

UCH - FC
B. Ambiente
R 425
c. 1



Universidad de Chile
Facultad de Ciencias

Respuestas foliares de *Aristotelia chilensis* a la fragmentación del bosque Maulino

Fiorella Rosanna Repetto Giavelli

2006



**“RESPUESTAS FOLIARES DE *ARISTOTELIA CHILENSIS* A LA
FRAGMENTACIÓN DEL BOSQUE MAULINO”**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

FIGURELLA ROSANNA REPETTO GIAVELLI

Directores Seminario de Título

Dr. Javier A. Simonetti

Dr. Lohengrin Cavieres

Firma manuscrita de Javier A. Simonetti en tinta negra, sobre una línea horizontal.

Comisión Evaluadora

Dr. Italo Serey Estay

Presidente

Dr. Ramiro Bustamante Araya

Corrector

Firma manuscrita de Italo Serey Estay en tinta azul, sobre una línea horizontal.
Firma manuscrita de Ramiro Bustamante Araya en tinta negra, sobre una línea horizontal.

Santiago, Diciembre de 2006

AGRADECIMIENTOS

Mis mayores agradecimientos son para mi familia: a mi padre, quien fue capaz de financiar los estudios superiores de sus cuatro hijos, incluyéndome a mí, la última; a mi madre quien nunca dejó de apoyarme en mi sueño por ser una Bióloga Ambiental, a mis hermanas por su preocupación e interés por mis estudios, a mi hermano por su eterna ayuda y apoyo. Por supuesto a Felipe, quien pese a todo, siempre que se lo pedí estuvo ahí y que de una u otra forma me auxilió siempre que pudo y desde mi primer día en la Universidad ha estado conmigo, a mi lado acompañándome. A mis suegros quienes sin proponérselo han sido un importante apoyo durante mis estudios. A mis tutores, quienes me entregaron una gran cantidad de conocimientos. En especial a Profe Javier Simonetti por su apoyo, paciencia, sentido del humor y constante perseverancia en subirme el ego.

Agradezco a los académicos de la Facultad de Ciencias, entre ellos Alberto Veloso, Irma Vila, Margarita Carú por su ayuda e inmensa paciencia, sin ustedes hubiese sido imposible obtener los resultados de esta tesis. A Liliana Cardemil por permitirme asistir a sus clases.

A la Profesora Gloria Montenegro y a Luis González de la Pontificia Universidad Católica de Chile por proporcionar sus conocimientos y servicios técnicos, necesarios para realizar los análisis morfológicos.

A Yuri & Ronny por ser quienes siempre estuvieron ahí para lo que necesitara, por compartir gran parte de este año juntos, y por subirme el ánimo cada vez que lo necesité.

A Angela Sierra & Marco Molina por toda su asistencia y preocupación en los viajes a Concepción y también en "Los Queules" durante la toma de datos.

A mis amigos y compañeros de carrera –Marce, Pame, Feña, Jezu, Pelayo & Negro- quienes juntos comenzamos este largo proceso, que gracias a Dios para mi finalmente termina.

A mis yuntas del colegio –Berna, Maca, Carola & Ale- quienes siempre han estado a mi lado, cada vez que las he necesitado, y también cuando no...

A mis amigos Andrea, Poroto y “Familia Silva en pleno” por ser un constante apoyo en momentos difíciles y por compartir juntos el sueño de darles vacaciones a nuestros niños.

A todos mis compañeros de laboratorio, ustedes saben que es imposible nombrarlos uno por uno, ya que son muchos, pero sin duda tengo mucho que agradecerles a cada uno de ustedes, en especial a los que juntos compartimos varias salidas a terreno, con el inseparable Halcón Milenario. A otros que ya han partido al extranjero- Pancho y Marianne- pero sin duda cuando los necesito están.

Este trabajo ha sido financiado por proyecto Fondecyt 1050745, además agradezco a la Corporación Nacional Forestal y Forestal Masisa S.A. por permitirnos trabajar en sus terrenos.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	iii
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
INTRODUCCIÓN.....	1
MATERIALES & MÉTODOS.....	4
1- Sitio de estudio.....	4
2- Metodología.....	6
RESULTADOS	9
a) Morfología foliar.....	9
b) Contenido foliar de nitrógeno y carbono.....	9
c) Intercambio de gases.....	10
DISCUSIÓN.....	15
REFERENCIAS	19

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1A Ubicación geográfica del bosque Maulino Costero.....	5
FIGURA 1B Sitio de estudio	5
FIGURA 2 Fotos de estomas de <i>Aristotelia chilensis</i>	10
FIGURA 3 Corte transversal hoja de <i>Aristotelia chilensis</i>	11

LISTA DE TABLAS

TABLA 1 Morfología foliar de <i>Aristotelia chilensis</i>	12
TABLA 2 Contenido foliar de nitrógeno y carbono en <i>Aristotelia chilensis</i>	13
TABLA 3 Intercambio de gases en <i>Aristotelia chilensis</i>	14

