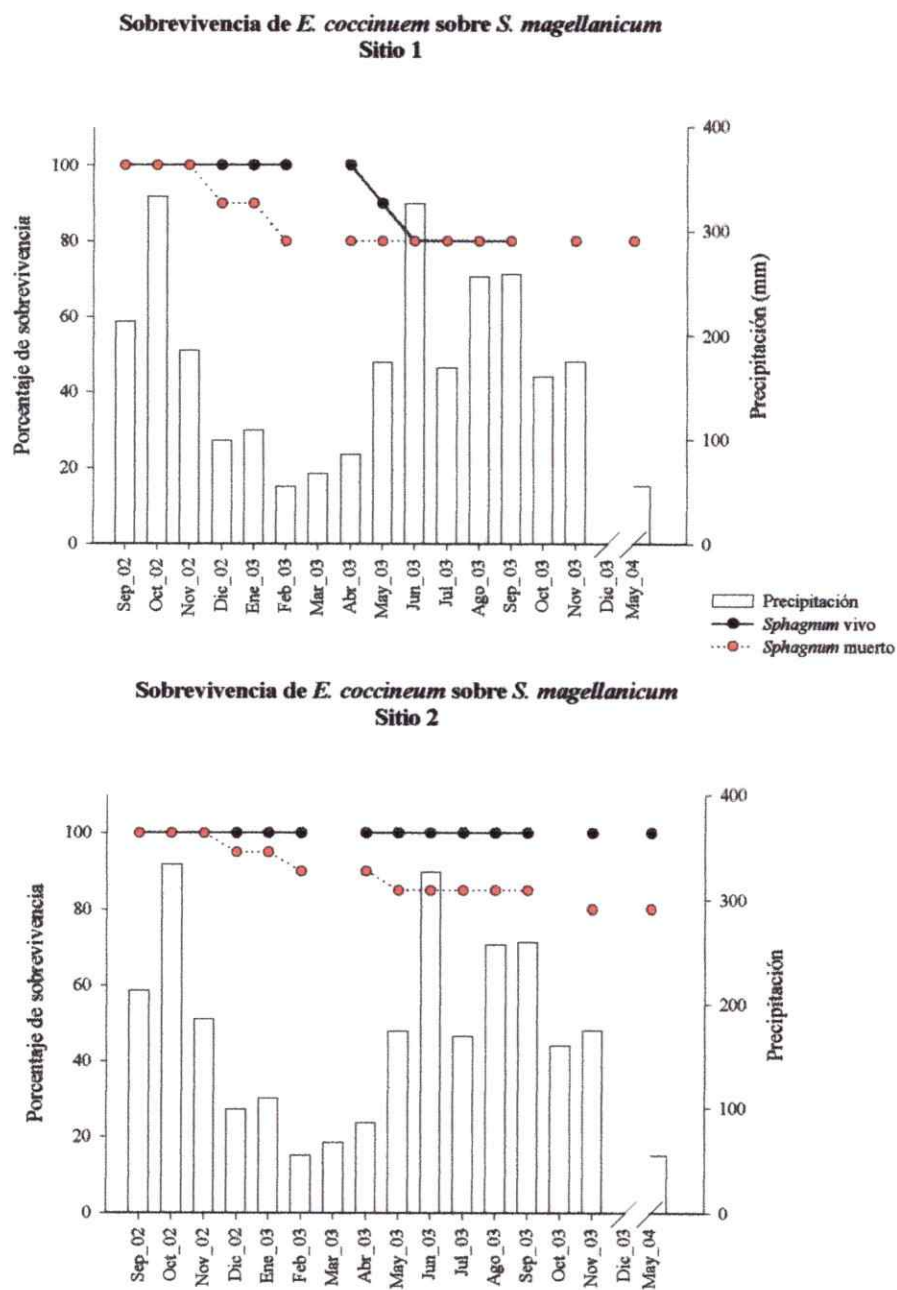


Figura 4.10. Curvas de sobrevivencia de las plántulas *Drimys winteri* y *Embothrium coccineum* transplantadas sobre el suelo y sobre *Sphagnum magellanicum*. En *D. winteri* no hubo diferencia significativa ($L = -0.86, p = 0.39$), sin embargo, en *E. coccineum* sí hubo diferencia ($L = 3.47, p < 0.001$).

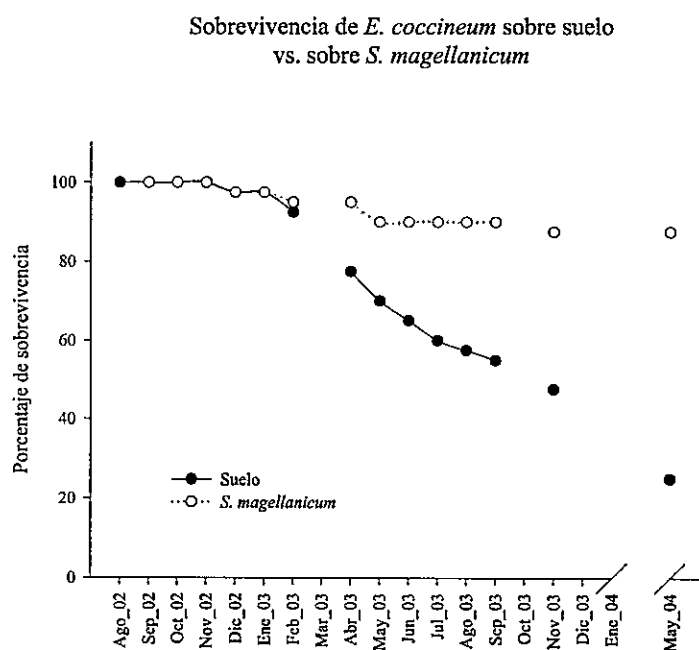
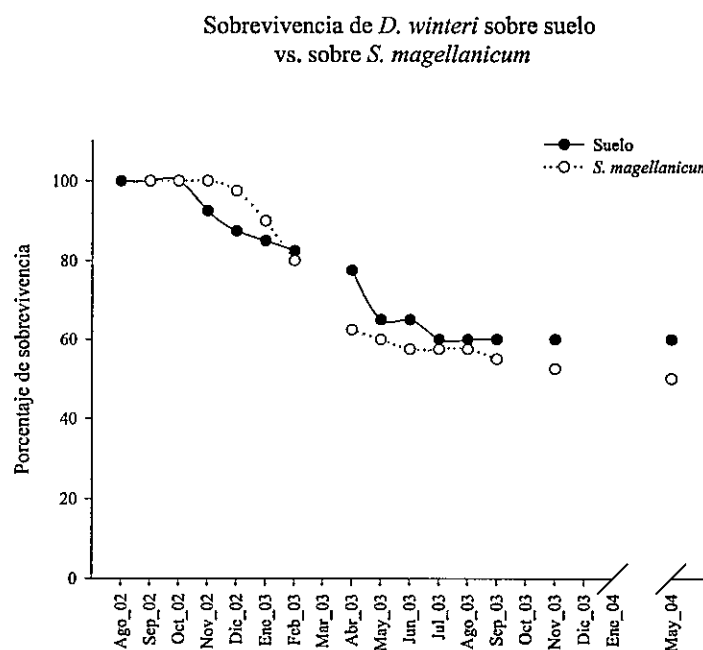
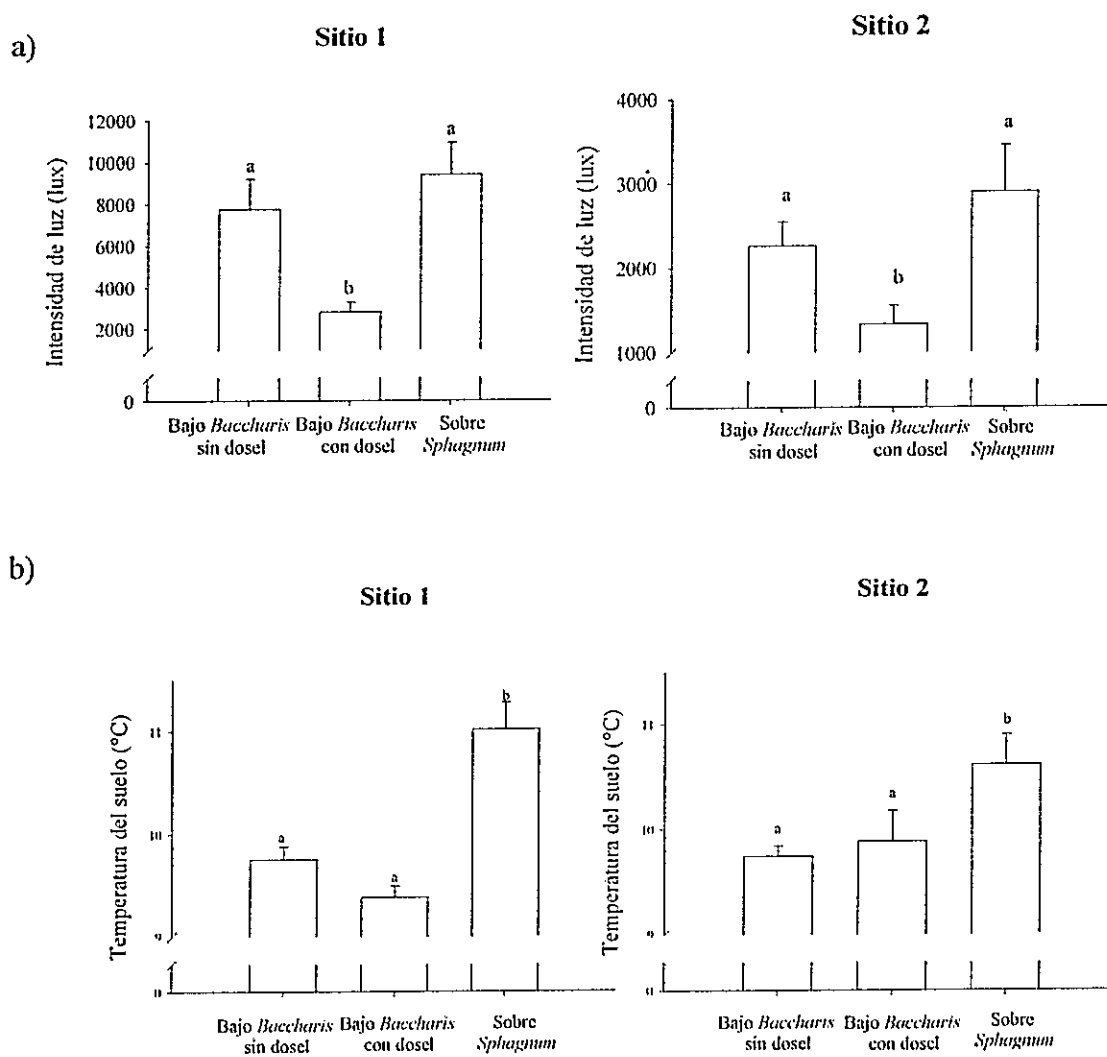


Figura 4.11. Intensidad de luz y temperaturas medidas en los micro-hábitats correspondientes a los distintos tratamientos. Valores promedio \pm un error estándar. Las letras indican diferencias estadísticamente significativas.



LITERATURA CITADA

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., Carmona, M.R., Pérez, C.A., & Armesto, J.J. (2002) 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*, 75, 339-360.

Armesto, J.J., Díaz, I., Papic, C., & Willson, M. (2001) Seed rain of fleshy and dry propagules in different habitats in the temperate rainforests of Chiloé Island, Chile. *Austral Ecology*, 26, 311-320.

Armesto, J.J., Willson, M., Díaz, I., & Reid, S. (2004). Ecología del paisaje rural de la Isla de Chiloé: Diversidad de especies de aves en fragmentos de bosques nativos. In *Historia, Ecología y Biodiversidad de los Bosques de la Cordillera de la Costa de Chile* (eds C. Smith-Ramírez, J.J. Armesto & C. Valdovinos). Editorial Universitaria, (en prensa).