RESUMEN

La fragmentación que ha sufrido el bosque nativo de Chile debido a la fuerte presión antrópica ha causado, además de la grave pérdida de hábitat, la modificación del microclima de los parches de bosque remanente que alguna vez constituyeron un bosque continuo de especies nativas. Estos cambios generarían respuestas morfológicas, químicas y fisiológicas en plantas capaces de adaptarse a las nuevas condiciones. Este estudio tiene como objetivo identificar respuestas a nivel de las hojas ante el aumento de radiación solar y disminución de agua en suelo que ocurre al interior de los fragmentos. Para esto utilizamos la especie maqui (*Aristotelia chilensis*), que crece tanto en fragmentos como en bosque continuo, y comparamos diversos parámetros relacionados a su morfología foliar y medimos su repercusión en la capacidad fotosintética de dicha especie. En términos morfológicos, se observó una disminución del área foliar y del área foliar específica en los fragmentos, siendo 1,2 veces menor que en el bosque continuo. La cantidad de estomas es 1,1 veces mayor en el bosque continuo, aún cuando la densidad y el área estomática no varían entre ambos ambientes. En los fragmentos el grosor de la epidermis y del parénquima esponjoso son más de 1,3 veces la del bosque continuo. El grosor del parénquima en empalizada no se vio modificado. La cantidad de nitrógeno en las hojas es 1,2 veces mayor en el bosque continuo que en los fragmentos, mientras que el contenido de carbono no varía. La transpiración en el bosque continuo es 1,7 veces mayor que en los fragmentos. *Aristotelia chilensis* responde morfológica y fisiológicamente antes los cambios abióticos, lo que le permite sobrevivir tanto en ambientes de baja luminosidad como el bosque continuo y en ambientes de alta luminosidad y bajo contenido hídrico como los fragmentos de bosque, manteniendo tasas fotosintéticas semejantes en ambos ambientes.

ABSTRACT

Fragmentation of the Maulino forest implies significant habitat loss, as well as the modification of the microclimate of the remaining forest patches. Fragments are drier, hotter and receive more light than the continuous forest, changes that might modify morphological, chemical and physiological attributes of individuals triving in forest patches. This study aims to identify morpho-chemical and physiological changes in (*Aristotelia chilensis*), an evergreen tree that grows both in forest fragments and continuous forest. Its leaves are 1,2 times smaller than in the continuous forest, with a similar reduction in the specific leaf area, the amount of stomata is 1,1 times larger in the continuous forest, even though the stomatal density and the stomatic area do not differ between both environments. In fragments, the thickness of epidermis and the spongy mesophyll are more than 1,3 times larger that of the continuous forest, the thickness of palisade mesophyll however, does not differ. The amount of foliar nitrogen is 1,2 times larger in the continuous forest that in fragments, whereas the carbon content does not differ. Foliar transpiration in the continuous forest was 1,7 that in the fragments. Changes depicted by *Aristotelia chilensis* allows it to survive in environments of low luminosity as the continuous forest, and in environments of low water content as the forest fragments, maintaining similar photosynthetic rates in both environments.

INTRODUCCIÓN

La fragmentación modifica el hábitat remanente a nivel biótico y abiótico (Murcia 1995, Laurance et al. 2002). La intensidad lumínica y la temperatura del aire son mayores en fragmentos de bosque que en un bosque continuo, mientras que la humedad del suelo y del aire son menores, *generando una diferencia de presión de vapor entre las hojas y el aire mayor en los fragmentos que en el bosque continuo* (Kapos 1989, Kapos et al. 1997). Al variar tanto la radiación solar como el agua disponible para las plantas, procesos como la fotosíntesis y transpiración foliar pueden ser afectados. Frente a estos cambios ambientales, las plantas podrían combinar respuestas de tipo demográficas, morfológicas, bioquímicas y fisiológicas, respondiendo en forma análoga a como lo harían frente a variaciones ambientales que ocurren naturalmente en distintos hábitats (Harper 1980, Beerling & Chaloner 1993, Mudrik et al. 2003, Ngugi et al. 2004).

Dentro de las respuestas morfológicas, bioquímicas y fisiológicas, hojas de una misma especie desarrolladas en condiciones de alta luminosidad, como las que se podrían encontrar en fragmentos de bosque, tienden a ser más gruesas, con parénquima empalizada de mayor grosor y mayor cantidad de capas de parénquima esponjoso, lo que resulta en mayor capacidad fotosintética que hojas desarrolladas bajo sombra, como *ocurre dentro de un bosque continuo* (Givnish 1988, Chazdon & Kaufmann 1993, Gianoli 2004, Silva et al. 2001). Estas hojas también poseen menor cantidad de nitrógeno por masa seca y una mayor relación C/N por acumulación de carbono, lo que resulta en una mayor síntesis de compuestos de defensa (Reichardt et al. 1991, Evans & Poorter 2001, Leal & Thomas 2003). Por otro lado, respuestas foliares como disminución en la densidad estomática, cierre de estomas (Beerling & Chaloner 1993, Llorens et al. 2002), menor área estomática (Spence et al. 1986, Franks & Farquhar

2001) y mayor grosor de la epidermis y del tejido fotosintético confieren resistencia a las hojas contra la pérdida de agua en situaciones de sequía (Bazzaz 1979, Bazzaz 1990, Bergmann 2005).

En cambio, especies de árboles expuestos a baja luminosidad, como ocurre en un bosque continuo, presentan mayor área foliar específica que aquellas expuestas a alta luminosidad (Lusk & Del Pozo 2002) y la producción de compuestos basados en el nitrógeno en las hojas es mayor (Evans & Poorter 2001, Lerdau 2002), ambas modificaciones incrementarían la eficiencia fotosintética (Wong 1991).

Entre todas estas respuestas, el incremento en la capacidad fotosintética como respuesta directa o indirecta a variaciones abióticas ha sido ampliamente estudiada (Sims & Pearcy 1992, Guariguata & Kattan 2002, Jaimez et al. 2005, Wise & Abrahamson 2005). Sin embargo, pese a la creciente fragmentación de los hábitats naturales particularmente de bosques (Bustamante & Grez 1995), de un total de 4.185 trabajos publicados sobre fotosíntesis entre los años 2000 y 2005, ninguno hace mención a respuestas foliares en ambientes fragmentados (base de datos EBSCO Host).

El bosque Maulino es uno de los bosques más escasos y severamente amenazados de Chile (Dinerstein et al. 1995), entre los años 1975 y 2000 fue restringido a pequeños parches distribuidos en el paisaje (Echeverría et al. 2006). Estos fragmentos de bosque poseen aproximadamente 5% menos humedad de suelo, mayores temperaturas máximas diarias del aire y mayor radiación fotosintéticamente activa que el bosque continuo (Henríquez 2002, JA Simonetti, datos no publicados).

Entre las especies asociadas al bosque Maulino y sus remanentes se encuentra *Aristotelia chilensis*, especie siempreverde reconocida por su plasticidad fisiológica (Lusk 2002), la que se expresa en una distribución amplia desde la Provincia de Limarí (IV región) hasta la de Aysén (XI región), tanto en el valle central como en los faldeos de ambas cordilleras, desde cerca del nivel del mar hasta los 2.500 msnm (Rodríguez et al. 1983, Damascos 1998). A baja luminosidad, *A. chilensis* presenta mayor área foliar específica que en situaciones de alta luminosidad (Lusk 2002, Lusk & del Pozo 2002), respuesta foliar que le permitiría crecer en áreas abiertas y bajo el dosel de bosques (Damascos & Prado 2001). Sin embargo, se desconoce otro tipo de respuestas morfológicas y sus consecuencias a nivel fisiológico en un ambiente donde se conjuga la sequedad y la luminosidad, como ocurre en un bosque fragmentado.

En este contexto, el objetivo de este trabajo es estudiar en hojas de *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (Elaeocarpaceae) las respuestas morfo-químicas a la fragmentación del bosque Maulino y su repercusión a nivel fisiológico. Específicamente, esperamos que las hojas de *Aristotelia chilensis* en fragmentos de bosque exhiban: a) menor área foliar, menor área foliar específica, menor densidad de estomas, menor área estomática y menor concentración de nitrógeno con respecto a las hojas del bosque continuo y b) mayor grosor de hoja y de la epidermis, mayor cantidad de tejido fotosintético (parénquima en empalizada y esponjoso), y mayor relación C/N con respecto a las hojas del bosque continuo. Todas estas respuestas modificarían variables fisiológicas, por lo que hojas de fragmentos debieran presentar una mayor capacidad fotosintética y eficiencia en el uso del agua, además de menor conductancia estomática y transpiración que en bosque continuo.

MATERIALES & MÉTODOS

Sitio de estudio

El bosque Maulino costero se ubica en la costa de la región del Maule (entre los 35° 55' S y 37° 20' S) desde los 100 hasta 900 msnm (Fig. 1A). Este bosque alberga especies endémicas que se encuentran en peligro de extinción, tales como *Gomortega keule* (queule) y *Pitavia punctata* (pitaó). Las especies dominantes son *Nothofagus glauca* (hualo), *Nothofagus obliqua* (roble) y *Nothofagus alessandrii* (ruil) asociados a *Persea lingue* (lingue), *Gevuina avellana* (avellano), *Lithraea caustica* (litre) y *Aristotelia chilensis* (maqui) (San Martín & Donoso 1996).

El estudio se realizó dentro del Sitio Prioritario Tregualemu, donde se consideró como área de bosque continuo la Reserva Nacional Los Queules, un área protegida de 145 ha de bosque nativo inmersas en un área mayor de bosque continuo de 600 ha en total (Bustamante & Simonetti 2005). En la periferia de la Reserva es posible encontrar pequeños parches de bosque Maulino rodeado por plantaciones de *Pinus radiata* (pino; Fig. 1B).

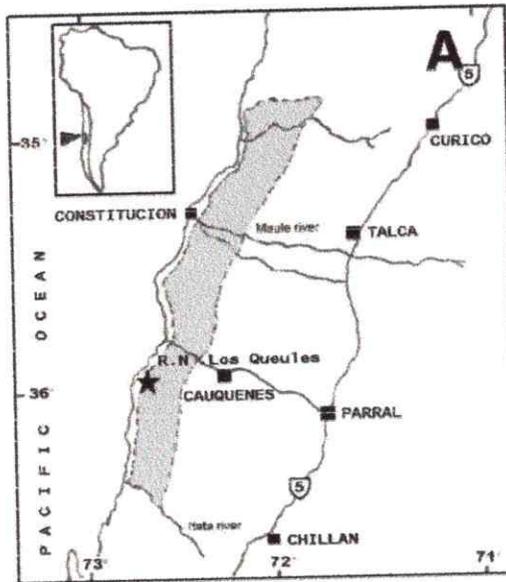


Fig.1A. Ubicación geográfica del bosque Maulino Costero (zona gris) en la zona central de Chile y localización del Sitio Prioritario Tregualemu (estrella). Fuente: Donoso et al. (2003).

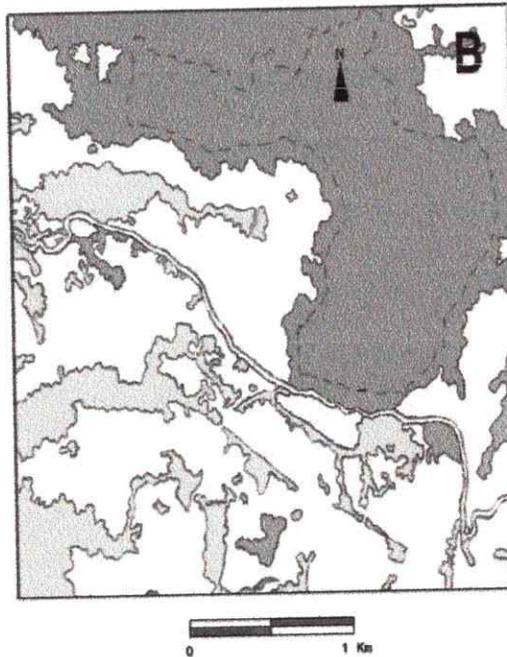


Fig.1B. Sitio de estudio. Las zonas gris oscuro muestran el bosque continuo y fragmentos adyacentes utilizados. Otros parches de bosque nativo se muestran en gris claro y la matriz de plantaciones de pino en blanco. La línea punteada señala los límites de la Reserva Nacional Los Queules. Fuente: Donoso et al. (2003).