Callaway, R.M. (1992) Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology*, 73, 2118-2128.

Clements, F.E. (1916) *Plant succession: An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst. Washington Publ.

Clymo, R.S. & Hayward, P.M. (1982). The ecology of *Sphagnum*. In *Bryophyte Ecology* (ed A.J.E. Smith), pp. 229-289. Chapman and Hall, London New York.

Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111, 1119-1144.

Christie, D.A. & Armesto, J.J. (2003) Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology*, 91, 776-784.

De Steven, D. (1991a) Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology*, 72, 1076-1088.

De Steven, D. (1991b) Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology*, 72, 1066-1075.

Di Castri, F. & Hajek, E.R. (1976) *Bioclimatología de Chile* Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Díaz, I., Papic, C., & Armesto, J.J. (1999) An assessment of post-dispersal seed predation in temperate rain forest fragments in Chiloé Island, Chile. *OIKOS*, 87, 228-238.

Donoso, C. (1989) Antecedentes básicos para la silvicultura del tipo forestal siempreverde. *Bosque*, 10, 37-53.

Figueroa, J., Armesto, J.J., & Hernández, J.F. (1996) Estrategias de germinación y latencia de semillas en especies del bosque templado de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69, 243-251.

Figueroa, J. & Lusk, C. (2001) Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytologist*, 152, 483-489.

Figueroa, J.A. & Hernández, J.F. (2001) Effect of a gap and canopy condition on seed germination in species of a temperate rainforest in the Archipelago de Chiloé, Chile. *Ecología Austral*, 11, 39-47.

Fox, G.A. (1993). Failure-Time Analysis: Emergence, Flowering, Survivorship, and Other Waiting Times. In *Design and análisis of ecological experiments* (eds Scheiner & Gurevitch), pp. 253-289. Chapman & May, Inc., New York, USA.

Gilpin, M.E. & Case, T.J. (1976) Multiple domains of attraction in competition communities. *Nature*, 261, 40-42s.

Gill, D.S. & Marks, P.L. (1991) Tree and shrub seedling colonization of old fields in Central New York. *Ecological Monographs*, 61, 183-205.

Lusk, C. (1995) Seed size, establishment sites and species coexistence in a Chilean rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 6, 249-256.

May, R.M. (1977) Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269, 471-477.

Noy-Meir, I. (1975) Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology*, 65, 459-481.

Ostfeld, R.S., Manson, R.H., & Canham, C.D. (1997) Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology*, 78, 1531-1542.

Papic, C. (2000) Regeneración de plántulas arbóreas sobre material leñoso en descomposición en un bosque sucesional de Chiloé, Chile. Tesis de Magíster en Ciencias con mención en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Pickett, S.T.A., Collins, S.L., & Armesto, J.J. (1987) Models, Mechanisms and Pathways of Succession. *The Botanical Review*, 53, 335-371.

Rovere, A.E. & Aizen, M.A. (2001) Superposición fenológica, polinización y éxito reproductivo en especies ornitófilas del bosque templado de Sudamérica. In I Reunión Binacional de Ecología, XX Reunión Argentina de Ecología, X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile, Bariloche, Argentina.

Schofield, W.B. (1985). The Peat Mosses- Subclass Sphagnidae. In *Introduction to Bryology*, pp. 32-48. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*, Third edn. W. H. Freeman and Company, New York.

Van Breemen, N. (1995) How *Sphagnum* bogs down other plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 270-275.

CAPÍTULO 5

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

La remoción del dosel arbóreo por tala o quema de bosques, proceso que se ha intensificado en el siglo XX, provocaría un retroceso en la sucesión, formándose matorrales anegados en sitios bajos con mal drenaje dominados principalmente por especies arbustivas y cojines de musgos del género *Sphagnum* en los espacios entre arbustos. Volviendo a la pregunta principal de esta tesis: ¿Qué factores limitan el progreso de la sucesión secundaria en estos matorrales secundarios anegados?: Hemos propuesto posibles factores físicos y biológicos que fueron puestos a prueba. Por un lado (Fig. 1.1 lado izquierdo del esquema), propusimos y evaluamos la hipótesis que la desaparición del dosel disminuiría las tasas de ET, aumentando los niveles freáticos y favoreciendo la invasión de especies arbustivas y musgos en cojín, especies que serían más tolerantes al anegamiento que las especies arbóreas pioneras del bosque (Papic, 2000). Estos cambios ambientales tendrían como consecuencia un estado sucesional inicial persistente. También propusimos que este cambio de vegetación de bosque a matorral podría tener consecuencias en las propiedades físico-químicas del suelo (Fig.

1.1. lado derecho del esquema). disminuyendo el capital de nutrientes y afectando a su vez la regeneración arbórea. Esto fue puesto a prueba estimando la disponibilidad de nitrógeno y otras propiedades físicas del suelo.

Se han documentado en la literatura importantes cambios en las propiedades del suelo que ocurren cuando se convierte, por ejemplo, un bosque en una pradera (Johnson & Wedin, 1997; Reiners et al., 1994). Sin embargo, nuestros resultados no demuestran la disminución esperada en el capital de nutrientes, al transformarse un bosque NorPatagónico en un matorral. Es decir, la disponibilidad de nutrientes no sería limitante para la regeneración de las especies arbóreas en el matorral, ya que al menos el nitrógeno disponible no difirió entre suelos de bosque y de matorral sucesional (Fig. 3.4). Cuando se integran los datos de suelo con la composición de especies en ambos ambientes (bosque y matorral) (Fig. 3.6), a través del análisis de redundancia, los resultados sugieren que las principales diferencias que separan al bosque del matorral se dan en el contenido hídrico del suelo (Fig. 3.6). Este resultado, junto con el aumento documentado en el nivel freático en las áreas de matorral secundario, después de la pérdida de cobertura de bosque (Fig. 2.5), evidencia el anegamiento que presentan estos sitios.