Metodología

a) Morfología foliar

Para evaluar el largo, ancho y área de las hojas se seleccionaron al azar veinte individuos de *A. chilensis* en el bosque continuo y veinte individuos en fragmentos de bosque. En cada individuo se eligieron al azar aproximadamente 23 hojas sanas, con una muestra total de 925 hojas. El área foliar se estimó mediante un medidor de área foliar AM200 (ADC BioScientific®), con un nivel de error en las mediciones de largo y ancho de $\pm 1\%$ y en las mediciones de área de $\pm 2\%$.

Para evaluar el área foliar específica se determinó el peso seco de las 925 hojas, luego de ser secadas en horno a 100°C durante 48 horas. El área foliar específica de cada hoja se estimó como la razón entre el área de cada hoja y su peso seco (SLA, cm^2/g).

Para evaluar el área estomática, la densidad y cantidad de estomas se escogieron al azar cinco hojas por individuo (200 hojas en total) entre todas las hojas empleadas para las mediciones anteriores. La densidad de estomas se estimó a través de un microscopio óptico (100X), contando el número de estomas en un diámetro de $400\ \mu\text{m}$ (campo visual), en tres campos por muestra. La cantidad de estomas por hoja se estimó multiplicando la densidad de estomas por el área total de cada hoja. El área estomática se midió a partir de fotos digitales, tomadas desde un microscopio óptico (400X), utilizando programa Micromesure 3.3 en un total de 37 estomas en 15 individuos fragmentos de bosque y 53 estomas en 20 individuos de bosque continuo.

Para evaluar la anatomía del tejido fotosintético, se escogieron al azar una hoja por individuo, en cinco individuos de fragmentos y cinco individuos de bosque continuo.

Las muestras fueron fijadas en formaldehído-alcohol-ácido acético por 48 horas, luego fueron colocadas por 2 hr en una batería de alcoholes de grado ascendente (desde 50° hasta 100°) y durante 8 hr en terbutanol. Una vez deshidratadas, cada muestra fue incluida en Paraplast para realizar cortes histológicos con un micrótopo, y finalmente teñidas con safranina "fast-green" (Montenegro & Riveros de la Puente 1977). El ancho de la epidermis superior e inferior, del parénquima en empalizada, la cantidad de capas de parénquima esponjoso y el porcentaje de espacio intercelular en esta zona, se estimó a través de observaciones con microscopia óptica (300X).

b) Contenido foliar de nitrógeno y carbono

Para determinar la concentración de nitrógeno y de carbono foliar, se colectaron al azar cinco hojas por individuo, en veinte individuos del bosque continuo y veinte individuos de los fragmentos. El porcentaje de carbono orgánico por peso seco se estimó a través de combustión húmeda y determinación colorimétrica al cromato reducido según Sadzawka et al. (2004). El porcentaje de nitrógeno en las hojas se estimó con el método de semimicro Kjeldahl y nesslerización directa, según Longeri et al. (1979).

c) Intercambio de gases

Para evaluar la tasa fotosintética instantánea (expresada en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiración ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y uso eficiente del agua ($\mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol H}_2\text{O}$), se utilizó un analizador de intercambio gaseoso infrarrojo (IRGA) CIRAS II (PP Systems Haverhill, MA). Estas mediciones se realizaron en una cámara hermética que permite capturar una parte de la hoja ($2,5 \text{ cm}^2$), área desde la cual se estimó el intercambio gaseoso. Durante Octubre (Primavera, 2005) se realizaron las mediciones utilizando una fuente de luz de tungsteno alimentada por

una batería, lo que permitió trabajar con una PPF (Photosynthetic Photon Flux Density) de $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Se seleccionaron al azar nueve árboles dentro del bosque continuo y cuatro árboles de un fragmento, en cada uno se escogió una hoja sana (sin seña de herbivoría o infección) sobre la cual se estimó el intercambio gaseoso (Lusk 2002).

RESULTADOS

a) Morfología foliar

Las hojas de árboles ubicados en fragmentos son 1,2 veces más cortas, con 1,2 veces menor área foliar y 1,2 veces menor SLA que aquellas de bosque continuo (Tabla 1). En cambio, el peso y ancho de las hojas no presentan ninguna diferencia significativa entre ambos hábitats (Tabla 1). El área estomática, al igual que la densidad de estomas (número de estomas por mm^2), no difiere significativamente entre fragmentos de bosque y bosque continuo (Fig. 2), mientras que la cantidad promedio de estomas por hoja es 1,1 veces menor en individuos de fragmentos que en individuos de bosque continuo debido al menor tamaño de las hojas de fragmentos (Tabla 1). El grosor de la epidermis superior en hojas de fragmentos es 1,4 veces la del bosque continuo y el grosor de la epidermis inferior sólo 1,1 veces. El número de capas de parénquima esponjoso es 1,6 veces mayor en los fragmentos, por lo que el porcentaje de espacio intercelular es 1,9 veces mayor en las hojas del bosque continuo que en los fragmentos. El grosor del parénquima en empalizada no exhibió diferencias estadísticas significativas entre ambos ambientes, y el grosor de las hojas en los fragmentos es 1,2 veces mayor que en el bosque continuo (Tabla 1, Fig. 3).

b) Contenido foliar de nitrógeno y carbono

El porcentaje de nitrógeno por peso seco es 1,2 veces menor en las hojas de los fragmentos que en hojas del bosque continuo. Sin embargo, el porcentaje de carbono no difiere entre las hojas de ambos ambientes. Por lo tanto, la relación C/N es 1,4 veces mayor en los fragmentos (Tabla 2).

c) Intercambio de gases

La tasa fotosintética neta y el uso eficiente del agua entre hojas de fragmentos y bosque continuo no difieren, aún cuando los datos se multiplican por el área total de la hoja. La tasa de transpiración difiere significativamente sólo cuando los datos fueron multiplicados por el área total de la hoja y es 1,7 veces menor en hojas de fragmentos que en hojas del bosque continuo. La conductancia estomática no presenta diferencias significativas entre hojas de fragmentos y hojas de bosque continuo (Tabla 3).

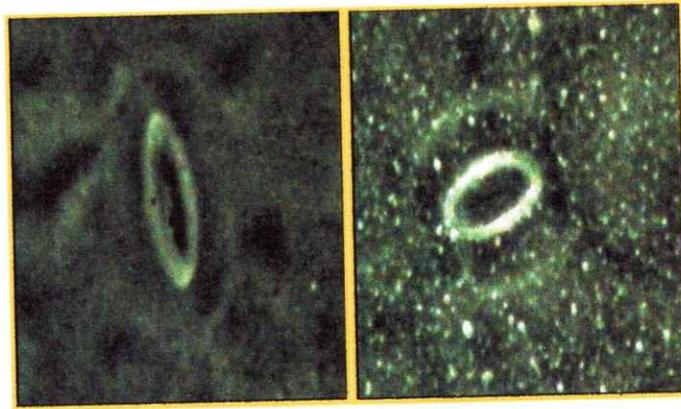


Figura 2: Fotos de estomas de *Aristotelia chilensis* observados en microscopio óptico (400X). Se observa diferencia de largo en células guardianas, pero no así del área de intercambio gaseoso. Estoma de hoja de fragmento de bosque (izquierda) y estoma de hoja de bosque continuo

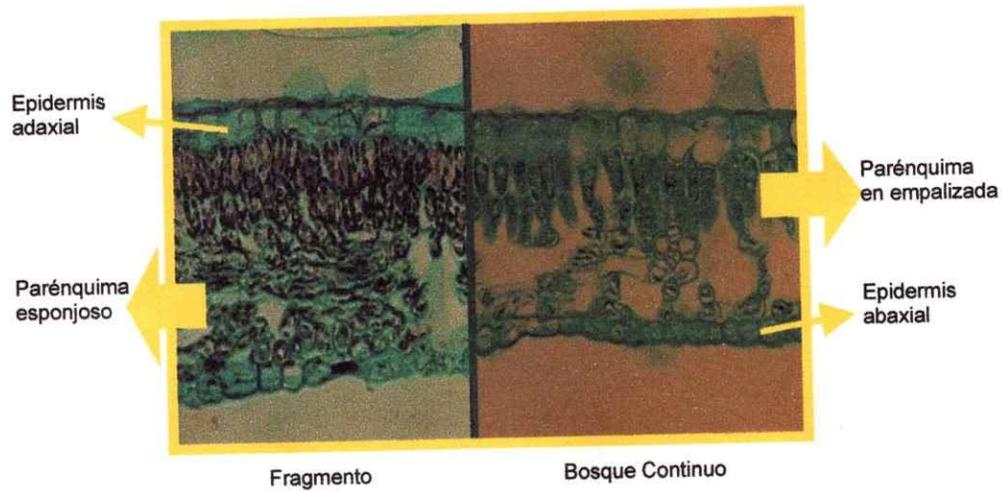


Figura 3. Corte transversal de hoja (300X) de *Aristotelia chilensis* en fragmentos v/s bosque continuo. Se observa el mayor grosor de ambas epidermis y la mayor cantidad de parénquima esponjoso en la hoja de fragmento.

Tabla 1. Morfología foliar de *Aristotelia chilensis* en un bosque Maulino fragmentado. Valores son los promedios y error estándar, el estadígrafo U de Mann-Whitney y la probabilidad asociada P. El número muestral fue de 20 individuos por tratamiento.

Table 1. Foliar morphology of *Aristotelia chilensis* in a fragmented Maulino forest. Figures are mean values and standard error, Mann-Whitney U and its associated probability P. Sample size was of 20 individuals by treatment.

Morfología Foliar	Fragmentos	Bosque Continuo	U	P
Peso de hojas (g)	0,11 ± 0,01	0,10 ± 0,01	192	0,83
Ancho (mm)	34,02 ± 0,9	36,29 ± 1,08	141	0,11
Largo (mm)	72,38 ± 2,5	90,14 ± 1,67	357	<0,01
Área Foliar (cm ²)	16,19 ± 0,85	19,09 ± 0,89	118	0,03
Área Foliar Específica (cm ² /g)	170,70 ± 14,01	202,21 ± 8,80	300	0,01
Densidad de Estomas (estomas/mm ²)	183,85 ± 5,26	173,85 ± 7,41	159	0,26
Cantidad de Estomas	297556,45 ± 8516,19	331895,33 ± 14150,29	129	0,05
Área Estomática (µm ²)	0,0014 ± 9,84E-5	0,0016 ± 11,92E-5	801	0,14
Grosor de hojas (µm)	21,95 ± 1,36	18,23 ± 0,22	21	0,08
Grosor de cutícula (µm)				
epidermis adaxial	3,41 ± 0,18	2,39 ± 0,48	23	0,03
epidermis abaxial	1,74 ± 0,06	1,51 ± 0,02	25	0,01
Parénquima en empalizada (µm)	6,07 ± 0,26	5,52 ± 0,16	20	0,12
Parénquima esponjoso				
Número de capas	4,43 ± 0,30	2,82 ± 0,07	25	0,01
% vacío en la zona	36 % ± 3,97	68 % ± 1,37	25	0,01

Tabla 2. Contenido foliar de nitrógeno y carbono en *Aristotelia chilensis* en un bosque Maulino fragmentado. Valores son los promedios y error estándar, la U de Mann-Whitney y la probabilidad asociada P. El número muestral fue de 20 individuos por tratamiento.