Por otro lado, el modelo de balance hídrico, desarrollado para un bosque siempreverde de hojas anchas, que es dominante en el área de estudio, nos indica que cerca de la mitad del agua que proviene de la lluvia, vuelve a la atmósfera por ET (Fig. 2.3). Por lo tanto, inferimos a partir del modelo que la ET contribuiría en gran medida a las pérdidas de agua del ecosistema, como ha sido documentado en la literatura

considerando diferentes tipos de vegetación de bosques boreales, templados, y tropicales, de vegetación arbustiva y plantaciones de pino (Aber & Federer, 1992; Bigelow, 2001; Bormann & Likens, 1979; Calder, 1998; Gash et al., 1980; Huber et al., 1985; Jackson et al., 2001; Likens et al., 1977; Roy, 1998; Shukla & Mintz, 1982; Waring & Schlesinger, 1985), en todos ellos, la ET es un componente importante en la regulación hídrica de las cuencas forestadas.

Como la ET contribuye a un importante flujo de salida del ecosistema, cuando la superficie de intercepción, representada por los estratos del dosel del bosque, es eliminada, y luego reemplazada por una reducida superficie de intercepción, representada por los arbustos y el suelo, esto altera fuertemente el balance hidrológico del sitio. En Chiloé (Fig. 2.4), después de la remoción del dosel arbóreo, ET decae de 45 a 11%. La mayor parte del agua de lluvia que entra al ecosistema perturbado, incide directamente sobre el suelo debido a la reducción en la estratificación y cobertura del dosel. Los suelos de zonas bajas, tipo ñadí, que cubren gran parte de la Región de Los Lagos (Veit & Garleff, 1996) se caracterizan por ser poco profundos (<1m) y tener un drenaje pobre (Aravena, 1991), lo que hace que los niveles freáticos se eleven significativamente con respecto al bosque sin perturbar, o de suelos con mejor drenaje. En los meses de invierno, donde la precipitación alcanza valores superiores a los 200 mm por mes, la napa freática se satura, aflorando a la superficie, y los sitios de matorral abierto se convierten en un conjunto de pozas de agua, factor que podría limitar fuertemente la regeneración arbórea directamente sobre el suelo. La saturación de los suelos puede tener efectos sobre la disponibilidad de nutrientes y concentración de

elementos tóxicos para las plantas, además de afectar la capacidad de las raíces para absorber nutrientes. Suelos inundados desplazan el aire y el oxígeno se agota rápidamente por la respiración de las raíces y de microorganismos (Larcher, 1995), esto favorece además las pérdidas de nitrógeno por desnitrificación (Pérez et al., 2003). La falta de oxígeno en suelos inundados puede también inhibir la actividad de las raíces e incluso dañarlas (Ruthsatz & Villagrán, 1991), y podría también inhibir la germinación de las semillas de especies no adaptadas a altos valores de contenido hídrico del suelo.

Con estos resultados, podemos sugerir, que el anegamiento, es decir, el aumento en los niveles freáticos del suelo, como consecuencia de la disminución en la ET post-perturbación, sería un factor importante que podría explicar la presencia de este estado sucesional persistente, o el progreso muy lento de la sucesión forestal en las zonas de matorral ubicadas en zonas bajas (Fig. 5.1). El ambiente creado después de un incendio o tala de bosque en estos sitios de drenaje pobre, considerando las abundantes precipitaciones que ocurren durante todo el año en Chiloé (Di Castri & Hajek, 1976), no permitirían la continuación del proceso sucesional, al menos mientras las condiciones climáticas se mantengan. ¿Qué condiciones permitirían el avance de la sucesión forestal en estos sitios? ¿Cuál sería la temporalidad del avance?

Durante la sucesión forestal ocurren cambios, no sólo en la composición de especies de una comunidad, sino también en la cantidad de nutrientes disponibles en el suelo, biomasa viva, cantidad de agua utilizada por los árboles, disponibilidad de nichos de regeneración. Si uno o más factores esenciales para la recuperación natural del ecosistema son limitantes, la sucesión no podrá continuar su proceso natural, o se hará

extremadamente lenta. Si el ambiente local cambia drásticamente por efectos de erosión, cambio climático o un fuego catastrófico, los cambios pueden revertir lo que ocurre en una sucesión secundaria normal, retrotrayendo las condiciones a escenarios más similares a una sucesión primaria; las comunidades se simplifican en términos de su estructura horizontal y vertical, se pierden los nutrientes acumulados durante siglos de desarrollo del bosque, la comunidad se vuelve menos estable, y comienza una nueva sucesión (Woodwell, 1967).

Es posible que la sucesión se comporte como una lotería ecológica (Chesson & Warner, 1981; Sale, 1977, 1978), gobernada básicamente por eventos ambientales azarosos que definen su curso (e.g. varios años consecutivos con condiciones menos húmedas que lo normal para la zona). Condiciones de sequía disminuirían los efectos y extensión temporal de los anegamientos, favoreciendo así el establecimiento de plántulas arbóreas en el matorral sucesional. Esta variabilidad ambiental, podría cambiar la dominancia de especies, es decir, de una vegetación predominantemente arbustiva, a una vegetación arbórea. La variabilidad ambiental puede aumentar la probabilidad de coexistencia. Por lo tanto, dependerá de cuánto tiempo lleve este cambio ambiental, para saber si la sucesión continúa, o vuelve atrás con vegetación arbustiva nuevamente.

La poca profundidad de los suelos en Chiloé, más el efecto del fuego que dependiendo de la intensidad puede quemar gran parte de la materia orgánica contenida en el suelo y hacer los suelos aún menos profundos y anegados según la topografía local, tendría efectos negativos en el progreso de la sucesión forestal. Sería necesario más tiempo para la sucesión, para dar paso a la formación del suelo y el posterior

establecimiento de las especies arbóreas. En este caso, la sucesión tardaría más tiempo, con cambios graduales como lo ocurrido durante el desarrollo de hidroseres descritos para el término del último período glacial en Chiloé, con fases con predominio de taxa acuáticos y palustres hasta la formación de vegas de Ciperáceas, y eventualmente especies leñosas (Heusser, 1966, 1984; Villagrán, 1988, 1991).

En la literatura, se ha planteado la idea de estados estables alternativos para explicar los cambios en la vegetación a través de la sucesión (Gilpin & Case, 1976; May, 1977; Noy-Meir, 1975; Scheffer et al., 2001; Scheffer et al., 1993; Van de Koppel et al., 1997; Woodwell, 1967). Los cambios entre estados alternativos siguen un patrón común (Scheffer et al. 2001). La diferencia entre estados alternativos en los ecosistemas se debe usualmente a un cambio en la dominancia entre organismos con diferentes formas de vida. Generalmente estos cambios son gatillados por eventos tales como brotes de patógenos, incendios o climas extremos. Las retroalimentaciones que estabilizan los diferentes estados, involucran mecanismos físicos, biológicos y químicos (Scheffer et al. 2001). En este caso, el cambio en la composición de especies fue gatillado por un incendio que se estima ocurrió hace 4 a 5 décadas. El cambio en la hidrología retroalimentaría positivamente la invasión de especies tolerantes al anegamiento, ajenas al bosque.

La disminución de la ET observada en matorral abierto post-perturbación, comparado con el bosque en crecimiento sobre suelos mejor drenados y más profundos, es evidente. La destrucción del dosel habría llevado a la expansión de la cobertura de matorrales anegados en la zona (Fig. 1.2 y 1.3), donde el nivel de la napa freática puede

aflorar a la superficie en algunos meses de invierno y primavera. Si estos sitios, originalmente abiertos como áreas de pastoreo, son luego abandonados por el hombre, éste y otros estudios (Papic, 2000), documentan que el bosque no se regenera naturalmente o que este proceso es extremadamente lento. Si además de abandonar estos sitios, se remueve el detritus leñoso, la regeneración del bosque podría tardar más tiempo, ya que el detritus leñoso cumple múltiples funciones en los ecosistemas boscosos (Carmona et al., 2002). Proveen de hábitat para muchos organismos, almacenan carbono, y junto con otros elementos en el suelo del bosque son críticos para la mantención de la biodiversidad y la continuidad de los procesos biogeoquímicos. Además se ha descrito que favorecerían la regeneración de especies arbóreas sombra intolerantes (Christie & Armesto, 2003; Lusk, 1995; Papic, 2000), demostrando mayor sobrevivencia las plántulas establecidas sobre detritus leñoso que sobre el suelo directamente, que en estos sitios suele estar anegado (Papic, 2000). Por lo tanto, la presencia de detritus leñoso en sitios perturbados podría facilitar la regeneración arbórea.

Por otro lado, la invasión del musgo *Sphagnum* en los sectores abiertos ha hecho que estos sitios sean un lugar más atractivo para uso humano. En años recientes, se ha comenzado a explotar este recurso, el cual se vende para su posterior comercialización en el extranjero. La extracción indiscriminada del musgo ha dejado estos sitios en peores condiciones con respecto a su drenaje. *Sphagnum* ayudaría a retener toda el agua que llega y que por ausencia de árboles no puede ser evapotranspirada fácilmente. En ausencia de árboles y de *Sphagnum*, el agua queda estancada formando grandes pozas o

lagunas, y su infiltración a las capas más profundas del suelo se hace difícil por las características de drenaje pobre antes mencionadas.

En cuanto a los efectos biológicos se analizó la germinación de semillas en gradientes de humedad, y el posible efecto inhibitorio del arbusto *Baccharis* y el musgo *Sphagnum* en la regeneración arbórea (Fig. 1.1). Los ensayos de germinación en gradientes de humedad no produjeron diferencias significativas. Desafortunadamente, el primer año, no hubo germinación de semillas de *Baccharis patagonica*. Sin embargo, se observó germinación en terreno. Se observó gran cantidad de plántulas de *Baccharis* en las zonas de matorral. Probablemente las semillas sembradas en los experimentos no estaban viables. El porcentaje de germinación de esta especie, estimado en laboratorio (Figuroa, 1997) es bajo (37%) comparado con el árbol pionero *Embothrium coccineum* (99%), la única especie que germinó ese año. En nuestro experimento con *Embothrium*, hubo diferencias en el porcentaje de germinación sobre distintos sustratos (suelo vs. *Sphagnum*) (Fig. 4.4). *Embothrium* tuvo mayor porcentaje de germinación sobre sustrato *Sphagnum* que sobre suelo, independiente del grado de humedad establecido en cada uno de los compartimentos de la caja experimental.

El gradiente de humedad establecido en las cajas de germinación no fue suficiente para pesquisar diferencias en germinación. La germinación de *E. coccineum* fue igualmente alta en los tres compartimentos indiferente a las condiciones de humedad. Esto sugiere que el notro sería una especie capaz de germinar en sustratos con alto contenido de humedad.

Con respecto a los ensayos de sobrevivencia, postulamos inicialmente (Fig. 1.1) que la sobrevivencia de plántulas arbóreas pioneras podría ser afectada negativamente bajo cobertura de *Baccharis* en sitios abiertos. El menor acceso a la luz bajo *Baccharis* tendría un efecto negativo en la sobrevivencia de las plántulas de árboles pioneros sombra-intolerantes en comparación a sitios abiertos. Como se vio en el Capítulo 4, la cobertura de *Baccharis* no tuvo efectos en la sobrevivencia de las plántulas. En el caso de *Drimys winteri* se observó una tendencia, aunque marginalmente significativa, a presentar mayor sobrevivencia bajo arbustos. Las plántulas de *Drimys* bajo el dosel de *Baccharis* crecieron más en longitud comparadas con las plántulas bajo *Baccharis* sin dosel, además, tuvieron mayor número de hojas y éstas fueron más grandes. Esta especie pionera ha sido descrita como de tolerancia intermedia (Donoso, 1989; Figueroa & Lusk, 2001). Es probable que la radiación en zonas abiertas del matorral sea extremadamente alta para su sobrevivencia; se ha documentado que el ambiente lumínico promedio ocupado por las plántulas de *Drimys* es de 8.8% de apertura de dosel (Figueroa & Lusk, 2001). De acuerdo a nuestros datos, los valores de apertura de dosel en el matorral secundario a veces superan el 30% (Tabla 2.2).

Por otro lado, las condiciones de hábitat producidas por acumulación de cojines de *Sphagnum*, según lo descrito en la literatura (Clymo & Hayward, 1982; Price, 1996; Roy et al., 2000; Schofield, 1985; Van Breemen, 1995), serían desfavorables para la germinación, crecimiento y sobrevivencia de plantas arbóreas pioneras en los sectores entre arbustos. En los experimentos, quisimos comparar la sobrevivencia de las plántulas sobre *Sphagnum*, tal cual se encontró en terreno, con su estructura intacta, y sobre

Sphagnum seco, con el fin de determinar si las condiciones desfavorables son generadas por el crecimiento de *Sphagnum*. El tratamiento no tuvo efectos en la sobrevivencia ni crecimiento de las plántulas utilizadas en los ensayos. En nuestro caso, en contra de lo predicho por la literatura del hemisferio norte, *Sphagnum* no generó condiciones de hábitat desfavorables para el establecimiento y sobrevivencia de plantas arbóreas de las dos especies pioneras evaluadas. En el caso de *Drimys* no hubo diferencias, en el caso de *Embothrium*, al menos hasta la última medición, la sobrevivencia de plántulas fue mayor sobre *Sphagnum* que directamente sobre suelo para la especie (Fig. 4.10). Este resultado sugiere que para *Embothrium*, los cojines de *Sphagnum* serían un sustrato facilitador de la regeneración en zonas de matorral anegado, creando microhábitats elevados que les permitirían evitar el anegamiento característico de los suelos en estas áreas. Coincidente con el resultado de mayor germinación sobre el musgo *S. magellanicum* (Fig. 4.4), sugerimos que esta especie sería apta para planes de restauración en matorrales anegados.

En ninguna de las dos especies hubo diferencias significativas entre crecer sobre *Sphagnum* intacto o seco. El musgo seco se vuelve a hidratar una vez colocado en el terreno, y a pesar de perder su estructura compacta natural, no afecta las condiciones para la sobrevivencia de las plántulas arbóreas.

De acuerdo a nuestros datos, no podemos concluir que los factores bióticos evaluados en esta tesis constituyan una limitante para la regeneración arbórea en las áreas perturbadas. Un factor no considerado fue la dispersión de semillas. Sin embargo, hay estudios que demuestran que la dispersión en sitios abiertos de matorral es escasa o

nula (Cuevas et al., 2003; Hernández, 1995; Reid et al., 2003; Sabag, 1993). Para la continuación del proceso sucesional después de una perturbación que elimina el dosel arbóreo, sobre suelos de mal drenaje, sería necesaria la llegada de propágulos de especies sombra intolerantes, características de zonas abiertas. La invasión de especies arbóreas, usualmente ocurre vía dispersión de semillas, pero debido a que la distancia de dispersión de semillas de los árboles dominantes es limitada (Armesto et al., 2001), los cambios más rápidos en la composición de especies ocurren en los bordes (Östfeld et al., 1997). Cuevas et al. (2003) han documentado que la lluvia de semillas biótica y abiótica se concentra en el interior de los bosques, y que en matorrales y praderas ésta es muy escasa. Considerando sólo la dispersión biótica, la lluvia de semillas en el matorral abierto también es nula (Reid et al., 2003). Estudios de la avifauna local han mostrado que el matorral de *Baccharis* no representa ningún atractivo para aves dispersoras de semillas, ni como alimento, ni como sitios percha (Armesto et al., 2004). El fio-fio (*Elaenia albiceps*) por ejemplo, es una de las aves frugívoras más importantes por su abundancia en bosques de Chiloé (Sabag, 1993), sin embargo, esta especie no se encuentra en matorrales (Díaz et al., 2004). La escasa o casi nula llegada de semillas de árboles, junto a las condiciones de humedad del suelo establecidas después de la perturbación, es difícil pensar en una sucesión rápida para restituir el bosque original. Esto nos lleva a pensar en un estado persistente en la sucesión temprana de sitios con pobre drenaje por causa de baja dispersión más que por limitaciones a la germinación. Aunque sería necesario incorporar más especies en los experimentos de germinación y

establecer un gradiente más marcado de humedad para poder descartar la hipótesis de no germinación por causa del anegamiento.

En conclusión, sugerimos que la regeneración arbórea en el matorral sucesional estudiado no estaría limitada por falta de nutrientes, sino más bien, por las condiciones hidrológicas creadas por la remoción del dosel (Fig. 5.1). Las condiciones de anegamiento junto con otros factores bióticos, como la dispersión de semillas, que no fue evaluada en esta tesis, pero que es reconocida como baja en sitios abiertos y matorrales, limitarían fuertemente el proceso de regeneración de las especies arbóreas, inhibiendo el progreso de la sucesión forestal. La escasez o falta de dispersión de semillas y detritus leñoso en sitios perturbados podrían contribuir, junto al anegamiento (Papic 2000), a la falta de regeneración del bosque. Postulamos que los cojines de *Sphagnum* podrían actuar como facilitadores de la regeneración arbórea en áreas de matorral (Fig. 5.1), al menos para la especie pionera *E. coccineum*.

Implicaciones para restauración

Pensando en una posible propuesta de restauración del ecosistema forestal, y de acuerdo a los resultados obtenidos en esta tesis, postulamos que el establecimiento de especies arbóreas en el matorral permitiría que el sitio se fuera drenando poco a poco a medida que las plantas van creciendo y desarrollando una estratificación del follaje. Mayor cobertura vertical tendería a aumentar la ET, lo que haría disminuir el anegamiento del suelo y posteriormente generaría un ambiente más favorable para el establecimiento de especies arbóreas del borde. Sería interesante en un futuro medir la tasa de transpiración

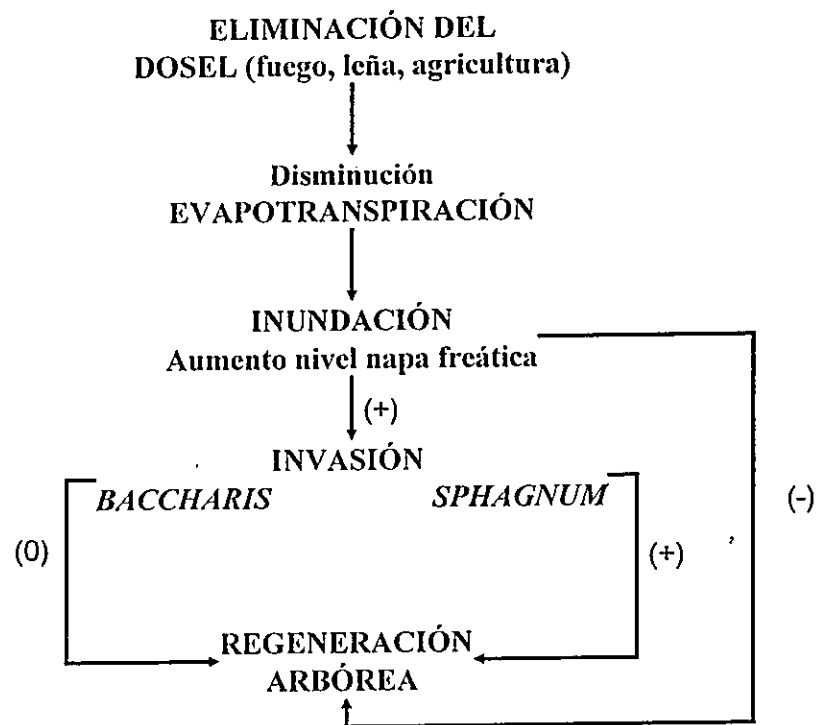
de *E. coccineum* y así poder predecir sus posibles efectos en la hidrología de los sitios de drenaje pobre que podrían ser sometidos a planes de restauración. Sin duda, el desarrollo de la vegetación mejoraría las condiciones hidrológicas del sitio.

La sucesión parece ser muy lenta, por lo tanto, es importante la restauración de las zonas perturbadas. Una alternativa que se ha estado utilizando, es el drenaje artificial de las praderas y matorrales abandonados, pero este método tiene limitaciones por su elevado costo. El drenaje podría mejorar, aunque más lentamente, si logramos la sobrevivencia de árboles pioneros en estos sitios. Por otro lado, se podría aplicar también el método de los sustratos, el cual consiste en colocar artificialmente detritus leñosos en las áreas a restaurar para favorecer el establecimiento de especies pioneras y como una forma de evitar el anegamiento.

Por último, sugerimos que la especie arbórea *Embothrium coccineum* podría utilizarse para planes de restauración, por su elevada sobrevivencia en estos sitios desfavorables para otras especies arbóreas, y por su alto porcentaje de germinación.

FIGURAS

Figura 5.1: La destrucción del bosque y sus consecuencias sobre el balance hidrológico y la regeneración arbórea en matorrales sucesionales de acuerdo a los resultados de este estudio. Las flechas indican relaciones causales. Signo (+) indica efecto positivo o facilitador; signo (-), efecto negativo o inhibitorio; y (0) no efecto.



LITERATURA CITADA

- Aber, J.D. & Federer, C.A. (1992) A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia*, 92, 463-474.
- 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.
- Armesto, J.J., Díaz, I., Papic, C., & Willson, M. (2001) Seed rain of fleshy and dry propagules in different habitats in the temperate rainforests of Chiloé Island, Chile. *Austral Ecology*, 26, 311-320.
- Armesto, J.J., Willson, M., Díaz, I., & Reid, S. (2004). Ecología del paisaje rural de la Isla de Chiloé: Diversidad de especies de aves en fragmentos de bosques nativos. In *Historia, Ecología y Biodiversidad de los Bosques de la Cordillera de la Costa de Chile* (eds C. Smith-Ramírez, J.J. Armesto & C. Valdovinos). Editorial Universitaria, (en prensa).
- Bigelow, S. (2001) Evapotranspiration modeled from stands of three broad-leaved tropical trees in Costa Rica. *Hydrological Processes*, 15, 2779-2796.
- Bormann, F.H. & Likens, G.E. (1979) *Pattern and Process in a Forested Ecosystem* Springer-Verlag New York Inc.
- Calder, I.R. (1998) Water use by forests, limits and controls. *Tree Physiology*, 18, 625-631.
- Carmona, M.R., Armesto, J.J., Aravena, J.C., & Pérez, C.A. (2002) Coarse woody debris biomass in successional and primary temperate forests in Chiloé Island, Chile. *Forest Ecology and Management*, 164, 265-275.
- Clymo, R.S. & Hayward, P.M. (1982). The ecology of *Sphagnum*. In *Bryophyte Ecology* (ed A.J.E. Smith), pp. 229-289. Chapman and Hall, London New York.
- Cuevas, J.G., Reid, S., Jaña, R.C., & Armesto, J.J. (2003) Dispersión de semillas en comunidades ribereñas. In *XXIX Jornadas Argentinas de Botánica, XV Reunión Anual de la Sociedad Botánica de Chile*. San Luis, Argentina.
- Chesson, P.L. & Warner, R.R. (1981) Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist*, 117, 923-943.

Christie, D.A. & Armesto, J.J. (2003) Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology*, 91, 776-784.

Di Castri, F. & Hajek, E.R. (1976) *Bioclimatología de Chile* Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Díaz, I.A., Armesto, J.J., Reid, S., Sieving, K.E., & Willson, M.F. (2004) Linking forest structure and composition: avian diversity in successional forests of Chiloé Island, Chile. *Biological Conservation*, (en prensa).

Donoso, C. (1989) Antecedentes básicos para la silvicultura del tipo forestal siempreverde. *Bosque*, 10, 37-53.

Figueroa, J. & Lusk, C. (2001) Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytologist*, 152, 483-489.

Figueroa, J.A. (1997) Patrones de variación del tiempo de germinación: evaluación de condicionantes filogenéticas, biogeográficas, estructurales y ecológicas. Tesis de Doctorado en Ciencias con mención en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

Gash, J.H.C., Wright, I.R., & Lloyd, C.R. (1980) Comparative estimates of interception loss from three coniferous forests in Great Britain. *Journal of Hydrology*, 48, 89-105.

Gilpin, M.E. & Case, T.J. (1976) Multiple domains of attraction in competition communities. *Nature*, 261, 40-42s.

Hernández, J.F. (1995) Efecto de los árboles percha sobre los patrones de lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas: consecuencias para la sucesión secundaria del bosque de Chiloé. Tesis de Doctorado en Ciencias con mención en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.

Heusser, C.J. (1966) Late-Pleistocene pollen diagrams from the Province of Llanquihue, Southern Chile. *American Philosophical Society Proceedings*, 110, 269-305.

Heusser, C.J. (1984) Late-Glacial-Holocene Climate of the Lake District of Chile. *Quaternary Research*, 22, 77-90.

Huber, A., Oyarzún, C., & Ellies, A. (1985) Balance hídrico en tres plantaciones de *Pinus radiata*. II: Humedad del suelo y evapotranspiración. *Bosque*, 6, 74-82.

Jackson, R.B., Carpenter, S.R., Dahm, C.N., McKnight, D.M., Naiman, R.J., Postel, S.L., & Running, S.W. (2001) Water in a changing world. *Ecological Applications*, 11, 1027-1045.

Johnson, N.C. & Wedin, D.A. (1997) Soil, carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Application*, 7, 171-182.

Larcher, W. (1995). Water Relations. In *Physiological Plant Ecology*, pp. 215-275. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Likens, G.E., Bormann, F.H., Pierce, R.S., Eaton, J.S., & N.M., J. (1977). Hydrology. In *Biogeochemistry of a forested ecosystem*, pp. 14-29. Springer-Verlag New York Inc.

Lusk, C. (1995) Seed size, establishment sites and species coexistence in a Chilean rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 6, 249-256.

May, R.M. (1977) Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269, 471-477.

Noy-Meir, I. (1975) Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology*, 65, 459-481.

Ostfeld, R.S., Manson, R.H., & Canham, C.D. (1997) Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology*, 78, 1531-1542.

Papic, C. (2000) Regeneración de plántulas arbóreas sobre material leñoso en descomposición en un bosque sucesional de Chiloé, Chile. Tesis de Magíster en Ciencias con mención en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Pérez, C.A., Carmona, M.R., & Armesto, J.J. (2003) Non-symbiotic nitrogen fixation, net nitrogen mineralization and denitrification in evergreen forests of Chiloé Island, Chile: a comparison with other temperate forests. *Gayana Bot.*, 60, 25-33.

Price, J.S. (1996) Hydrology and microclimate of a partly restored cutover bog, Quebec. *Hydrological Processes*, 10, 1263-1272.

Reid, S., Cuevas, J.G., & Armesto, J.J. (2003) Avian activity and fruit removal in riparian habitats of Chiloé Island. In VII Congreso de Ornitología Neotropical, VII Congreso Chileno de Ornitología, Puyehue, Chile.

Reiners, W.A., Bouwman, A.F., Parsons, W.F.J., & Keller, M. (1994) Tropical rain forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications*, 4, 363-377.

Roy, V. (1998) Impacts of the modification of the hydrological regime by clearcutting and draining forested wetlands on growth of natural and planted seedlings. Ph.D Dissertation, Université Laval, Québec, Canada.

- Roy, V., Ruel, J.C., & Plamondon, A.P. (2000) Establishment, growth and survival of natural regeneration after clearcutting and drainage on forested wetlands. *Forest Ecology and Management*, 129, 253-267.
- Ruthsatz, B. & Villagrán, C. (1991) Vegetation pattern and soil nutrients of a Magellanic moorland on the Cordillera de Piuchué. Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64, 461-478.
- Sabag, C. (1993) El rol de las aves en la dispersión de semillas en un bosque templado secundario de Chiloé (42°S). Magister en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.
- Sale, P.F. (1977) Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *American Naturalist*, 111, 337-359.
- Sale, P.F. (1978) Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. *Environ. Biol. Fishes*, 3.
- Scheffer, M., Carpenter, S.R., Foley, J.A., Folkes, C., & Walker, B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591-596.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.-L., Moss, B., & Jeppesen, E. (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 275-279.
- Schofield, W.B. (1985). The Peat Mosses- Subclass Sphagnidae. In *Introduction to Bryology*, pp. 32-48. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey.
- Shukla, J. & Mintz, Y. (1982) Influence of land surface evapotranspiration on the earth's climate. *Science*, 215, 1498-1501.
- Van Breemen, N. (1995) How *Sphagnum* bogs down other plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 270-275.
- Van de Koppel, J., Rietkerk, M., & Weissing, F.J. (1997) Catastrophic vegetation shifts and soil degradation in terrestrial grazing systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 352-356.
- Veit, H. & Garleff, K. (1996). Evolución del paisaje cuaternario y los suelos en Chile central-sur. In *Ecología de los bosques nativos de Chile* (eds J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo), pp. 29-50. Editorial Universitaria.
- Villagrán, C. (1988) Late Quaternary Vegetation of Southern Isla Grande de Chiloé, Chile. *Quaternary Research*, 30, 304-314.
- Villagrán, C. (1991) Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el Tardiglacial y Postglacial. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64, 447-460.

Waring, R.H. & Schlesinger, W.H. (1985). Hydrology of forest ecosystems. In *Forest Ecosystems. Concepts and Management*, pp. 94-120. Academic Press, Inc.

Woodwell, G.M. (1967) Radiation and the Patterns of Nature. *Science*, 156, 461-470.