Table 2. Nitrogen and Carbon leaf contents in *Aristotelia chilensis* in a fragmented Maulino forest. Figures are mean values and standard error, Mann-Whitney U and its associated probability P. Sample size was 20 individuals per treatment.

Química Foliar	Fragmentos	Bosque Continuo	U	P
Nitrógeno (% peso seco)	0,90 ± 0,10	1,13 ± 0,06	66	< 0,01
Carbono (% peso seco)	46,05 ± 0,61	44,29 ± 0,74	142	0,11
Relación C/N	56,95 ± 3,63	40,72 ± 1,62	55	< 0,01

Tabla 3. Intercambio de gases en *Aristotelia chilensis* en un bosque Maulino fragmentado. Valores son los promedios y error estándar, la U de Mann-Whitney y la probabilidad asociada P. El número muestral fue de 4 individuos en fragmentos y 9 en bosque continuo.

Table 3. Gas exchange in *Aristotelia chilensis* in a forest fragmented Maulino. Figures are mean values and standard error, Mann-Whitney U and its associated probability P. Sample size was 4 individuals in fragments and 9 in continuous forest.

Intercambio de Gases	Fragmentos	Bosque Continuo	U	P
Fotosíntesis Neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	5,38 ± 0,72	4,59 ± 0,67	22	0,53
Fotosíntesis Neta por Área Foliar	34,80 ± 6,98	35,04 ± 5,12	19	0,88
Transpiración ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,43 ± 0,06	0,61 ± 0,05	30	0,06
Transpiración por Área Foliar	2,78 ± 0,60	4,62 ± 0,40	32	0,03
Eficiencia en el uso del agua ($\mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol H}_2\text{O}$)	15,61 ± 4,42	8,14 ± 1,34	24	0,35
Eficiencia en el uso del agua por Área Foliar	101,06 ± 42,92	62,19 ± 10,22	22	0,54
Conductancia Estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	26,50 ± 3,95	39,67 ± 3,59	28	0,12

DISCUSIÓN

La fragmentación del bosque Maulino provoca cambios ambientales en los fragmentos de bosque en comparación con el bosque continuo. Estas diferencias podrían implicar la sobrevivencia sólo de aquellas especies capaces de responder a los cambios ambientales a través de modificaciones en su morfología y su fisiología, las que le permitirían maximizar la captura de energía, obteniendo mayor cantidad de recursos para reproducción (Givnish 1988). Por ejemplo, sobrevivir en un ambiente de baja humedad ambiental implica para las plantas un compromiso entre lograr una tasa fotosintética óptima con el mayor ahorro posible de agua, maximizando su uso eficiente (Roelfsema & Hedrich 2005) y para aquellas plantas capaces de sobrevivir en ambientes de baja luminosidad implica incrementar la captura de energía por unidad de biomasa, por lo que maximizan su área foliar (Lusk 2004).

Aristotelia chilensis es una especie plástica. En fragmentos de bosque *A. chilensis* disminuye la pérdida de agua reduciendo su superficie foliar, engrosando sus hojas, ambas epidermis foliares y aumenta la cantidad de capas de parénquima esponjoso. Al poseer menor área foliar, se reduce la cantidad de estomas en comparación con las hojas del bosque continuo. Todos estos cambios se reflejan en la menor transpiración por área total de las hojas de fragmentos de bosque comparado con el bosque continuo. En cambio, *A. chilensis* en bosque continuo produce hojas más delgadas pero de mayor área que aquellas de fragmentos, lo que le permite captar la mayor cantidad de luz posible en un ambiente donde la radiación solar es baja. Además las hojas de bosque continuo concentran una mayor cantidad de nitrógeno que hojas de fragmento, lo que permite una mayor síntesis de enzimas para maximizar la capacidad fotosintética.

Todas estas respuestas contrastantes entre un tipo de ambiente y el otro coinciden con las esperadas. Sin embargo, rasgos como densidad de estomas, área estomática, capacidad fotosintética, conductancia estomática y uso eficiente del agua no mostraron diferencias significativas entre hojas de fragmentos de bosque y hojas de bosque continuo. Ello podría interpretarse como una falta de regulación estomática, debido a que los valores de estrés hídricos son moderados (Gulías et al. 2004), por lo que predominan aquellas respuestas no-estomáticas, como reducción de área foliar. Por otra parte, la ausencia de diferencias significativas en los caracteres fisiológicos podrían deberse al número muestral bajo y/o al desbalance del diseño lo que resulta en una alta varianza de los resultados. Sin embargo, los tamaños de muestra son similares a los empleados por Lusk & del Pozo (2002) para analizar capacidad fotosintética en especies chilenas, incluyendo *A. chilensis*, lo que sugiere que las ausencias de diferencia serían un fenómeno biológico y no estadístico.

Los cambios en las hojas de *A. chilensis* le permiten maximizar la captura de energía en ambos ambientes. Si una planta va a ser exitosa en ambientes estresantes, debe poseer algún grado de "resistencia" (Lambers et al. 1998). Resistencia o plasticidad que ha llevado a *A. chilensis* a sobrevivir en un hábitat con poca luz y mucha agua como el bosque continuo, y en uno con mucha luz y poca agua como los fragmentos de bosque. La plasticidad de *A. chilensis* apoya la hipótesis de Bustamante et al. (2005), quienes plantean que en un futuro próximo *A. chilensis* sería una de las especies dominantes de los fragmentos de bosque. La capacidad de lidiar con las variaciones ambientales le permitiría sobrevivir a los cambios.

Respuestas similares, exhibe *Deschampsia Antarctica*. Al estar sometida a condiciones más secas presenta hojas de características xerofíticas, y no así sus clones en condiciones de laboratorio más húmedas (Romero et al. 1999). De igual forma individuos de *Colliguaya odorifera*, creciendo en laderas de exposición norte –que reciben mayor cantidad de luz, son más secas y calientes, poseen características más xéricas que conoespecíficos creciendo en laderas de exposición polar –que reciben menos luz, son más frías y húmedas (Montenegro & Riveros de la Puente 1977). Además, *Colliguaya odorifera* también presenta respuestas en la demografía foliar, exhibiendo períodos de emergencia de hojas más largos en condiciones de mayor disponibilidad de agua (Serey et al. 1987). Por otro lado, la producción de hojas en *A. chilensis* no muestra diferencias significativas entre individuos creciendo en bosques y fragmentos, mientras que la sobrevivencia de hojas es mayor en fragmentos de bosque solamente en la primera cohorte (Vásquez et al. *en prensa*). Asimismo, entre las 26 especies siempreverdes de los bosques de Chile que han sido estudiadas, al menos la mitad manifiesta un nivel intermedio de tolerancia a la sombra y un amplio rango de germinación (Figueroa & Lusk 2001, Lusk 2002), lo cual –al igual que ocurre en *A. chilensis*– demuestra su plasticidad. Estas especies debieran ser analizadas en cuanto a sus respuestas morfológicas como fisiológicas en ambientes fragmentados, ya que estas respuestas podrían explicar, al menos parcialmente, la permanencia, invasión o extinción local desde los fragmentos del bosque nativo (cf. Bustamante et al. 2005). Esta información es fundamental para diseñar e implementar reforestación y manejo de estrategias efectivas para el bosque nativo, incrementando además la comprensión de la ecología de los bosques.

Permanece pendiente determinar si las respuestas aquí observadas corresponden a fenotipos "aclimatados" o más bien a genotipos "adaptados" a través de experimentos de crecimiento o análisis genéticos, lo que nos ayudaría a comprobar si estos cambios observados en *A .chilensis* quedarán fijos en el tiempo o seguirá respondiendo frente a otros cambios que se presenten en el futuro.

REFERENCIAS

- BAZZAZ FA (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371.
- BAZZAZ FA (1990) The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 167-196.
- BEERLING DJ & CHALONER WG (1993) Evolutionary responses of stomatal density to global CO₂ change. *Biological Journal of the Linnean Society* 48: 343-353.
- BERGMANN D (2005) Stomatal patterning: how do cells chose their fate? *Biologist* 52: 139-143.
- BUSTAMANTE RO & GREZ AA (1995) Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo (Chile)* 11: 58-63.
- BUSTAMANTE RO & SIMONETTI JA (2005) Is *Pinus radiata* invading the native vegetation in central Chile? Demographic responses in a fragmented forest. *Biological Invasions* 7: 243-249.
- BUSTAMANTE RO, SIMONETTI JA, GREZ AA & SAN MARTÍN J (2005) Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque Maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras. En: Smith-Ramírez C, Armesto JJ & Valdovinos C (eds) *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile: 555-564. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.*
- CHAZDON RL & KAUFMANN S (1993) Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology* 7: 385-394.
- DAMASCOS MA (1998) Tendencias morfológicas de las plantas de los claros y áreas sombreadas del bosque de *Austrocedrus chilensis*, Argentina. *Ecología Austral* 8: 13-22.
- DAMASCOS MA & PRADO CHBA (2001) Fenología foliar y sus caracteres asociados en la especie invierno-verde *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (Elaeocarpaceae). *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 805-815.
- DINERSTEIN E, OLSON DM, GRAHAM DJ, WEBSTER AL, PRIMM SA, BOOKBINDER MP & LEDEC G (1995) A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of latin America and the Caribbean. WWF & The World Bank, Washington DC, EEUU.
- DONOSO DS, GREZ AA & SIMONETTI JA (2003) Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* 115: 63-70.
- ECHEVERRÍA C, COOMES D, SALAS J, REY-BENAYAS JM, LARA A & NEWTON A (2006) Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests. *Biological Conservation* 130: 481-494.

- EVANS JR & POORTER H (2001) Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* 24: 755-767
- FIGUEROA JA & LUSK CH (2001) Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytologist* 152: 483-489.
- FRANKS PJ & FARQUHAR GD (2001) The Effect of exogenous abscisic acid on stomatal development, stomatal mechanics, and leaf gas exchange in *Tradescantia virginiana*. *Plant Physiology* 125: 935-942.
- GIANOLI E (2004) Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En: Cabrera HM (ed) *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*: 13-25. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso, Chile.
- GIVNISH TJ (1988) Adaptation to sun vs shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.
- GUARIGUATA MR & KATTAN GH (eds) (2002) *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Ediciones LUR, Cartago, Costa Rica.
- GULÍAS J, GALMÉS J, CIFRE J, MEDRANO H & FLEXAS J (2004) Ecofisiología de la fotosíntesis y la eficiencia en el uso del agua en la vegetación de la cuenca mediterránea. En: Cabrera HM (ed) *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*: 157-171. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso, Chile.
- HARPER JL (1980) Plant demography and ecological theory. *Oikos* 35: 244-253.
- HENRÍQUEZ CA (2002) El dilema de *Lapageria rosea* en bosques fragmentados ¿cantidad o calidad de la progenie? Tesis Doctoral, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- JAIMEZ RE, RADA F, GARCÍA-NÚÑEZ C & AZOCAR A (2005) Seasonal variations in leaf gas exchange of plantain cv. Hartón (Musa AAB) under different soil water conditions in a humid tropical region. *Scientia Horticulturae* 104: 79-89.
- KAPOS V (1989) Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- KAPOS V, WANDELLI E, CAMARGO JL & GANADE G (1997) Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. En: Laurance WF & Bierregaard Jr RO (eds) *Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities*: 33-44. University of Chicago, Chicago, EEUU.
- LAMBERS H, CHAPIN III FS & PONS TL (eds) (1998) *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, Nueva York, EEUU.

- LAURANCE WF, LOVEJOY TE, VASCONCELOS HL, BRUNA EM, DIDHAM RK, STOUFFER PC, GASCON C, BIERREGAARD RO, LAURANCE SG & SAMPAIO E (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
- LEAL DB & THOMAS SC (2003) Vertical gradients and tree-to-tree variation in shoot morphology and foliar nitrogen in an old-growth *Pinus strobes* stand. *Canadian Journal of Forestry Research* 33: 1304-1314.
- LERDAU M (2002) Benefits of the carbon-nutrient balance hypothesis. *Oikos* 98: 534-536.
- LLORENS L, PEÑUELAS J & EMMETT B (2002) Developmental instability and gas exchange responses of a heathland shrub to experimental drought and warming. *International Journal of Plant Science* 163: 959-967.
- LONGERI L, ETCHEVERS J & VENEGAS J (1979) Metodología de perfusión para estudios de nitrificación en suelos. *Ciencia e Investigación Agraria* 6:295-299.
- LUSK CH (2002) Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. *Oecologia* 132: 188-196.
- LUSK CH (2004) Adaptación a la sombra en especies arbóreas siempreverdes. En: Cabrera HM (ed) *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*: 235-247. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso, Chile.
- LUSK CH & DEL POZO A (2002) Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: gas exchange and biomass distribution correlates. *Austral Ecology* 27: 173-182.
- MONTENEGRO G & RIVEROS DE LA PUENTE F (1977) Comparison of differential environmental responses of *Colliguaja odorifera*. *Flora Bd* 166 S: 125-135.
- MUDRIK V, KOSOBROUKHOV A, KNYAZEVA I & PIGULEVSKAYA T (2003) Changes in the photosynthetic characteristics of *Plantago major* plants caused by soil drought stress. *Plant Growth Regulation* 40: 1-6.
- MURCIA C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- NGUGI MR, DOLEY D, HUNT MA, RYAN P & DART P (2004) Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* seedlings. *Trees* 18: 381-389.
- REICHARDT PB, CHAPIN III FS, BRYANT JP, MATTES BR & CLAUSEN TP (1991) Carbon/nutrient balance as predictor of plant defense in Alaskan balsam poplar: potential importance of metabolite turnover. *Oecologia* 88: 401-406.

- RODRÍGUEZ RR, MATTHEI OS & QUEZADA MM (eds) (1983) Flora arbórea de Chile. Editorial Universitaria de Concepción, Concepción, Chile.
- ROMERO M, CASANOVA A, ITURRA G, REYES A, MONTENEGRO M & ALBERDI M (1999) Leaf anatomy of *Deschampsia antarctica* (Poaceae) from the Maritime Antarctic and its plastic response to changes in growth conditions. *Revista Chilena de Historia Natural* 72:411-425.
- ROELFSEMA MRG & HEDRICH R (2005) In the light of stomatal opening: new insight into "the watergate". *New Phytologist* 167: 665-691.
- SADZAWKA AR, CARRASCO MR, GREZ RZ & MORA MG (2004) Métodos de análisis recomendados para los suelos Chilenos. Comisión de Normalización y Acreditación. Sociedad Chilena de la Ciencia del Suelo, Santiago, Chile.
- SAN MARTÍN J & DONOSO C (1996) Estructura florística e impacto antrópico en el bosque Maulino de Chile. En: Armesto JJ, Villagrán C y Arroyo MK (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 153-168. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- SEREY I, RICCI M, MANCILLA E & MIRANDA H (1987) Dinámica de las generaciones de hojas en el follaje de *Colliguaja odorifera* Mol. *Medio Ambiente (Chile)* 8: 22-26.
- SILVA H, ACEVEDO E & SILVA P (2001) Anatomía del tejido fotosintético de diez taxa de *Opuntia* establecidos en el secano árido mediterráneo de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 341-351.
- SIMS DA & PEARCY RW (1992) Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany* 79: 449-455.
- SPENCE RD, WU H, SHARPE PJH & CLARK KG (1986) Water stress effects on guard cell anatomy and the mechanical advantage of the epidermal cells. *Plant, Cell and Environment* 9: 197-202.
- VÁSQUEZ PA, GREZ AA, BUSTAMANTE RO & SIMONETTI JA (en prensa) Herbivory, foliar survival and shoot growth in fragmented populations of *Aristotelia chilensis*. *Acta Oecologica*.
- WISE MJ & ABRAHAMSON WG (2005) Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos* 109: 417-428.
- WONG CC (1991) Shade tolerance of tropical forages: a review. En: Shelton HM & Stur WW (eds) *ACIAR Proceedings - Forages for Plantation Crops*: 64-69. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia.