

UCH-FC  
MAG-B  
S 487

**Contribución de la Flora Epífita al Ciclo de Nutrientes  
de un Bosque de Alerce en el Parque Nacional Chiloé, Chile**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

**RICARDO M. SERRANO ROJAS**

Junio, 1996.

TUTOR : DR. JUAN J. ARMESTO Z.  
CO-TUTOR : DR. ITALO SEREY E.

01-0171850

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN  
TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Comisión de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

RICARDO MAURICIO SERRANO ROJAS

Ha sido aprobada por la Comisión de la Tesis como requisito de tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención el Ecología, en el Exámen de Defensa de de Tesis rendido el Día 6 de Septiembre de 1996

Director de Tesis:

Dr. Juan Armesto Z.

Juan J. Armesto

Co-Director de Tesis:

Dr. Italo Serey E.

I. Serey E.

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dra. Mary Kalin A.

Dr. Wilfredo Vera

Dr. Leslie Yates

Mary Kalin A.  
Wilfredo Vera  
Leslie Yates

*A mi familia,  
a mis amigos y  
a mis estudiantes*

## AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue financiada por la A.W. Mellon Foundation y el Departamento de Postgrado y Postítulo, Universidad de Chile (PG96-93). Agradezco a mi tutor Dr. J. Armesto por su apoyo y confianza durante todo el proceso de esta tesis de grado. Se agradece la desinteresada ayuda del Dr. Lars O. Hedin y del Dr. Arthur Johnson y sus colaboradores, especialmente Mike Brown y Susan Thomas, por su trabajo en el análisis químico. Asimismo, la Dra. Gloria Montenegro fue muy importante en el análisis de las RAA al ofrecerme su laboratorio. Agradezco la asistencia de Luis González en el trabajo histológico. En las varias etapas de la realización de esta tesis ha sido muy significativo para mí contar con el apoyo y las discusiones de mis amigos del laboratorio de ecología terrestre, R. Bustamante, J. Simonetti, B. Saavedra, C. Henríquez, A. Grez, E. Gianoli, C. Ramírez y E. Fuentes. Agradezco también a V. Marín, M. Contreras, L. Rojas, C. Smith y C. Pérez por sus comentarios y trabajo de campo. Además, deseo expresar mi gratitud para con los chilotes Sres. J. Nonquen, J. González y J. Ríos y a través de ellos a CONAF, Castro. Por último, se agradecen los comentarios y el apoyo de los Drs. N. Nadkarni, J. Knops, G. Parker y D. Galloway.

## INDICE

RESUMEN . . . . .	1
ABSTRACT . . . . .	2
INTRODUCCIÓN . . . . .	3
METODOLOGÍA . . . . .	20
RESULTADOS . . . . .	29
DISCUSIÓN . . . . .	48
REFERENCIAS . . . . .	60

## INDICE DE FIGURAS

- FIGURA 1. Esquema de un ecosistema forestal que representa algunos procesos ciclaje de nutrientes (a) inter-sistemas y (b) intra-sistemas.
- FIGURA 2. Modelo que representa los posibles roles de la flora epífita.
- FIGURA 3. (a) Mapa de la isla de Chiloé donde se indica la zona de estudio.  
(b) Fotografía del sitio de estudio.
- FIGURA 4. (a) Fotografía de un colector de escurrimiento fustal en árboles sin epifitas.  
(b) Fotografía de un colector de escurrimiento fustal en árboles con epifitas.
- FIGURA 5. Esquema que representa la composición de estratos de la flora epífita de *Fitzroya cupressoides*, (a) en altura y (b) en profundidad.
- FIGURA 6. Curvas de descomposición expresada como porcentaje del peso o contenido inicial de nutrientes, de los materiales vegetales sometidos a incubación en terreno, (a) Pérdida de peso, (b) carbono, (c) nitrógeno, (d) fósforo, (e) calcio y (f) magnesio.
- FIGURA 7. Diferencias en el contenido de nutrientes del escurrimiento fustal en árboles con y sin epifitas respecto de la precipitación incidente en ambos eventos de precipitación.
- FIGURA 8. Diferencias en el contenido de nitrato y amonio del escurrimiento fustal respecto de la precipitación incidente en cada evento de precipitación.
- FIGURA 9. Distribución de diámetros (DAP) de los adultos de alerce muestreados para RAA (n=62).
- FIGURA 10. Distribuciones de frecuencia de los atributos de las RAA de Alerce (*Fitzroya cupressoides*).
- FIGURA 11. Esquema que representa el crecimiento primario (a) de un tallo y (b) de una raíz.
- FIGURA 12. Corte transversal de RAA de Alerce (*Fitzroya cupressoides*) con crecimiento primario.
- FIGURA 13. Corte transversal de RAA de Alerce (*Fitzroya cupressoides*) con crecimiento secundario.
- FIGURA 14. Modelo que representa los contenidos (Kg/ha), y flujos de nutrientes (Kg/ha/año) en relación a los componentes analizados.

## INDICE DE TABLAS

- TABLA 1. Efecto de las plantas epífitas en la composición química de la precipitación que atraviesa el dosel, en varios ecosistemas forestales lluviosos estudiados.
- TABLA 2. Biomasa y contenido de nutrientes de los componentes analizados.
- TABLA 3. Efecto del tipo de tejido en la descomposición de hojarasca.
- TABLA 4. Efecto de las epífitas en la composición química del flujo fustal.
- TABLA 5. Peso seco promedio de epífitas ecosistemas forestales lluviosos templados y tropicales.
- TABLA 6. Contenido de nutrientes de las epífitas de algunos ecosistemas forestales.

## RESUMEN

*Este estudio discute la forma en que las plantas epífitas, que habitan los bosques de coníferas de la Isla de Chiloé, participan en los procesos de ciclaje interno de los nutrientes del ecosistema. Estos procesos son fundamentales para explicar la productividad y la capacidad de regeneración de los ecosistemas forestales*

*Se investigó el aporte de nutrientes de la flora epífita (principalmente musgos y líquenes), a un ecosistema forestal templado montano de la Cordillera de la Costa de Chiloé a través de los siguientes procesos: (i) modificación de la composición de la precipitación, (ii) acumulación de biomasa y descomposición en el suelo del bosque, y (iii) inducción de raíces aéreas adventicias (RAA) en el árbol hospedero*

*Se encontró que bosques dominados por Fitzroya cupressoides (Alerce) presentan una biomasa de epífitas similar a los bosques tropicales montanos y templados costeros del noroeste de Norteamérica. Las concentraciones de nutrientes presentes en los tejidos de epífitas son mas bajas que en la hojarasca arbórea, pero similares a las detectadas en epífitas de otros ecosistemas forestales lluviosos del mundo. La descomposición del material epifítico se retarda por su sobrevivencia en el suelo, sin embargo puede ser importante a nivel de microsítios del suelo. Contrariamente a lo esperado, las epífitas y la materia orgánica asociada a ellas consumen varios nutrientes presentes en el escurrimiento fustal y además, liberan grandes cantidades de formas orgánicas de otros nutrientes como carbono y nitrógeno. Esto puede explicarse por la baja concentración de nutrientes de la precipitación que ingresa al ecosistema. La existencia de RAA en alerce y mañío amplía los registros de la presencia de este atributo a las especies de coníferas del mundo y expande la concepción tradicional del ciclaje de los nutrientes en los ecosistemas forestales lluviosos.*

*Los resultados de esta tesis apoyan la idea que la flora epífita participa activamente en el ciclaje interno de nutrientes del ecosistema forestal lluvioso, particularmente modificando la composición química del escurrimiento fustal, lo cual sugiere que las plantas epífitas son mas importantes para el ecosistema de lo que sugiere su escasa biomasa en comparación con las formas de vida dominantes. Estos resultados pueden ser considerados en las estrategias de manejo de los bosques templados del sur de Chile, particularmente en relación a algunas técnicas de manejo silvícola, tales como la corta sanitaria.*

## ABSTRACT

*This study shows how epiphytic plants that grow on the trunks of an endemic conifer in temperate rainforest of southern Chile, are important for intersystem and intrasystem nutrient cycling. These processes are essential to explain the productivity and resilience of these forest ecosystems.*

*The role of epiphytes in the nutrient cycling of Fitzroya cupressoides-dominated forest ecosystem was studied by examining following processes: (i) the change of stemflow nutrient contents, (ii) the biomass accretion and decomposition and (iii) the induction of adventitious aerial roots (AAR) on host trees.*

*The biomass of epiphytes in rainforest is very similar to pacific north-west temperate and tropical montane forests. Nutrient contents in tissues of epiphytes in the ecosystem under study are lower than in arboreal litter, but similar to the nutrient contents of epiphytes in other rainforests of the world. Decomposition of epiphytic material on the ground is delayed by epiphyte survival on the forest floor, but it could be important in certain microsite. Contrary to expectations, epiphytic mats consumed several nutrients of stemflow, especially base cations, and also release large amounts of organic forms of nitrogen and carbon. This changes the very oligotrophic nature of rainfall inputs to this ecosystem. The presence of AAR in alerce host trees expand the taxonomic range of plant families that exhibit this attribute and redraw the nutrient pathways on rainforest ecosystem where epiphytes may induce the AAR formation.*

*These results suggest that epiphytic plants are involved in nutrient retention mechanisms and that this ecosystem compartment is more important for the intrasystem nutrient cycling than indicated by their low biomass relative to the arboreal growth forms. This results should be considered in the management of chilean temperate rainforest ecosystems.*

## INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas, particularmente en los forestales, han sido definidos dos tipos de ciclaje de nutrientes. Las transferencias de elementos químicos entre la atmósfera y el dosel de un bosque, o bien la exportación de nutrientes a un lago desde una cuenca forestada, son ejemplos del denominado *ciclaje intersistemas* (Waring & Schlesinger 1985, Figura 1a). Además, los ecosistemas forestales poseen mecanismos internos de redistribución de materiales entre sus componentes, como la transferencia de materia orgánica entre el dosel y el suelo a través del proceso de caída y descomposición de la hojarasca, o la absorción de los nutrientes del suelo por parte de la vegetación (Figura 1b). Estos últimos constituyen ejemplos del *ciclaje intrasistema* de los elementos (Waring & Schlesinger 1985).

### *Epífitas y funcionamiento de ecosistemas forestales lluviosos*

Las plantas epífitas constituyen un grupo numeroso y diverso de especies que habitan el dosel de muchos bosques lluviosos. Dichas plantas pertenecen a un amplio rango de familias de plantas vasculares y no-vasculares (Nadkarni 1983). El papel de las plantas epífitas, esto es, aquellas plantas que utilizan a otras como substrato físico, pero no nutricional (Benzing & Seeman 1974), ha sido estudiado a través del enfoque

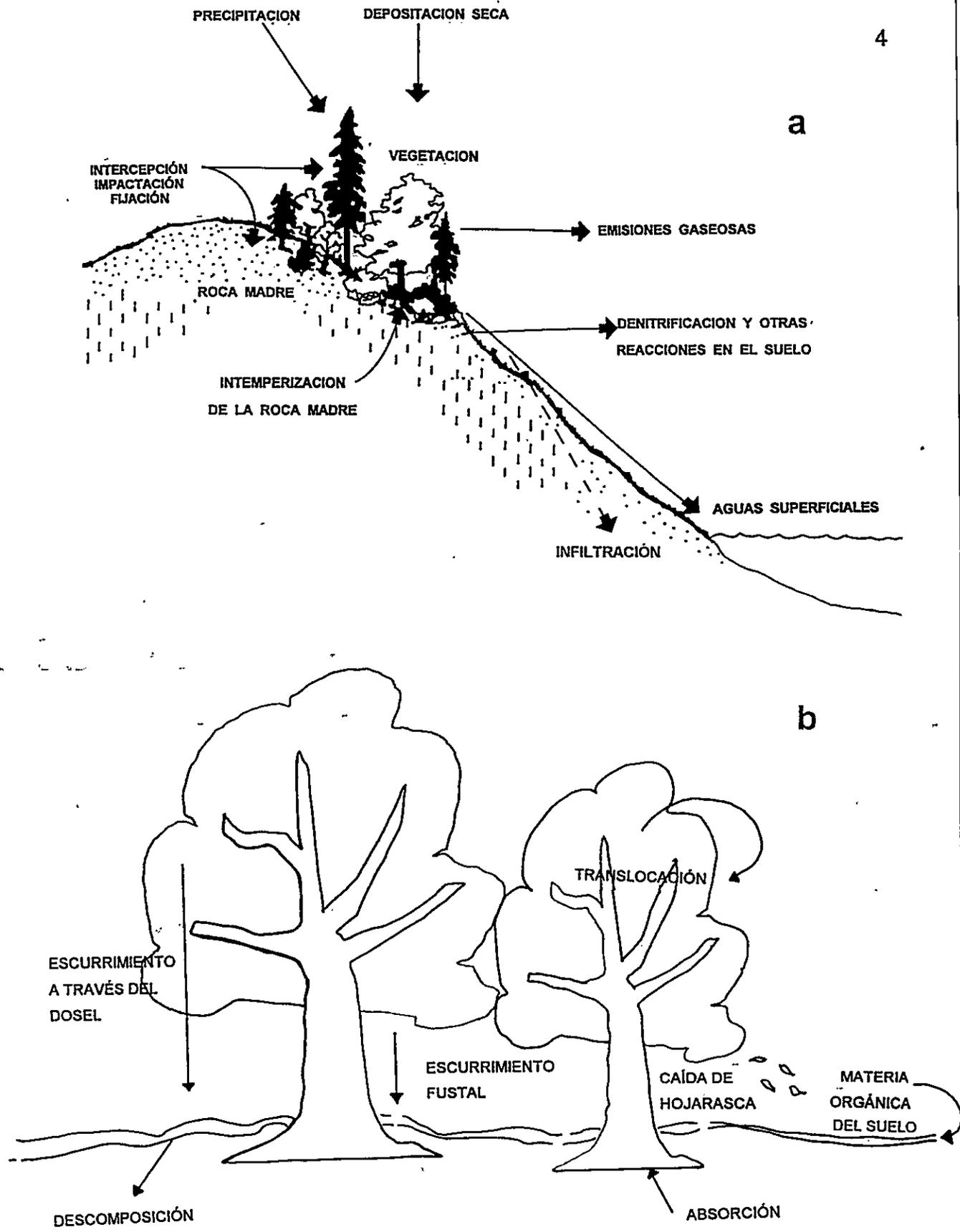


FIGURA 1. Esquema de un ecosistema forestal que representa algunos procesos del ciclaje de nutrientes (a) inter-sistemas y (b) intra-sistemas.

ecosistémico, principalmente en bosques templados del hemisferio norte por Pike (1978), Kershaw (1978), Lang *et al.* (1980), Moore (1984) y Knops *et al.* (1992), y en algunos bosques lluviosos tropicales por Forman (1975), Nadkarni (1984, 1991, 1992, 1994), Jordan *et al.* (1980), Coxson *et al.* (1992). Dichos trabajos proponen que las epífitas participarían tanto en procesos de incorporación de nutrientes (ciclaje intersistemas), como en mecanismos de acumulación y liberación interna de nutrientes (ciclaje intrasistemas) (Knops *et al.* 1992).

Sin embargo, los estudios sobre este tema son escasos (Nadkarni 1983). Esto se debería a que en muchos estudios de ciclaje de nutrientes, las epífitas han sido descontadas *a priori* o simplemente ignoradas, por considerarlas poco importantes en términos de biomasa en relación a otros componentes de la vegetación (Nadkarni 1983). Este supuesto ha sido ampliamente rebatido por estudios recientes en bosques tropicales y templados (Nadkarni 1983, Grubb & Edwards 1982), en los cuales se ha encontrado que la biomasa de epífitas es comparable con la biomasa de tejidos análogos, es decir, aquellos componentes no leñosos de los ecosistemas forestales analizados.

Dado que las plantas epífitas no poseen conexión física con la materia orgánica del suelo y, por tanto, dependen nutricionalmente en gran medida de las entradas atmosféricas, estas plantas habrían desarrollado eficientes mecanismos para adquirir los nutrientes provenientes de la depositación seca y húmeda (Benzing 1982, Nadkarni 1983), participando así del ciclaje intersistemas. Al respecto, Forman (1975) estimó que

los líquenes fijadores de nitrógeno atmosférico ( $N_2$ ) aportan a un bosque lluvioso colombiano alrededor de 1.5 - 8 Kg/ha de nitrógeno anualmente. Por su parte Denison (1973, 1979) señala que en bosques templados de Oregon USA, las especies líquénicas del género *Lobaria* fijan aproximadamente 3.5 Kg/ha de nitrógeno al año. Asimismo, se calcula que algunas epífitas no fijadoras pueden absorber nutrientes desde la precipitación unas 50 veces más eficientemente que las plantas vasculares (Winner *et al.* 1988).

Los nutrientes capturados por las epífitas vivas y la materia orgánica asociada a ellas (i.e. suelo aéreo, esto es, la materia orgánica proveniente de la descomposición de tejido epifítico y arbóreo), ingresan al ciclaje intrasistema a través de varias vías. Estas vías constituyen mecanismos de transferencia de nutrientes y han sido recientemente resumidas por Nadkarni & Matelson (1992)(Figura 2):

- Los nutrientes presentes en la biomasa de epífitas pueden ser arrastrados (i.e. lavados) por la precipitación, modificando la composición química del escurrimiento fustal y de la precipitación que atraviesa el dosel (Jordan *et al.* 1980, Reiners & Olson 1984, Sheridan 1991, Knops *et al.* 1992)
- Los nutrientes contenidos en las epífitas pueden ingresar al suelo orgánico del bosque a través de la caída de mantillo y su posterior descomposición en el suelo (Nadkarni 1984, Knops 1992, Esseen 1985)

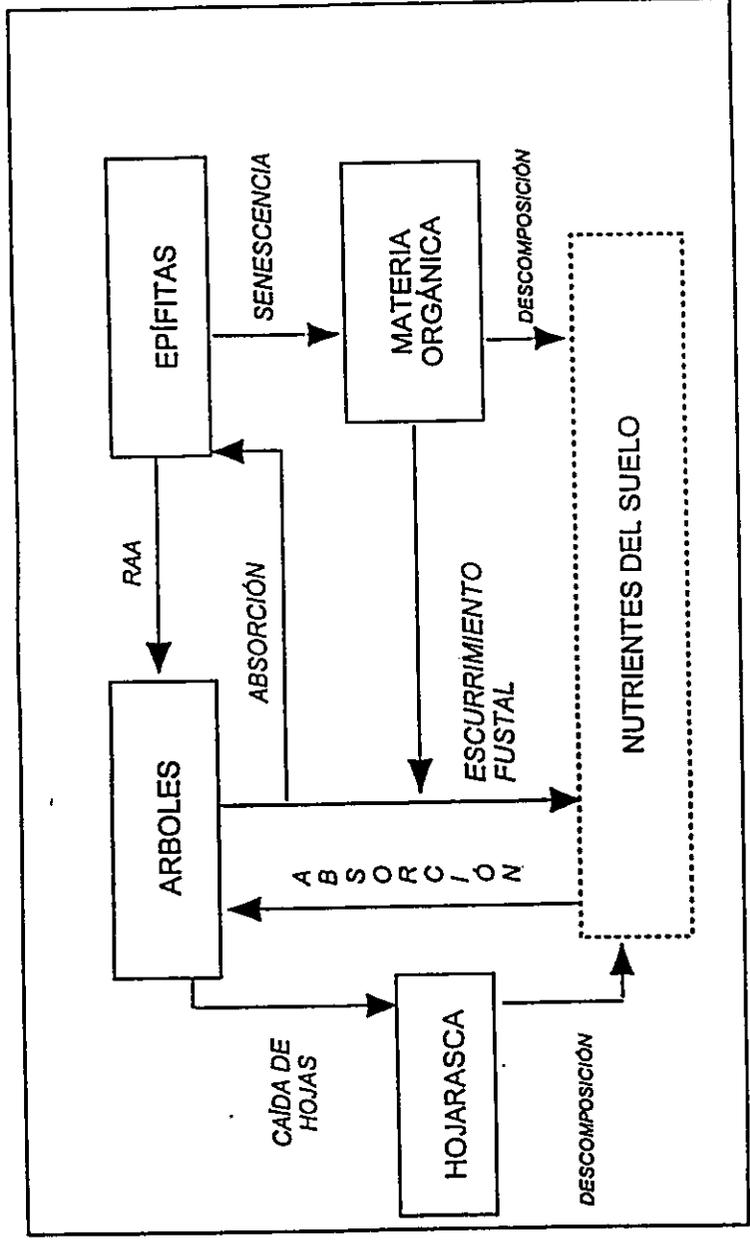


FIGURA 2. Modelo que representa los posibles roles de la flora epífita.

- Los nutrientes acumulados por las epífitas y la materia orgánica acumulada en las ramas de los árboles, pueden ser absorbidos directamente por raíces aéreas adventicias (RAA), inducidas por la presencia de epífitas en el árbol hospedero (Nadkarni 1980, 1994, Serrano & Montenegro aceptado).

A continuación se revisan los principales resultados de investigaciones previas sobre cada una de estos procesos.

### **1. Cambios en la concentración de elementos de la precipitación**

La depositación de nutrientes atmosféricos es una de las principales vías de ingreso de nutrientes en los ecosistemas forestales (Nye 1961; Likens *et al.*, 1977; Parker 1983). Las vías de ingreso de los nutrientes se clasifican según el estado de la depositación, en seca y húmeda. La depositación húmeda (precipitación) es la forma dominante de ingreso de nutrientes en bosques lluviosos templados (*sensu* Alaback 1990), sin embargo en algunos ecosistemas forestales la depositación seca de elementos puede ser considerable (Lovett & Lindberg 1992). La precipitación que llega al suelo del bosque es dividida en: (1) la lluvia que atraviesa el dosel y (2) el agua que fluye por los troncos o escurrimiento fustal (*sensu* Donoso 1992, Donoso com.pers.).

La cantidad y calidad de la precipitación que llega al suelo del bosque por estas dos vías depende de (Parker 1983): la cantidad y composición química de la precipitación incidente; la evaporación del agua interceptada por el dosel; el lavado de los nutrientes depositados en el dosel entre eventos de precipitación (washing)<sup>1</sup>; el lavado desde las hojas de los árboles de compuestos orgánicos (leaching) y la absorción de nutrientes disueltos en la precipitación por el follaje arbóreo y por la flora epífita.

Los efectos conocidos de la flora epífita en la calidad de la precipitación que fluye por los troncos en bosques lluviosos templados y tropicales se resume en la Tabla 1. Dependiendo del tipo de elemento, las epífitas actuarían enriqueciendo o empobreciendo el escurrimiento fustal. En el caso de los cationes, la tendencia es a la liberación, enriqueciendo en potasio, sodio, magnesio y calcio la precipitación que llega al suelo. El nitrógeno disuelto en forma de ion amonio o nitrato presenta una conducta variable, dependiendo de la estación del año y el tipo de bosque (i.e. tropical o templado). Sin embargo, en la mayor parte de los bosques estudiados las epífitas absorberían eficientemente el nitrógeno inorgánico presente en la precipitación. Las plantas epífitas enriquecerían la precipitación en fósforo e iones de hidrógeno.

Por último, recientemente se ha demostrado que algunos musgos epífitos del dosel de un bosque tropical, liberan azúcares y polioles en eventos de desecación/rehidratación (Coxson 1992). La acumulación de carbohidratos evitaría que la desecación

**TABLA 1.** Efecto de las plantas epífitas en la composición química de la precipitación que alcanza el dosel, en varios ecosistemas forestales lluviosos

NUTRIENTE	EFECTO NETO	REFERENCIAS
Cationes K <sup>+</sup> , Na <sup>+</sup> , Mg <sup>++</sup> , Ca <sup>++</sup>	liberación	Lang et al. 1976, Reiners & Olson 1984
Nitrógeno NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	absorción	Nadkarni 1983 Lang et al. 1976, Reiners & Olson 1984
	liberación	Nadkarni 1983
Fósforo	liberación	Knops et al. 1991
H <sup>+</sup>	liberación	Lang et al. 1976 Reiners & Olson 1984
Carbono Orgánico Disuelto (COD)	liberación	Lang et al. 1976, Coxson et al. 1992

afecte la funcionalidad de las membranas (Bewley 1979; Davison & Reed 1985). Sin embargo, durante los eventos de rehidratación (lluvias) estos compuestos no logran ser reincorporados tan rápidamente, siendo "lavados" por la precipitación. Esto explica la liberación de carbono orgánico disuelto (COD) desde las epífitas al suelo orgánico subyacente (Coxson 1992, Logde *et al.* 1994). Si bien la absorción de nutrientes por las epífitas reduciría temporalmente su disponibilidad para los demás componentes del ecosistema, dichos nutrientes pueden ser transferidos al suelo a través del proceso de descomposición (ver sección siguiente)

## **2. Caída y descomposición de epífitas**

En algunos ecosistemas las epífitas pueden contribuir significativamente al total del material orgánico depositado en el suelo (Boucher & Nash 1990, Esseen 1985, Rhoades 1981). Uno de los primeros trabajos que asignaron un papel funcional a las epífitas fue el estudio de Strong (1977), quien asoció la alta carga de epífitas de los bosques tropicales a una mayor probabilidad de formación de claros y planteó que este mecanismo contribuiría a la mantención de la diversidad en esos ecosistemas. Strong (1977) fue pionero al proponer un mecanismo por el cual las plantas epífitas pueden influir en un ecosistema, a pesar de su menor biomasa en relación a las formas de vida dominantes.

Por otra parte, las comunidades de epífitas están frecuentemente dominadas por plantas no-vasculares que, a diferencia de la mayoría de las cormófitas, no presentan polímeros estructurales complejos como la lignina o la celulosa (Guzmán *et al.* 1990). Es decir, la biomasa y mantillo de epífita difiere cualitativamente de la hojarasca arbórea en composición química, por ende, es esperable que su tasa de descomposición y su aporte a la disponibilidad de nutrientes del suelo sea más rápida (Guzmán & Serrano 1991, Knops *et al.* 1992).

En el caso de algunos macronutrientes como el nitrógeno o el fósforo, cuya concentración puede ser mayor en los tejidos epífitos que en tejidos arbóreos (i.e. hojas), el análisis de su descomposición resulta particularmente interesante, dado que la relación C:N es un buen predictor de la tasa de descomposición de un material vegetal, y estos macronutrientes (i.e. nitrógeno, fósforo), son limitantes de la productividad en la mayor parte de los ecosistemas forestales (Waring & Schlesinger 1985). Además, a diferencia de las plantas vasculares, la mayoría de las cuales experimentan una activa translocación de nutrientes desde las hojas antes de su abscisión (Vitousek & Sandford 1986), las epífitas no-vasculares son incapaces de transferir nutrientes hacia tejidos de reserva (Nadkarni 1983).

Por otra parte, la caída de epífitas al suelo por perturbaciones del dosel (i.e. debido tormentas, actividad de vertebrados), o bien a la senescencia del substrato (i.e.

caída de ramas y troncos), tiene una distribución heterogénea y está asociada frecuentemente a la formación de claros (Nadkarni & Matelson 1992, Strong 1977). Esto último tiene consecuencias para la estimación de los patrones espaciales de depositación de mantillo de epífitas (Nadkarni & Matelson 1992).

Por último, el mantillo de epífitas, particularmente aquellas especies líquénicas que presentan cianobacterias como fotobiontes, a diferencia de la hojarasca de materiales arbóreos, a menudo presentan altas concentraciones de nitrógeno en su estructura (Forman 1975, Guzmán & Serrano 1991). En este sentido, Seasted (1984) propuso que la mezcla de hojarasca de material arbóreo de distinta calidad (i.e. relación C:N) en experimentos de incubación de hojarasca, tendría una descomposición más rápida que muestras de hojarasca separadas por especie (i.e. "hipótesis de la hojarasca mezclada"). Seasted (1984) postuló que la presencia de hojarasca de distinta calidad promueve el aumento de las poblaciones de descomponedores, y por lo tanto, la hojarasca recalcitrante se descompone a una tasa mayor que en ausencia de hojarasca lábil. Blair *et al.* (1990), no encontraron diferencias significativas entre las tasas de descomposición hojarasca de distintas especies arbóreas mezcladas y sin mezclar. Sin embargo, la prueba de la hipótesis de Seasted (1984) sigue pendiente, si se considera que la hojarasca arbórea es sólo una parte, aunque mayoritaria, del material depositado en el suelo de los bosques lluviosos (Nadkarni 1984, 1992).

### 3. Inducción de Raíces Adventicias Aéreas (RAA) en el hospedero

La formación de RAA se ha verificado en varias especies arbóreas, restringidas a los bosques lluviosos tropicales y templados (Nadkarni 1980, 1984, 1994, Fink 1983). Estas se presentan principalmente en especies de angiospermas. Sólo en bosques lluviosos de Nueva Zelandia se ha detectado la presencia de RAA en una especie de la familia Podocarpaceae. La predominancia de este carácter en Angiospermas sugiere que existirían restricciones filogenéticas a la inducción de RAA. Sin embargo, esta conclusión puede ser errónea si se considera que las RAA son conocidas sólo hace una década y su presencia ha sido detectada en una muestra reducida de taxa arbóreos.

Las RAA consisten en una red de raíces pequeñas y finas que se desarrollan bajo la cubierta de epífitas presentes en troncos y ramas de árboles de bosques lluviosos. En algunas especies se ha demostrado que las RAA poseen asociaciones micorrízicas y/o nódulos fijadores de nitrógeno.

Nadkarni (1983), propuso que la acumulación de materia orgánica bajo la cubierta de epífitas induciría la formación de RAA desde la corteza del árbol hospedero (pero véase Herwitz 1991). A nivel ecosistémico, las RAA constituyen un mecanismo adicional de retención de nutrientes en los bosques lluviosos, el cual reduciría las pérdidas de nutrientes por vectores hidrológicos y representarían un "atajo" del ciclo de nutrientes. En un estudio experimental, Nadkarni & Primack (1989), demostraron mediante isotopos radioactivos que las RAA pueden aumentar la capacidad de absorción

de nutrientes del hospedero y además constituirían una vía auxiliar de ingreso de nutrientes en especies sometidas a condiciones de anegamiento y sitios pobres en nutrientes. Recientemente, Nadkarni (1994) demostró experimentalmente, que la iniciación de RAA en *Senecio cooperi*, un árbol de bosques húmedos tropicales, fue significativamente mayor en individuos tratados con un collar de epífitas en el tronco, demostrando de este modo que las RAA son efectivamente inducidas por la presencia de epífitas.

### **Epífitas en los bosques templados chilenos**

Los ecosistemas forestales lluviosos templados (*sensu* Alaback 1991), se caracterizan por una precipitación superior a 1400 mm anuales, de los cuales al menos un 10% cae en verano, las temperaturas de verano no superan en promedio los a 16°C, los inviernos son moderadamente fríos, aunque la nieve puede estar presente de manera transitoria. Estas condiciones climáticas relativamente uniformes favorecen el desarrollo de una masiva presencia de plantas epífitas y enredaderas (Nadkarni 1983). En los bosques templados de Chile, existe una virtual ausencia de estudios basados en esta perspectiva ecosistémica (Veblen *et al.* 1983; Pérez & Aravena 1991). Igualmente, se desconoce el papel de los distintos componentes de la biodiversidad en procesos esenciales para la mantención del capital de nutrientes de estos ecosistemas, a pesar de su importancia como fuente de recursos forestales (Donoso 1989), y los numerosos problemas de conservación que los afectan (Simonetti & Armesto 1991, Armesto & Smith-Ramírez 1994).

Al sur de los 38° de latitud, en la región de los lagos de Chile, se desarrollan los bosques templados siempreverdes más diversos de Austrosudamérica (Villagrán 1991, Arroyo *et al.* 1993). Estos bosques son dominados por especies de *Nothofagus* y Mirtáceas arbóreas, y se caracterizan por poseer una alta biomasa y riqueza de plantas epífitas vasculares y especialmente epífitas no-vasculares (Redón 1974; Rundel 1980; Armesto & Fuentes 1988; Guzmán *et al.* 1990; Pérez *et al.* 1991, Galloway 1990, 1992). Los estudios de estas plantas en los bosques de Chile se han restringido a algunos análisis florísticos y/o comunitarios (Redón 1974, Rundel 1980, Galloway 1990). Recientemente, algunos trabajos han investigado aspectos funcionales de las plantas epífitas (Guzmán *et al.* 1990, Serrano & Montenegro, aceptado).

Estudios de la dinámica de la hojarasca de plantas superiores (Pérez *et al.* 1991), indican que en los bosques montanos del Parque Nacional Chiloé (42°30'S) la pérdida de peso inicial de la hojarasca de coníferas no supera el 20% anual. Por su parte, en el Parque Nacional Puyehue (40°50'S), la pérdida de peso de mantillo de macrolíquenes epífitos varía entre 40-95% al cabo de un año (Guzmán *et al.* 1990), y la liberación de nitrógeno es significativamente mayor en los líquenes que poseen cianobacterias como fotobiontes (Guzmán & Serrano 1991). Aunque estos estudios han sido realizados en localidades distintas y en períodos diferentes, sus resultados tomados en conjunto sugieren que los componentes no leñosos de estos bosques podrían aportar cantidades importantes de nutrientes al ecosistema.

## Antecedentes del área de estudio

El ecosistema forestal escogido para este estudio es el bosque de Alerce (*Fitzroya cupressoides*), ubicado en las cimas y laderas sur-oeste de la Cordillera de Piuchué, en la Isla Grande de Chiloé (Fig 3). Desde el punto de vista histórico, comunitario y ecosistémico, los bosques de esta cordillera son algunos de los ecosistemas forestales mejor conocidos en Chile (Holdgate 1961, Villagrán 1985,1991; Pérez *et al.* 1991; Armesto & Figueroa 1987 ; Armesto & Fuentes 1988; Aravena 1991; Hedin & Campos 1991; Hedin *et al.* 1995). Estos bosques se desarrollan sobre suelos antiguos (Precámbricos o Paleozoicos, Pérez *et al.* 1991). Antecedentes palinológicos (Villagrán 1985,1991), sugieren que la vegetación de esta área no habría sido afectada severamente durante el último máximo glacial (18.000 años A.P.), y la persistencia de la influencia oceánica, aparentemente permitió que la composición específica de los principales taxa arbóreos hayan sobrevivido *in situ* sin modificaciones drásticas desde el inicio del Holoceno (Villagrán 1991).

Los antecedentes indican que el material parental está severamente intemperizado y empobrecido en nutrientes (Pérez *et al.* 1991, Hedin *et al.* 1995). A su vez, la entrada de nutrientes a los bosques de Chiloé vía precipitaciones es extremadamente baja, si se compara con el ingreso atmosférico en otros bosques templados del hemisferio norte (Hedin & Campos 1991). Por otra parte, los resultados de Hedin *et al.* (1995), sugieren que desde las cuencas forestadas del área, las pérdidas de algunos nutrientes como  $\text{NO}_3$ , están entre las más bajas detectadas a nivel global. Esto apoya la idea propuesta por

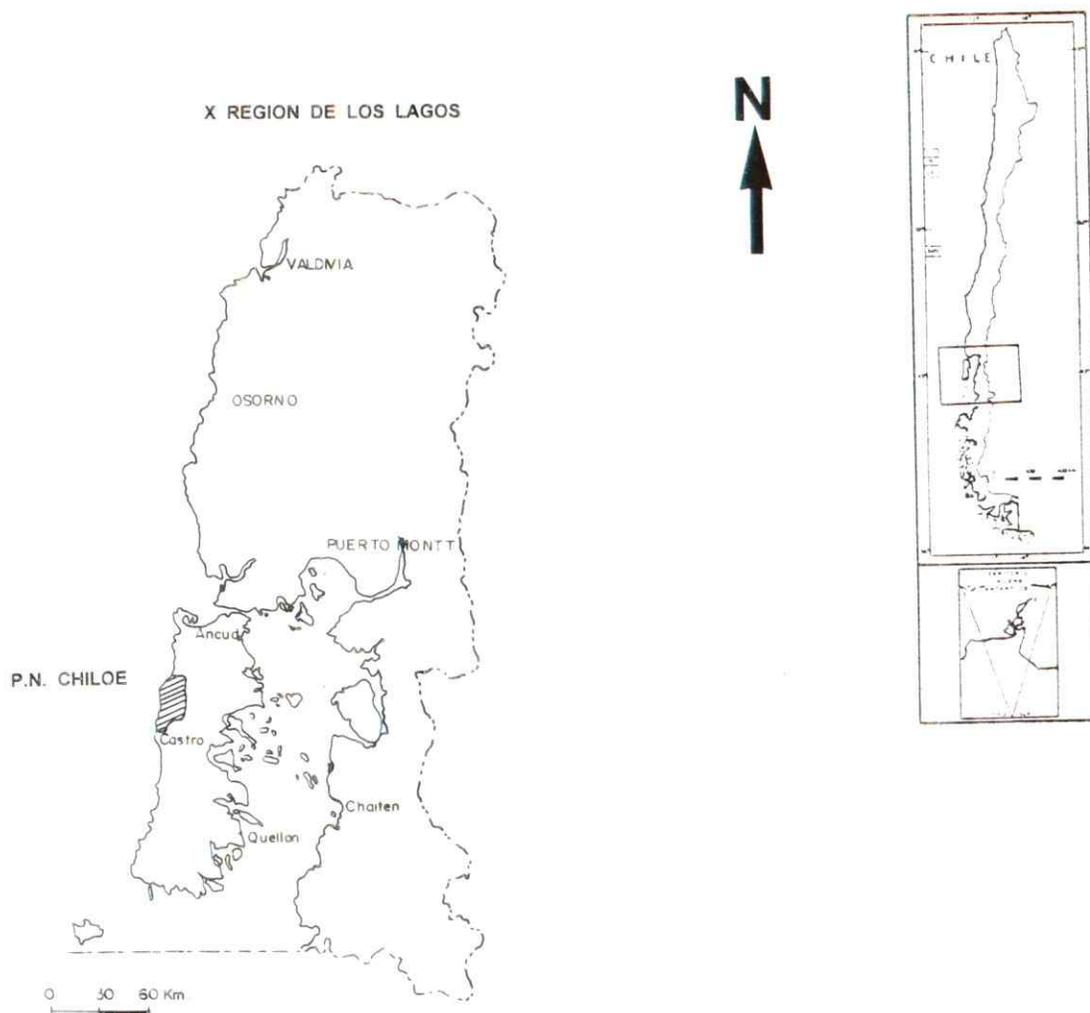


FIGURA 3. (a) Mapa de la isla de Chiloé donde se indica la zona de estudio.  
 (b) fotografía del sitio de estudio.

Pérez *et al.* (1991), en relación a que en estos bosques existirían mecanismos muy eficientes de absorción y retención de nutrientes. Dichos autores proponen que un mecanismo de retención de nutrientes lo constituirían las raíces finas del suelo. La biomasa de raíces finas en este bosque alcanzaría a 20 tons/ha. (Johnson & Zarin, datos no publicados).

Sin embargo, si bien estos ecosistemas forestales serían eficientes en la captura de formas inorgánicas de nitrógeno (i.e.  $\text{NO}_3$ ), el análisis químico de las aguas de los arroyos que drenan dichas cuencas, muestra que otras formas como el Nitrógeno Orgánico Disuelto (NOD) y Carbono Orgánico Disuelto (COD), son transferidas en gran cantidad hacia las cuencas hidrográficas (Hedin *et al.* 1995). Esto último sugiere que los procesos edáficos como la descomposición y mineralización de hojarasca estarían limitados, probablemente por factores abióticos (i.e. temperatura).

### **Hipótesis, Objetivos y Preguntas**

La diversidad de la flora epífita de los bosques templados chilenos (Redón 1974; Armesto & Fuentes 1988; Aravena 1991; Galloway 1990, 1995), y la alta biomasa de epífitas en los bosques de la Cordillera de Piuché, estimada en 3-5 tons  $\text{há}^{-1}$ . (Parker, Pérez & Armesto datos no publicados), además de la probable presencia de especies capaces de fijar nitrógeno atmosférico y su dependencia a las entradas atmosféricas, permiten postular que las plantas epífitas de este ecosistema participan de manera significativa en el ciclaje de los nutrientes tanto a nivel intrasistema, como intersistemas.

El objetivo general de esta tesis es estimar, a través de experimentos y observaciones, la contribución de la flora epífita al ciclaje de los nutrientes en un ecosistema forestal templado del Parque Nacional Chiloé, Chile. Considerando la ausencia de investigaciones específicas que aborden este tema en bosques de Chile, en esta tesis se aplica una aproximación descriptiva y experimental. Esta aproximación mixta permite por un lado, determinar algunos atributos básicos relevantes de las epífitas (i.e. biomasa, RAA), y por otra parte evaluar experimentalmente sus efectos sobre algunos procesos ecosistémicos (i.e. descomposición, escurrimiento fustal).

Específicamente se investiga la posible participación de las epífitas en los siguientes procesos: (1) modificación de la calidad química de los ingresos atmosféricos, a través del consumo o liberación de nutrientes en el dosel, (2) el aporte de nutrientes presentes en la biomasa y mantillo de epífitas y su consecuente descomposición y (3) la inducción de RAA en el árbol hospedero.

Algunas preguntas que orientan este análisis del efecto de las plantas epífitas en el ecosistema forestal son: ¿Cuál es la biomasa de las epífitas en el ecosistema?, ¿Cuál es la calidad química de los tejidos de epífitas?, ¿Son éstas últimas similares en epífitas de otros bosques lluviosos?, ¿Qué proporción de la materia orgánica presente en el suelo corresponde a epífitas?, ¿Cuál es el aporte de las epífitas en los nutrientes depositados al suelo?, ¿Es distinto su proceso de descomposición, si se compara con la hojarasca arbórea?, ¿Es más rápida la descomposición de las hojas en presencia de material

orgánico de epífitas?, ¿Modifican las epífitas la precipitación que ingresa al ecosistema a través del flujo fustal? ¿Qué efecto tiene la depositación seca en la respuesta de la comunidad epífita?, ¿Existen RAA en las especies de este bosque? Están las RAA restringidas a un taxa de plantas hospederas en particular?, ¿Existe alguna relación entre el tamaño del árbol hospedero y la presencia de RAA?, ¿Que relación existe entre la edad del árbol hospedero con el número y/o tamaño de las RAA?, ¿Son raíces verdaderas las RAA o son ramas laterales modificadas?.

En relación al objetivo de evaluar la contribución de las epífitas al ecosistema, a continuación se presentan las hipótesis que se someten a prueba en cada caso:

● *Tasa de Descomposición*

H1: Si la materia orgánica de epífitas difiere en su calidad química respecto de la hojarasca arbórea, entonces las tasas de descomposición de ambos tejidos serán distintas bajo las mismas condiciones ambientales

H2: Si la biomasa de epífitas posee una menor relación C:N que la hojarasca arbórea, entonces la tasa de descomposición de la hojarasca arbórea debería ser mayor en presencia de mantillo epifítico (*hipótesis de hojarasca mezclada*).

● *Escurrimiento fustal*

H1: Si las plantas epífitas dependen nutricionalmente de las entradas atmosféricas, entonces su efecto en la composición química del escurrimiento fustal está relacionada con la calidad química de la precipitación.

## METODOLOGÍA

### Antecedentes del sitio de estudio.

Los bosques de alerce estudiados se encuentran a unos 650 m de altura en la vertiente occidental de la Cordillera de Piuchué, en la Isla Grande de Chiloé (Figura 3). Esta área se ubica dentro del sector Abtao, del Parque Nacional Chiloé (42°30'S). Los bosques de alerce se desarrollan en las laderas de exposición sur-oeste, con *Fitzroya cupressoides* (Cupressaceae) en el estrato superior y *Tepualia stipularis* (Myrtaceae), *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae), *Podocarpus nubigena* (Podocarpaceae) y *Pilgerodendron uviferum* (Cupressaceae) en el dosel secundario (Pérez *et al.* 1991, Hedin *et al.* 1995). El área de estudio se sitúa a unos 7 Km del Océano Pacífico, por lo cual se encuentra bajo la influencia directa de los vientos del oeste y las neblinas costeras. Las precipitaciones en forma de lluvia y neblina han sido estimadas en más de 6.000 mm anuales (Hedin, datos no publicados). Las temperaturas medias anuales estimadas varían entre los 2-3°C en invierno y 10-20°C en verano.

En el marco de un estudio mayor (Hedin *et al.* 1995), el bosque en estudio se delimitó siguiendo la aproximación de cuencas propuesta por Likens (1977), la cual se basa en criterios topográficos e hidrológicos. Los datos y experimentos de esta tesis se obtuvieron en la zona basal de la cuenca en estudio.

Para proveer sustento empírico a las proposiciones de esta tesis, se realizaron las siguientes actividades:

**1.- Estimación de la biomasa de epífitas.** Se llevaron a cabo dos estimaciones de biomasa de epífitas. La primera consistió en determinar la biomasa de epífitas (y materia orgánica asociada) presente en el dosel, y la segunda fue cuantificar la biomasa epifítica presente en el piso del bosque.

Para estimar la biomasa de epífitas en el dosel, se distinguieron tres componentes de la comunidad epifita: musgos y helechos, líquenes y materia orgánica asociada a la capa de epífitas, la cual consiste en detritus de epífitas más hojarasca arbórea y corteza del hospedero. También se determinó la biomasa de las enredaderas presentes, las cuales se encuentran estrechamente asociadas a la capa orgánica de epífitas. Se determinó el peso seco de cada componente vegetal a partir de 10 muestras de volumen conocido y se extrapoló a árboles completos mediante ecuaciones de regresión entre peso seco y volumen de epífitas. Para determinar el volumen de la carga de epífitas por árbol, se procedió a medir la altura a la cual alcanzaba la cubierta de epífitas en 60 árboles maduros de *Fitzroya cupressoides* (10 individuos en 6 cuadrantes de 10 X 10m dispuestos al azar) y se midió el DAP de cada árbol con epífitas y sin epífitas. Con esta información se puede calcular el volumen de epífitas, utilizando la ecuación que describe el volumen de un cilindro hueco, esto es:

$$\text{Ec. 1: } V_e = H_e (A_c - A_s)$$

donde:

$V_e$  = Volumen de epífitas,  $H_e$  = Altura de epífitas,  $A_c$  = Área del tronco con epífitas,  $A_s$  = Área del tronco sin epífitas (área que ocupa el tronco)

Luego se tomó una muestra de todas las epífitas presentes en una superficie de 15 X 15 cm del tronco de 10 árboles fuera de la cuenca en estudio. Dichas muestras se tomaron a la altura del pecho (1.3 m) y en el lado del tronco que daba hacia la pendiente, midiéndose además la profundidad que alcanzaba la cubierta de epífitas vivas, la materia orgánica subyacente y el DAP del árbol muestreado. Esta muestra de volumen conocido (15 X 15 X profundidad en cm.), se identificó y guardó para la determinación de su peso seco en laboratorio y para análisis químico. Para estas 10 muestras en los cuales se conocía el volumen de epífitas y el peso seco de las mismas, se calculó la regresión lineal entre ambas variables. Los resultados del análisis de regresión entre peso seco y volumen fueron significativos (ANOVA  $p < 0.01$ ,  $R^2 = 0.94$ ,  $n=10$ ). La ecuación de regresión es:

$$\text{Ec. 2: } PS_e = 7.08724 + (0.0131917) * V_e$$

donde:

$PS_e$  = Peso seco de epífitas por árbol

$V_e$  = Volumen de epífitas calculado a partir de la Ec.1

Consecuentemente, se pudo estimar el peso seco de epífitas en los 60 árboles muestreados para determinar el volumen de epífitas. Con este dato y la densidad de árboles hospederos (Armesto, datos no publicados), se estimó la biomasa de epífitas por unidad de superficie (Kg/ha). Luego se aplicó el análisis de varianza de una vía para determinar diferencias entre cuadrantes en la estimación. No se encontró efecto del factor cuadrante (ANOVA  $p < 0.01$ ), lo cual permite que los resultados pueden expresarse en unidades de área (i.e. biomasa/hectárea).

Para estimar la cantidad de mantillo de epífitas presente en el suelo se siguió la metodología propuesta por Nadkarni & Matelson (1992), en la cual se establecen transectos lineales donde se colecta todo el material epifítico depositado. En Julio de 1994, se dispusieron al azar 6 transectos lineales de 100 m de largo y 1 m de ancho c/u en el interior del bosque. Se colectó todas las epífitas distinguiendo los líquenes de los musgos y se colocaron en una bolsa por transecto.

En laboratorio, las muestras tomadas tanto para la determinación de biomasa en el dosel como en el suelo, fueron secadas a 70°C hasta alcanzar peso constante (< 72 hrs) y pesadas (precisión 0.1 g). Luego fueron enviadas al laboratorio de análisis químico del Departamento de Geología de la Universidad de Pennsylvania donde se determinaron las concentraciones de N-total, P-total, C-total, Magnesio y Calcio.

## 2.- Composición química del escurrimiento fustal.

Para determinar el efecto de la cubierta de epífitas en la composición química de la precipitación que fluye por los troncos, se tomaron muestras de dicha agua mediante colectores similares a los utilizados por Eaton *et al.* (1973); los cuales consisten en adosar un anillo de poliuretano alrededor del tronco del árbol, los cuales tienen un embudo de vidrio de 1,5 cm de diámetro en su borde menor, el cual a través de una manguera se conecta a una botella de polipropileno. Para evitar la contaminación de las muestras todos los materiales instalados fueron pretratados como se indica en Hedin *et al.* (1995), es decir, enjuagados tres veces con agua desionizada y sebados con alicuotas de muestra. Se instalaron 10 colectores, cinco en árboles cuyas epífitas habían sido removidas (Fig. 4a)(véase protocolo de muestreo de RAA) y cinco en árboles cuya cubierta de epífitas estaba intacta (Fig. 4b). Para instalar los colectores de poliuretano



Figura 4a. Fotografía de un colector de escurrimiento fustal en árboles sin epífitas.

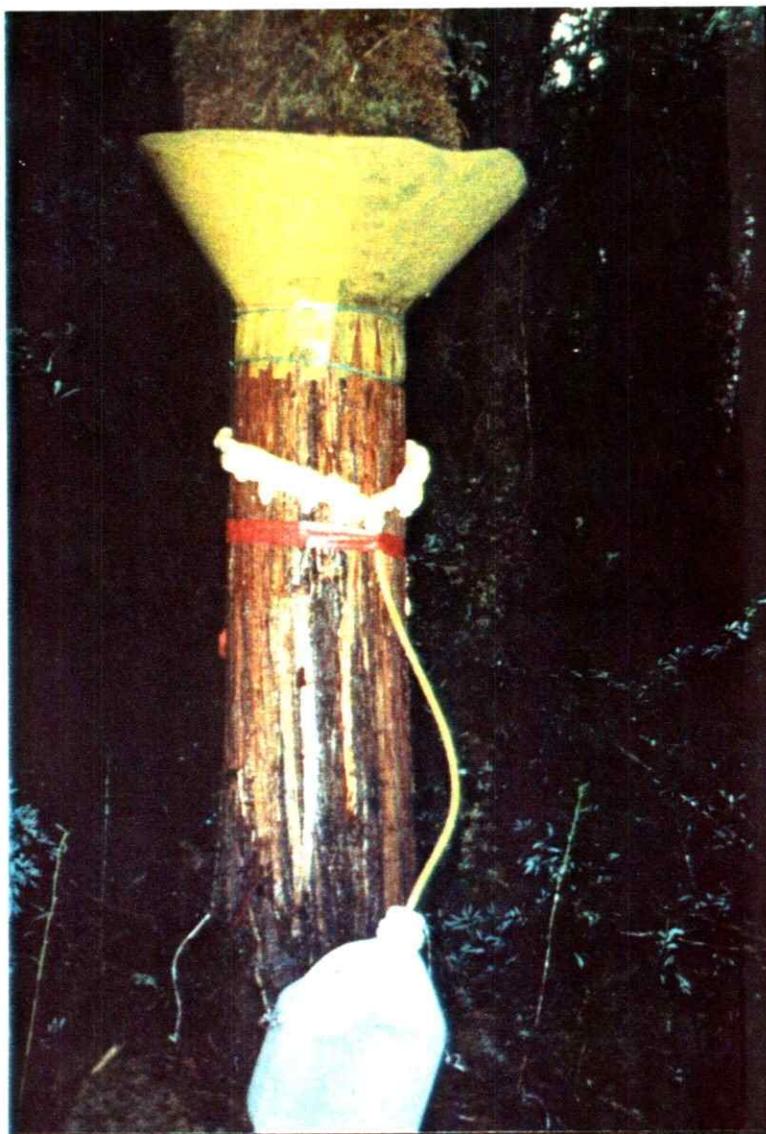


Figura 4b. Fotografía de un colector de escurrimiento fustal en árboles con epífitas.

en estos últimos 5 árboles, fue necesario remover la cubierta de epífitas sólo en la zona en que el poliuretano debe estar en contacto directo con la corteza del árbol hospedero. Además para evitar el escurrimiento de agua desde las epífitas sin pasar por el anillo de poliuretano, se dispuso un embudo construido de fibra de vidrio y fijado con cordel plástico.

Los árboles escogidos para la instalación de los colectores tenían un diámetro (DAP) similar (27-36 cm), y formaban parte del dosel. Otro criterio usado en la elección de estos individuos fue que el follaje no estuviera en contacto estrecho con el follaje de otro árbol, a fin de evitar un aumento artificial de la composición química del escurrimiento fustal por individuo.

Se colectó una muestra del flujo fustal por árbol para cada tratamiento (i.e. con/sin epífitas) en dos fechas de muestreo consecutivas (total 24 muestras). Las muestras fueron colectadas siguiendo los métodos descritos en Hedin *et al.* (1995). Se colectó una muestra del volumen de agua acumulado en cada colector. La muestra de agua se colocó en un frasco opaco de polipropileno de alta densidad de 60 ml (Nalgene), previamente lavado con agua desionizada y enjuagada tres veces con una alícuota del agua del colector. Luego la muestra se filtró ( $< 1 \mu\text{m}$ ) y se almacenó en frío ( $< 5^\circ\text{C}$ ), hasta su análisis químico en laboratorio. Además, en la misma fecha de muestreo se colectó una muestra de la precipitación fuera del dosel, con el propósito de referir los resultados del flujo fustal, a la calidad química de la precipitación incidente. Las muestras fueron analizadas en el laboratorio del Dr. Lars Hedin, de la Kellogg Biological Station, MICHIGAN, USA. Se determinaron las concentraciones de:  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{NH}_4^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ , COD y NOD. El pH fue determinado en terreno

con un potenciómetro (electrodo Ross). Los métodos analíticos se describen en Hedin *et al.* (1995).

**3.-Estimación de la Tasa de Caída y Calidad Química del Mantillo Arbóreo y Epifítico.** Cada cuatro meses se colectó una muestra del material generado desde el dosel, mediante 12 trampas de hojarasca de 1 m<sup>2</sup> de área y 0.5 m de alto, con malla mosquitera en la base, dispuestas al azar en un área de 800 m<sup>2</sup> de bosque. Las muestras fueron guardadas en bolsas plásticas, identificadas con fecha y número de trampa, y enviadas al laboratorio de ecología terrestre, donde fueron secadas. Luego del secado en cada muestra se separó el material arbóreo del material epifítico y cada submuestra fue pesada (0.1 g). Las muestras de mantillo fueron luego enviadas vía aérea al laboratorio de análisis químico del Departamento de Geología de la Universidad de Pennsylvania, donde se determinaron los contenidos de C-total, N-total, P-total, Magnesio y Calcio.

**4.- Descomposición del Mantillo .** A fin de determinar las tasas de descomposición de los tejidos de epífitas y material arbóreo, se utilizó la metodología de "bolsas de malla" (Falconer *et al.* 1933) seguida por Guzmán & Serrano (1991). En Octubre de 1993, se colectaron hojas de los árboles dominantes, es decir, *F. cupressoides*, *Pilgerodendron uviferum*, *Podocarpus nubigena* y tejidos vivos de epífitas.

Se colocaron 10 a 15 gr. (peso húmedo) de cada material en bolsas de malla de 20 X 20 cm y de 1 mm de trama, en una proporción similar a su presencia en el

mantillo del bosque, (i.e. Alerce >> Ciprés > Mañío; y Musgos >> líquenes). Se realizaron los siguientes tratamientos: 18 bolsas con material arbóreo (hojas), 18 bolsas con material epifítico solamente y 18 bolsas con una mezcla de ambos materiales. Este último tratamiento tuvo como objeto someter a prueba la *hipótesis de hojarasca mezclada* (Seasted 1984). Las bolsas de cada tratamiento (adecuadamente identificadas), se dispusieron agrupadas por tratamiento en el sotobosque, en una superficie no superior a 200 m<sup>2</sup>. Cada 70 días aproximadamente se retiraron tres bolsas por tratamiento y se trasladaron al laboratorio para determinar su diferencia de peso seco respecto del peso inicial y luego fueron enviadas al laboratorio de análisis químico del Departamento de Geología de la Universidad de Pennsylvania, donde se determinó el contenido de C-total, N-total, P-total, Magnesio y Calcio. Las variaciones de peso seco y del contenido de nutrientes entre tratamientos se analizaron mediante ANDEVA de dos vías (i.e. con los factores, tipo de tejido y tiempo de incubación) y ANCOVA (Wieder & Lang 1982)

##### **5.- Presencia de Raíces Aéreas Adventicias (RAA)**

Se investigó la presencia de RAA en la especie arbórea dominante *Fitzroya cupressoides* (alerce) y en *Podocarpus nubigena* (mañío), censando individuos maduros a lo largo de un transecto de aproximadamente 800 m, siguiendo un curso de agua al interior del bosque de alerce. Un tipo de perturbación antrópica frecuente en dichos bosques consiste en la remoción de la corteza de árboles vivos (y por ende las epífitas) de alerce conocida como "estopa", utilizada tradicionalmente para reparar (calafatear)

botes (Espinoza 1917). Actualmente, la extracción de estopa está prohibida, pero las huellas de la perturbación son claramente visibles, las plantas epífitas no recolonizan la corteza expuesta al menos 5-7 años después de la extracción.

Para este muestreo se aprovecharon todos los alerces descortezados total o parcialmente. Para cada individuo se registró su DAP y, el número, longitud, diámetro y orientación de las RAA. Además se midió la altura del tronco desde la cual emergían las RAA. Asimismo, se tomaron muestras de las RAA, las cuales fueron almacenadas en frascos, fijadas en FAA y etiquetadas, para su análisis histológico. En el caso del mañío, cuya cubierta de epífitas estaba intacta, se removió parcialmente las epífitas, registrando sólo la presencia de RAA.

## RESULTADOS

### 1. Distribución y Biomasa de epífitas

La comunidad epífita del bosque de alerce se ubica principalmente entre la base del tronco y las primeras ramas del árbol, sólo una pequeña fracción ( $< 5\%$ ) se ubica en las ramas superiores. Desde la base de los troncos hacia el dosel, se observa un cambio en la composición de la comunidad epífita, asociado probablemente a un gradiente de humedad y radiación. Incluyendo las enredaderas leñosas, la comunidad de epífitas alcanza una altura promedio de  $4.3 \pm 1.5$  m (Figura 5a). En los árboles muestreados, desde la base del tronco hasta el dosel se suceden varias formas de vida. Talos del líquen muscícola *Pseudocyphellaria divulsa* (Galloway 1992), se ubican discontinuamente desde la base de los troncos hasta una altura no superior a 0.5 m. En el área de estudio también se observó la presencia de otras especies de líquenes como: *P. berberina*, *P. nitida* y *Sticta ainoae*. Todas estas especies poseen como fotobiontes algas verdes (Galloway 1992, 1990), por lo tanto serían incapaces de fijar nitrógeno atmosférico. Además, desde la base de los troncos se presenta una cubierta continua de musgos y helechos laminares (*Hymenophyllum spp.*, Aravena 1991) que crecen hasta los 2.8 m en promedio, y finalmente los órganos aéreos de la enredadera *Phyllesia magellanica*, hasta una altura de 4.3 m. Aunque el grosor de la cubierta de epífitas no es uniforme a lo largo del tronco, es decir, su diámetro es mayor en la base y decrece hacia el dosel, se realizó una caracterización en un corte transversal a los 1.5 m de altura (Figura 5b, n=10). La superficie está formada por tejido vivo de musgos y helechos, por debajo se encuentra una densa capa de materia orgánica compuesta de

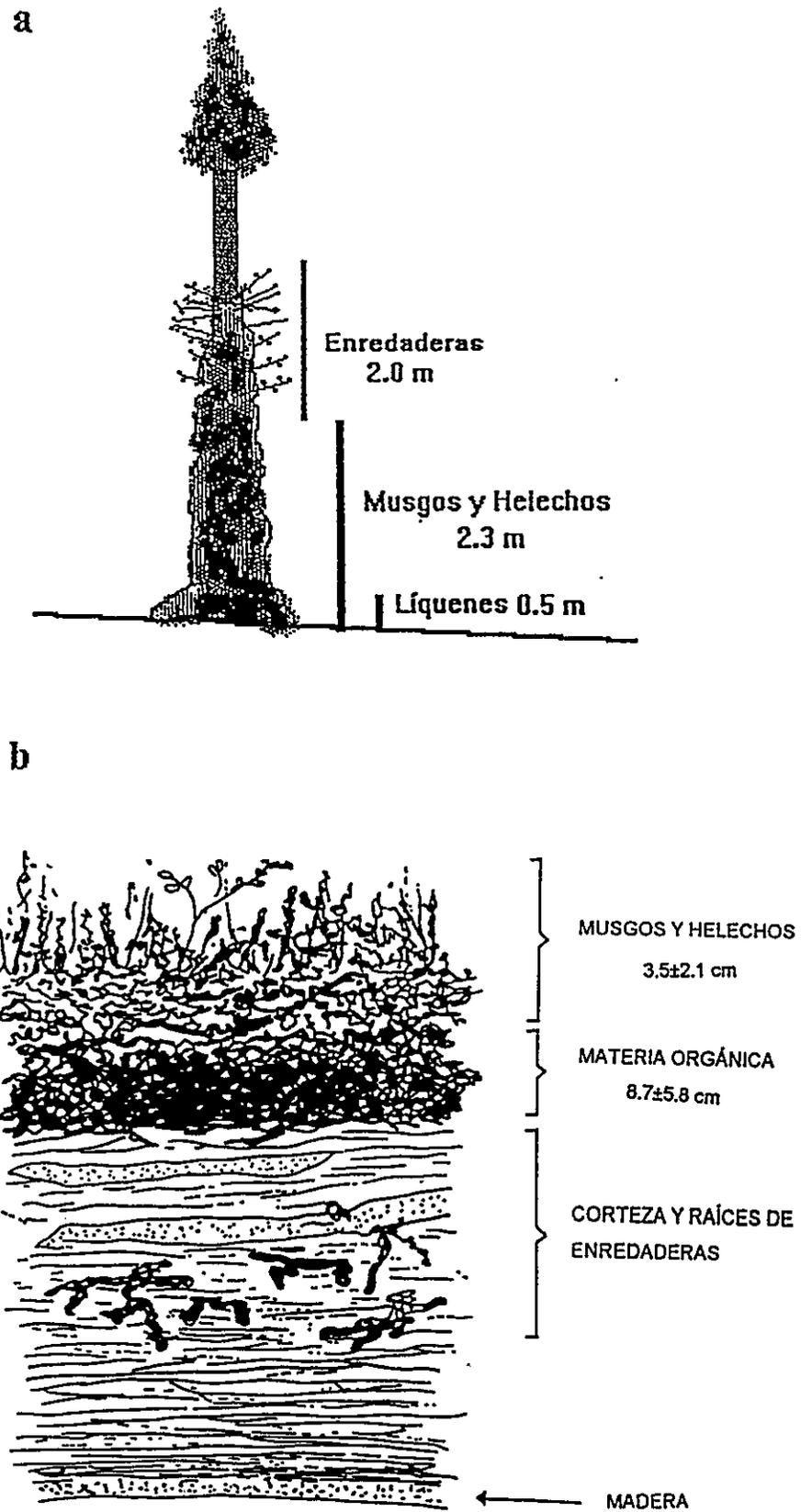


FIGURA 5. Esquema que representa la composición de estratos de la flora epífita de *Fitzroya cupressoides*, (a) en altura y (b) en profundidad.

tejido muerto de musgos, rizomas de helechos, vástagos de enredadera que ascienden por el tronco hacia el dosel y corteza del árbol en descomposición.

La estimación de la biomasa de la capa de epífitas se indica en la Tabla 2. En los troncos de alerce ( $DAP = 25.3 \pm 10.1$  cm;  $n = 60$ ), se encuentran en promedio 1.9 tons/ha de epífitas vivas y 2.4 ton/ha de materia orgánica asociada, totalizando 4.3 ton/ha. La biomasa promedio de las partes aéreas de las enredaderas alcanza a 4.1 ton/ha.

La tasa anual de ingreso de mantillo de epífitas al suelo fue insignificante si se compara con la hojarasca arbórea (Tabla 2). Sin embargo, la biomasa de epífitas en el suelo encontrada en Julio de 1994 fué levemente superior a 26 Kg/ha ( $n=6$ ), lo cual representa sólo un 0.18 % de la materia orgánica total depositada. En otros términos, la caída de mantillo de epífitas al piso del bosque ocurre, pero no fue detectada por las trampas de hojarasca durante el período de estudio.

En relación al contenido de nutrientes (Tabla 2), se encontraron diferencias significativas entre los componentes analizados para algunos de los nutrientes analizados. En el caso del carbono total, los tejidos de origen arbóreo (hojarasca) contienen comparativamente más carbono que los tejidos vivos de epífitas, y a su vez, estos últimos contienen más carbono que la materia orgánica que subyace a la capa de epífitas vivas. Para el nitrógeno, las epífitas mostraron un menor contenido de este elemento que la hojarasca arbórea y la materia orgánica asociada a las epífitas. El fósforo es proporcionalmente más abundante en los tejidos de epífitas vivas y en la materia orgánica asociada que en los tejidos de origen arbóreo. El contenido de

Tabla 2. Biomasa y contenido de nutrientes de los componentes analizados en esta tesis.

Letras distintas indican diferencias significativas entre componentes (test de Tukey  $p < 0.05$ ) en el contenido de nutrientes.

COMPONENTE	BIOMASA ( Kg/Ha )		Tasa de Caída*	CONTENIDO DE NUTRIENTES ( % )						
	Dosej	Suelo		C	N	P	Mg	Ca	C:N	C:P
Hojarasca Arborea promedio d.s. n	-	13900** 10800** 4	1338 231 12	53a 1.24 12	0,63a 0.09 12	0,02a 0.01 12	0,08a 0.02 11	1,46a 0.71 11	85,6a 13.78 12	2650a 124 12
	1942 822 60	26.2 4.1 6	?	43,2b 1.38 6	0,5b 0.05 6	0,03b 0.01 6	0,08a 0.04 6	0,13b 0.06 5	86,4a 27.6 6	1705b 138 6
	2391 1011 60	-	-	45,6c 1.21 6	0,74a 0.1 6	0,03b 0.004 10	0,11a 0.05 7	0,12b 0.06 9	61,6b 12.1 6	1816b 303 6

\* expresada en Kg/ha/año

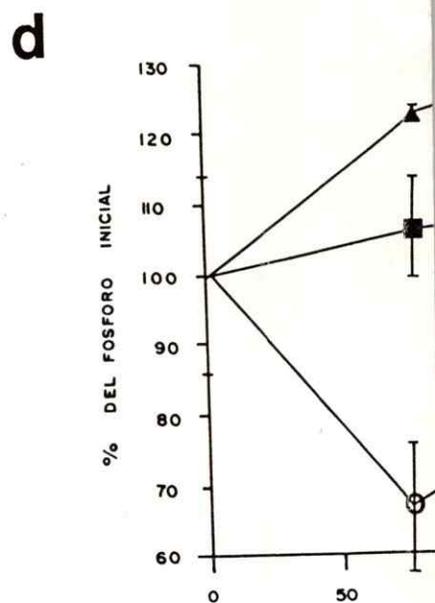
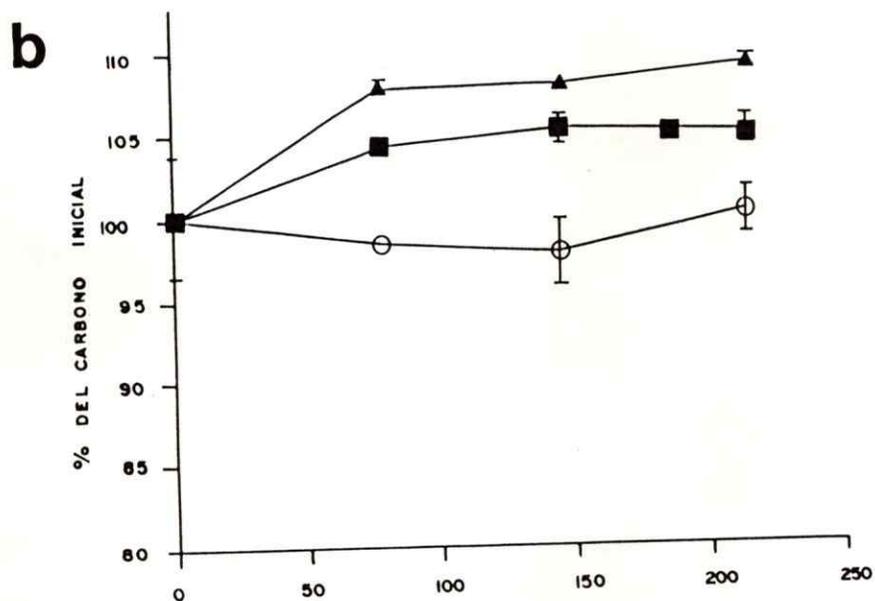
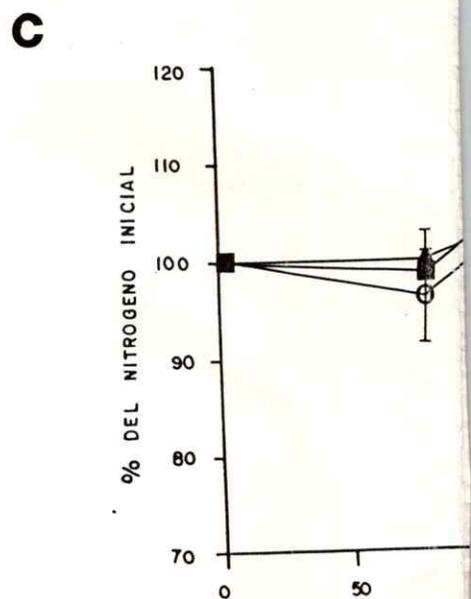
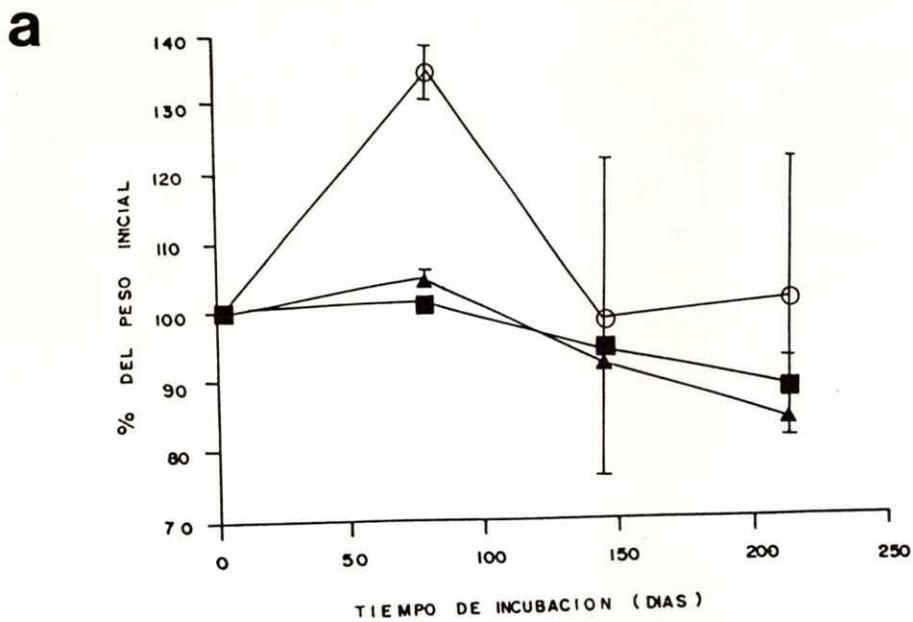
\*\* Tomado de Pérez et al. (1991)

magnesio fué similar entre los componentes analizados. El calcio es un orden da magnitud más abundante en la hojarasca arbórea que en los tejidos epifíticos y materia orgánica asociada. En cuanto a las relaciones C:N y C:P, las cuales permiten estimar la fragilidad de los tejidos vegetales y por tanto su velocidad de descomposición, del análisis estadístico realizado se desprende que, en general los tejidos provenientes de las epífitas serían menos recalcitrantes que aquellos provenientes de las hojas. Cabe destacar que el componente más lábil corresponde la materia orgánica asociada a las epífitas, esto podría explicarse considerando que dicho componente se encuentra parcialmente descompuesto, y por tanto la producción secundaria podría tener un rol en su mayor contenido de nitrógeno y fósforo.

Lo anterior puede tener consecuencias al interpretar los resultados de la descomposición y el escurrimiento fustal.

## **2. Descomposición del mantillo**

En la Figura 6, se presentan las curvas de variación de peso y las variaciones del contenido de nutrientes de los materiales vegetales incubados en terreno (Figura 6b-f). La hojarasca arbórea presentó una fase inicial sin pérdida neta de peso, seguida de una fase en que la descomposición siguió una tendencia lineal (Fig 6a). Esta tendencia se repitió en el tratamiento de hojarasca arbórea mezclada con material epifítico, aunque con una pérdida de peso levemente mayor al final del experimento. Por su parte el material epifítico aumentó de peso durante los primeros meses, volviendo luego al peso inicial, sin pérdida neta al final del experimento.



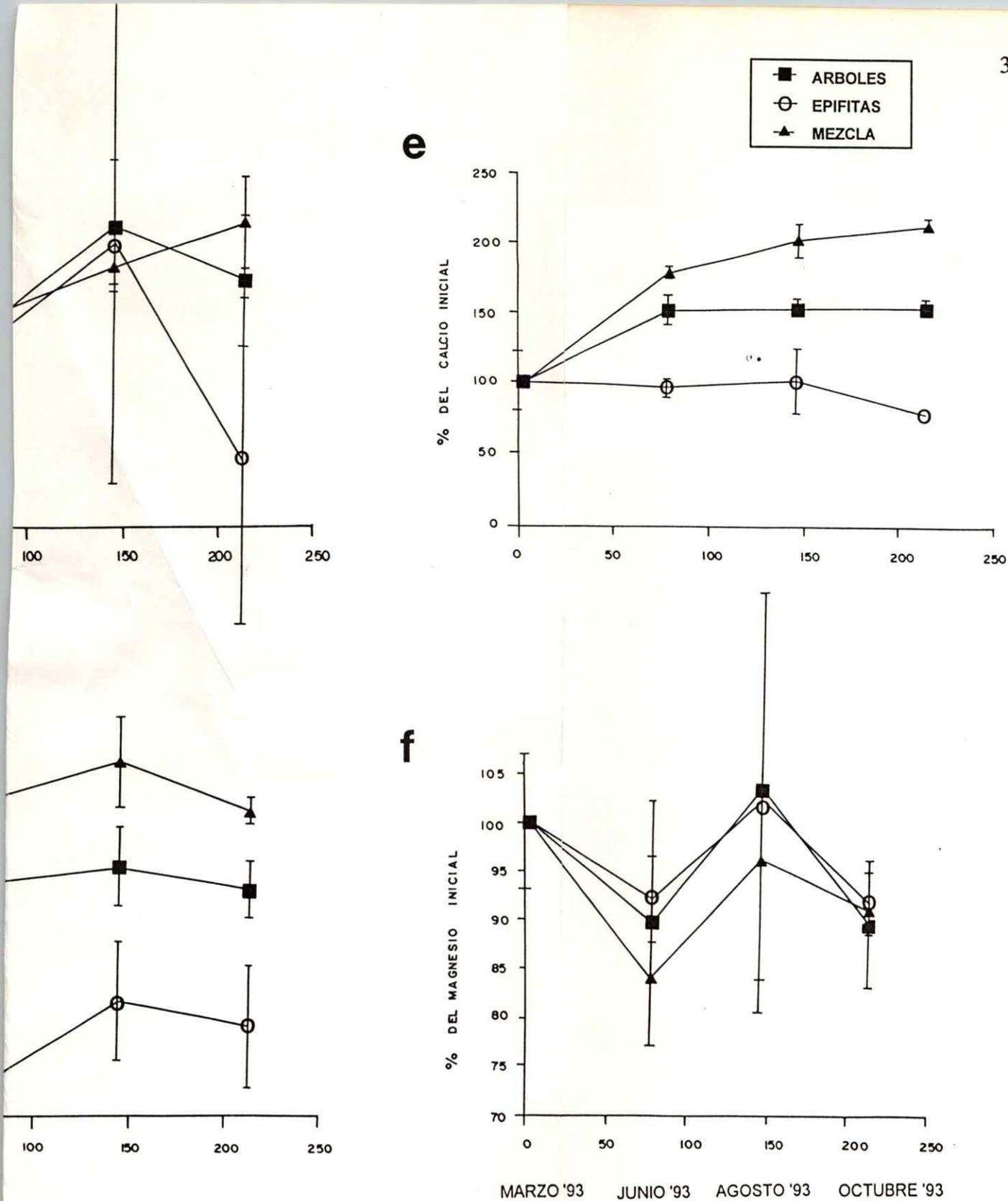


FIGURA 6. Curvas de descomposición expresada como porcentaje del peso o contenido inicial de nutrientes, de los materiales vegetales sometidos a incubación en terreno, (a) Pérdida de peso, (b) carbono, (c) nitrógeno, (d) fósforo, (e) calcio y (f) magnesio.

Al comparar la descomposición de la hojarasca arbórea en ausencia de epífitas con la hojarasca arbórea mezclada con epífitas (i.e. *hipótesis de hojarasca mezclada*), el análisis estadístico de dichas curvas no arrojó diferencias significativas (Test de t para dos pendientes, ANCOVA)  $p = 0.35$ ).

Las variaciones del contenido de nutrientes en el material en descomposición se observan en la Figura 6b-f. Los cambios de concentración de carbono del material arbóreo sólo y mezclado con material epifítico son similares ( $p > 0.05$ ), en cambio las epífitas sufren un proceso claramente distinto. Mientras el material arbóreo aumentó levemente su porcentaje de carbono, en el material epifítico el porcentaje de carbono decrece casi linealmente en los primeros meses de incubación, para luego retornar a su condición inicial. El nitrógeno del material arbóreo sufrió cambios similares en presencia y en ausencia de material epifítico (ANOVA  $p > 0.05$ ), en cambio desde el material epifítico este nutriente fué inicialmente liberado, acumulándose luego y liberándose rápidamente hacia el final del experimento. En el caso del fósforo, el material arbóreo no presentó diferencias entre tratamientos (i.e. con y sin epífitas) y su presencia en la materia orgánica se mantuvo dentro de un estrecho rango hasta el final del experimento. Por su parte el fósforo del material epifítico se liberó rápidamente desde el inicio del experimento, para luego mantenerse relativamente constante. Para el magnesio las curvas de descomposición de todos los materiales presentaron una conducta similar, liberándose inicialmente, seguido de una breve fase de acumulación y seguido por una liberación similar a la inicial. En el caso del calcio, el material arbóreo difiere marcadamente del material epifítico, mientras la concentración de calcio en la hojarasca arbórea en ambos tratamientos aumenta, la materia orgánica de epífitas entrega pierde calcio al suelo.

La Tabla 3 resume los resultados de ANOVA de dos vías para determinar el efecto del tipo de tejido en la descomposición de hojarasca y el tiempo de incubación. En ella se observa que el material arbóreo no difiere en su proceso de descomposición en presencia o ausencia de material epifítico (Tukey  $p > 0.05$ ), y que el mantillo de epífitas difiere significativamente en su pérdida porcentual de carbono, fósforo y calcio respecto del material arbóreo (Tukey  $p < 0.05$ ). Además no se detectaron variaciones temporales del contenido de nitrógeno, fósforo y magnesio para el material epifítico.

### **3. Modificación de la composición química del escurrimiento fustal**

Las muestras del escurrimiento fustal se colectaron durante dos eventos de precipitación. La primera lluvia colectada se produjo el 19 de Marzo de 1994 con 10 mm, luego de una semana de sequía y tuvo una duración de 12 hrs. El segundo evento de precipitación se produjo el 20 de Marzo y tuvo una duración de 6 hrs con 8 mm. Esta situación permitió comparar el efecto de la flora epífita en dos condiciones de estado del dosel: (i) cuando el dosel está cargado depositación seca y (ii) cuando el dosel ha sido "lavado" previamente por un evento de lluvia.

La calidad química de la precipitación en ambas fechas correspondió con lo observado anteriormente por Hedin & Campos (1991) en la misma área de estudio, es decir, se trata de una precipitación muy pobre en nutrientes. No se detectaron diferencias significativas (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ) para el efecto del estado del dosel en la concentración de los nutrientes presentes en el escurrimiento fustal (Tabla 4) excepto en el caso de las formas inorgánicas de nitrógeno. Por lo anterior, sólo en este último caso se representó cada evento de precipitación por separado.

TABLA 3. Efecto del tipo de tejido en la tasa de descomposición  
Resultados del ANDEVA de dos vías y análisis *a posteriori* de Tukey

NUTRIENTE	n	MATERIAL			ORDEN**
		VEGETAL	TIEMPO	INTERACCION	(Tukey $p < 0.0.5$ )
Peso	10	*	*	n.s.	A = M < E
Carbono	12	*	*	*	A < M << E
Nitrogeno	12	n.s.	n.s.	n.s.	A = M = E
Fosforo	12	*	n.s.	n.s.	A = M << E
Magnesio	12	n.s.	n.s.	n.s.	A = M = E
Calcio	11	*	*	*	A = M < E

\* :  $p < 0.05$  (indica diferencias significativas entre tejidos en la variación del contenido de nutrientes o peso)

\*\* : A=hojarasca arbórea; E= epífitas y M=mezcla de ambos tejidos

La Figura 7, representa el efecto de la presencia/ausencia de las epífitas en la concentración de nutrientes del escurrimiento fustal. Para producir dicho gráfico se usó como referencia el contenido de nutrientes de la lluvia en los dos eventos de precipitación. En términos generales, se observó que la precipitación fué enriquecida en nutrientes durante su paso por el dosel. El enriquecimiento es particularmente importante (dos órdenes de magnitud), para el COD y NOD. Se realizaron análisis de varianza no paramétricos para determinar cada efecto (i.e. presencia/ausencia de epífitas y estado del dosel). Según estos resultados, el paso por la comunidad epífita redujo la concentración de iones de cloro, sodio, magnesio, azufre y potasio presentes en la precipitación (Figura 7a y b). Aunque para los demás nutrientes no existieron diferencias estadísticamente significativas (Tabla 4), en general la comunidad epífita tendería a "consumir" los nutrientes disueltos en el escurrimiento fustal, excepto en el caso del NOD, cuya liberación podría ser mayor desde los árboles que poseen epífitas.

El estado del dosel (Tabla 4, Figura 8), sólo afectó la concentración de las formas inorgánicas de nitrógeno (K-W,  $p < 0.05$ ) presentes en el escurrimiento fustal. Esto sugiere que la depositación seca de este nutriente podría ser un proceso importante, pues el nitrato y amonio depositados fue significativamente mayor en la primera lluvia (Fig. 8). El escaso nitrato presente en la precipitación sería capturado eficientemente por el dosel de los bosques de Alerce. La interacción entre ambos factores no fue significativa para ninguno de los nutrientes analizados.

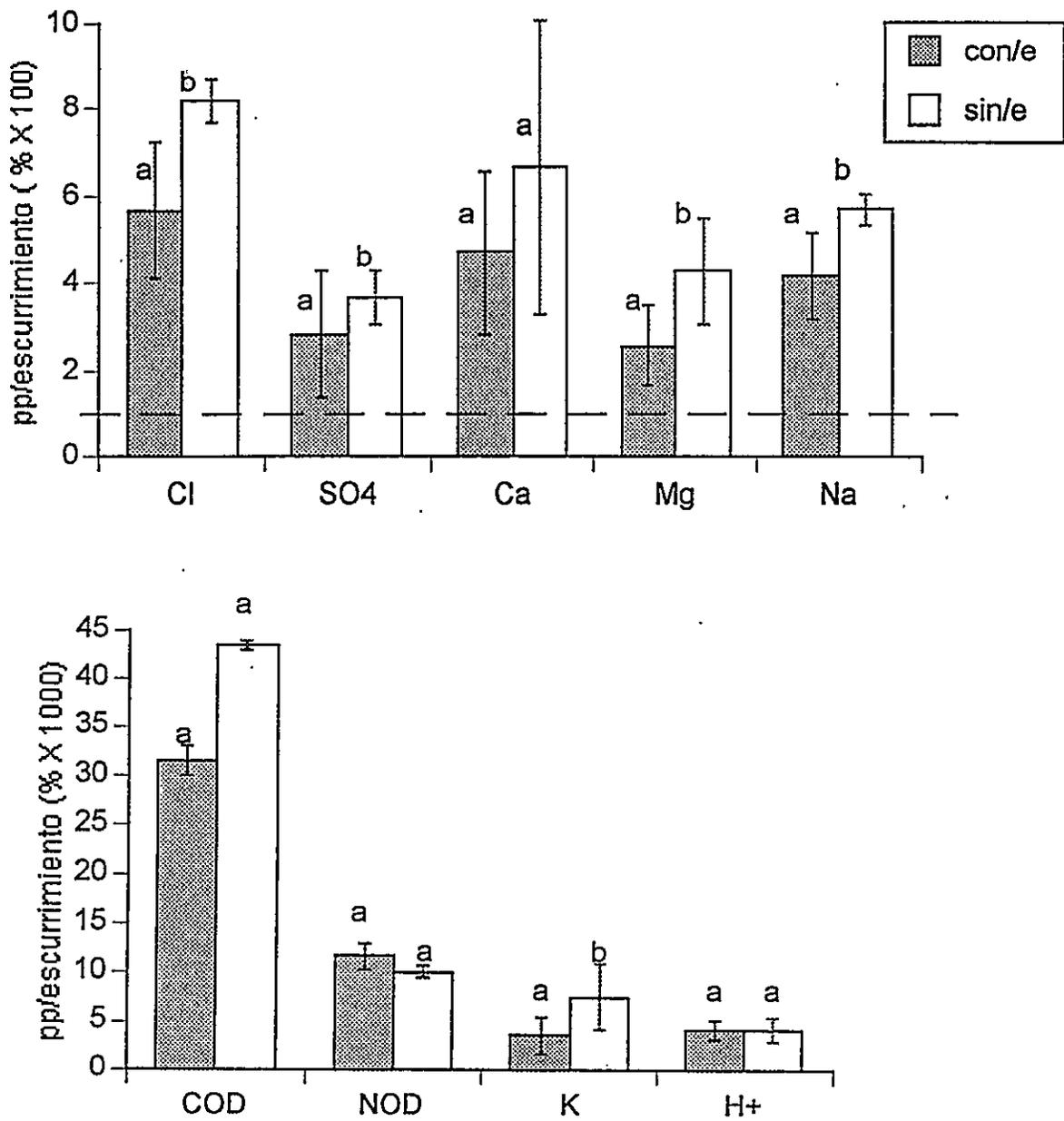


FIGURA 7. Diferencias en el contenido de nutrientes del escurrimiento fustal en árboles con y sin epífitas respecto de la precipitación incidente en ambos eventos de precipitación.

Tabla 4. Efecto de las epífitas en la composición química del escurrimiento fustal, Marzo 1993.

NUTRIENTE	n	Efecto Epífitas	Efecto estado del dosel
N-NO3	5	n.s.	*
N-NH4	5	n.s.	*
Mg	4	*	n.s.
Ca	4	n.s.	n.s.
K	4	*	n.s.
Cl	4	*	n.s.
Na	4	*	n.s.
SO4	5	*	n.s.
DOC	2	n.s.	n.s.
DON	2	n.s.	n.s.
pH	8	n.s.	n.s.

n = número de muestras colectadas

\* =  $p < 0.05$  (prueba de Kruskal-Wallis)

n.s = no existen diferencias significativas entre tratamientos

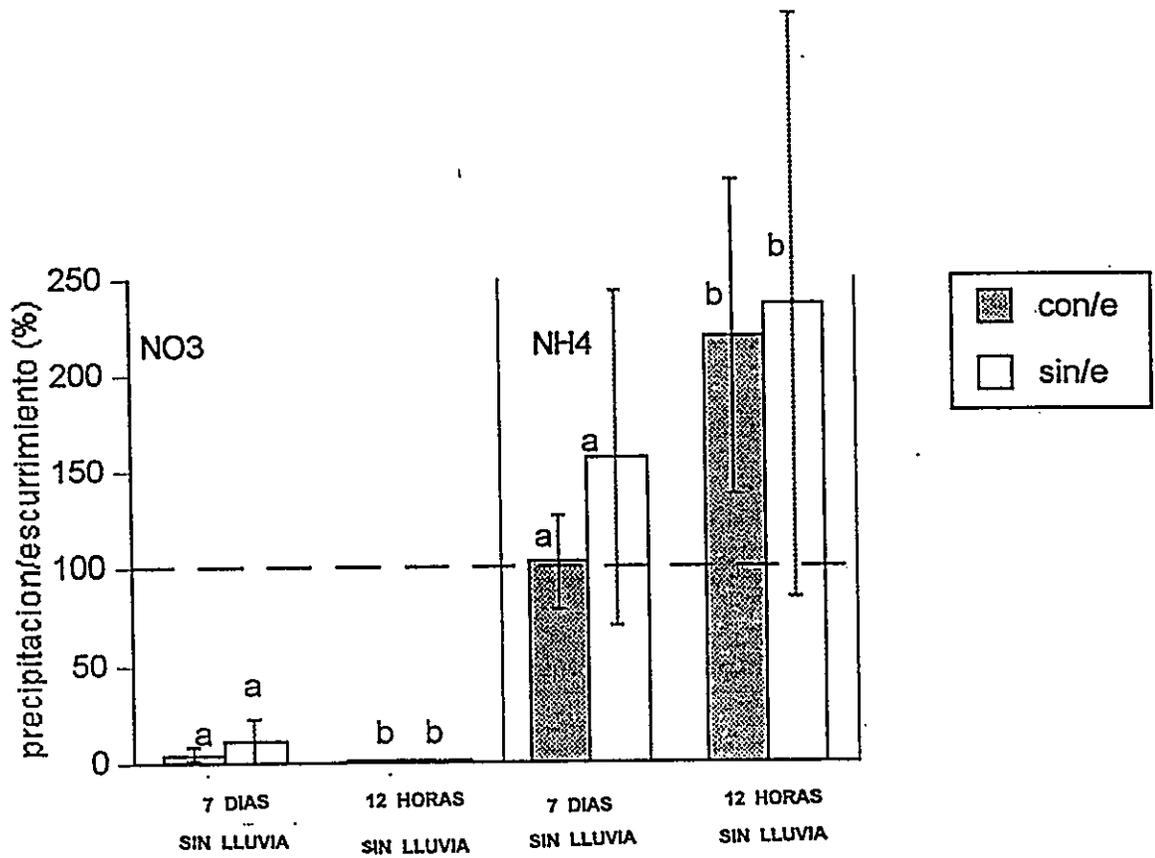


FIGURA 8. Diferencias en el contenido de nitrato y amonio del escurrimiento fustal respecto de la precipitación incidente en cada evento de precipitación.

#### 4. Presencia de raíces aéreas adventicias (RAA) en el árbol hospedero.

Se muestrearon 62 individuos adultos de alerce, de los cuales 29 (46.7%) presentaron RAA en sus troncos (Figura 9). El número de RAA varió entre 1 y 11 por individuo, las cuales surgían a menos de 2 m de altura en el tronco, donde la cubierta de epífitas y materia orgánica es máxima (Figura 10a). Verdaderas RAA de dosel ("Canopy roots", *sensu* Nadkarni 1981), las cuales emergen desde las ramas que forman el dosel no fueron detectadas en una gran muestra colectada para otro estudio en la misma área (Serrano & Vann, datos no publicados).

La altura desde la cual emergen, longitud y diámetro de las RAA fue altamente variable entre los árboles muestreados (Fig 10b, c y d), sin embargo la mayoría de las RAA analizadas (95.7%) crecen en dirección a la base del tronco e incluso algunas de ellas (9 %) ingresan al suelo. El tamaño del árbol hospedero (DAP) y el número y diámetro promedio de las RAA no se correlacionan de manera significativa ( $R^2 = 0.015$ ,  $p=0.57$ ;  $R^2 = 0.07$ ,  $p=0.24$ , respectivamente). Por otra parte, el tamaño del árbol hospedero (DAP), de aquellos individuos que poseen RAA no difiere del de aquellos que no las presentan (Kolmogorov-Smirnov,  $p > 0.05$ ). Aquellos árboles que tienen mayor número de RAA tienden a presentar RAA de mayor diámetro ( $R^2 = 0.18$ ,  $p < 0.05$ ).

Para determinar si las ramificaciones aéreas observadas en *F. cupressoides* eran efectivamente raíces adventicias y no ramas laterales, se analizaron secciones de tejidos, usando técnicas histológicas. Uno de los caracteres que permite distinguir a las raíces de los tallos es el desarrollo y la localización de los tejidos vasculares, los cuales se disponen de manera distinta en ambos órganos (Moore & Clark 1995)(Figura 11).

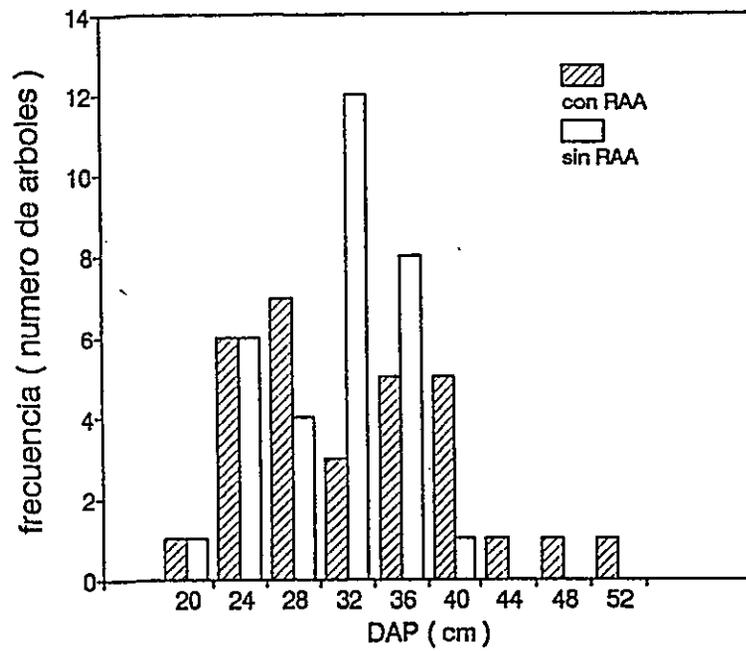


FIGURA 9. Distribución de diámetros (DAP) de los adultos de alerce muestreados para RAA (n=62).

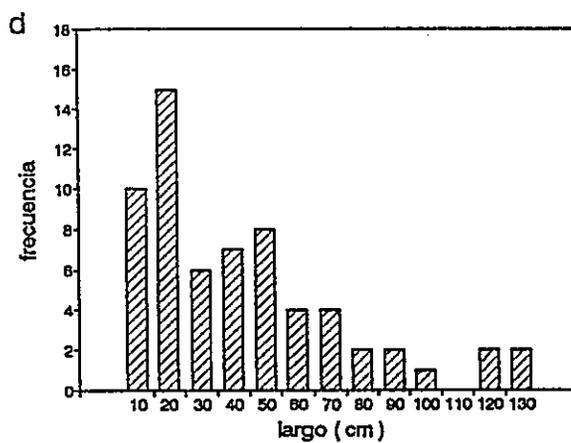
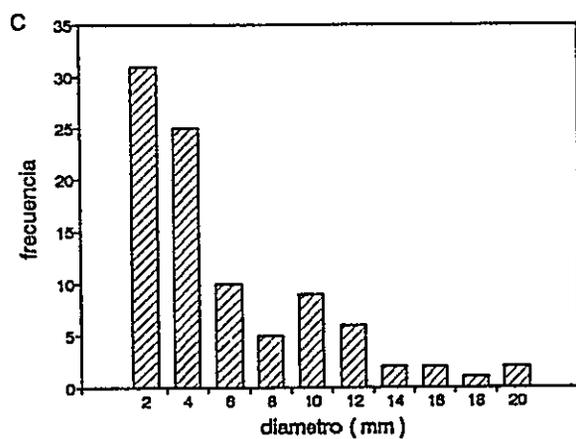
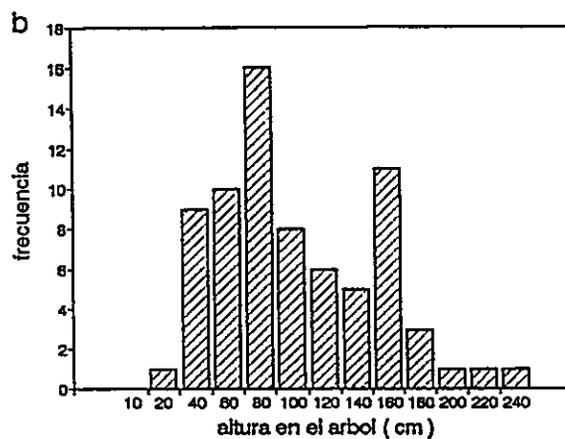
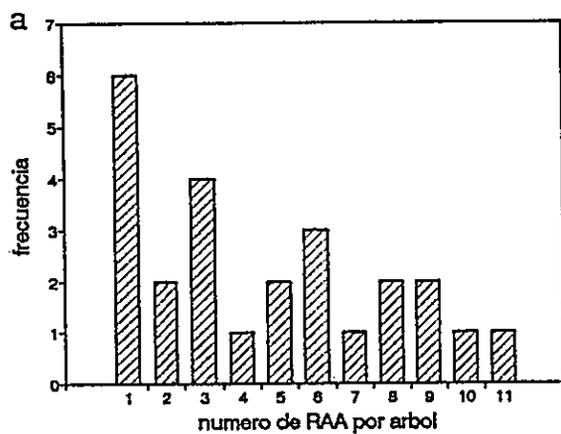


FIGURA 10. Distribuciones de frecuencia de los atributos de las RAA de Alerce (*Fitzroya cupressoides*).

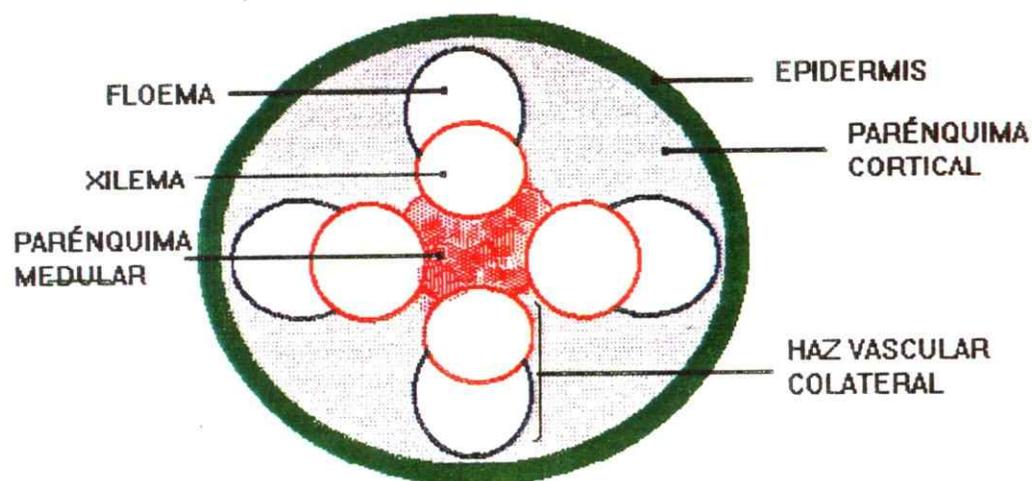
En las raíces, el tejido vascular está rodeado por un parénquima cortical, tal como se indica en la Figura 11b y 12, no existe parénquima medular o médula desarrollada, mientras que en los tallos el parénquima cortical y el cilindro vascular usualmente rodea un parénquima medular (Moore & Clark 1995). Además, los haces vasculares del xilema y floema se desarrollan de manera alternada en las raíces (Figura 11b), mientras que en los tallos el xilema se desarrolla en frente del floema (Figura 11a). En la Figura 12 se observa que el xilema forma un cilindro en la zona central de la raíz, con una endodermis comenzando a suberificarse (Serrano & Montenegro, aceptado).

En muestras de raíces con crecimiento secundario, un cambium vascular se desarrolla a partir del periciclo, dicho cambium vascular será luego responsable del desarrollo del floema y xilema secundarios, cuya distribución es similar a la que se encuentra en los tallos (Figura 13).

En *Podocarpus nubigena* también se determinó la presencia de RAA. En el 36% de los 22 individuos juveniles muestreados (DAP < 15 cm), se presentaban RAA. Al igual que en el sistema radicular no aéreo (Godoy & Mayr 1989, Grez 1988), las RAA de estas especie presentaron nódulos radiculares bien desarrollados, asociados posiblemente con micorrizas.

a) Tallo con crecimiento primario

49



b) Raíz con crecimiento primario

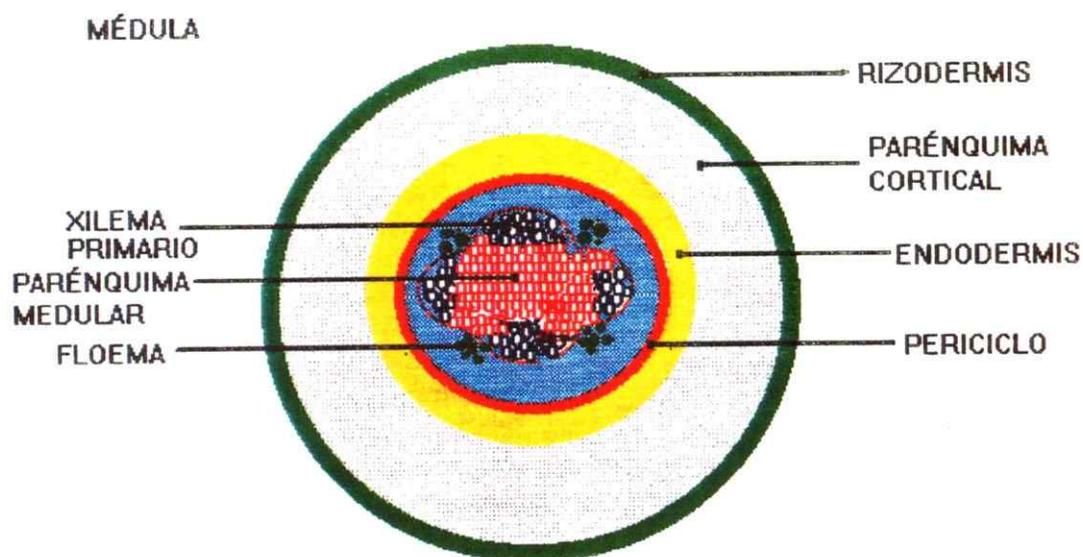
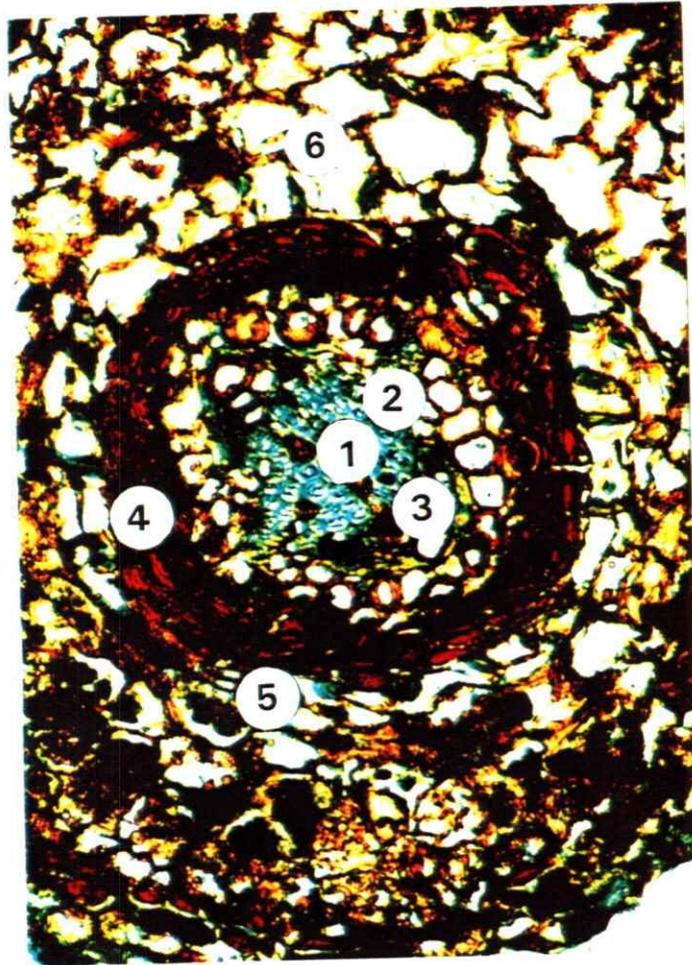
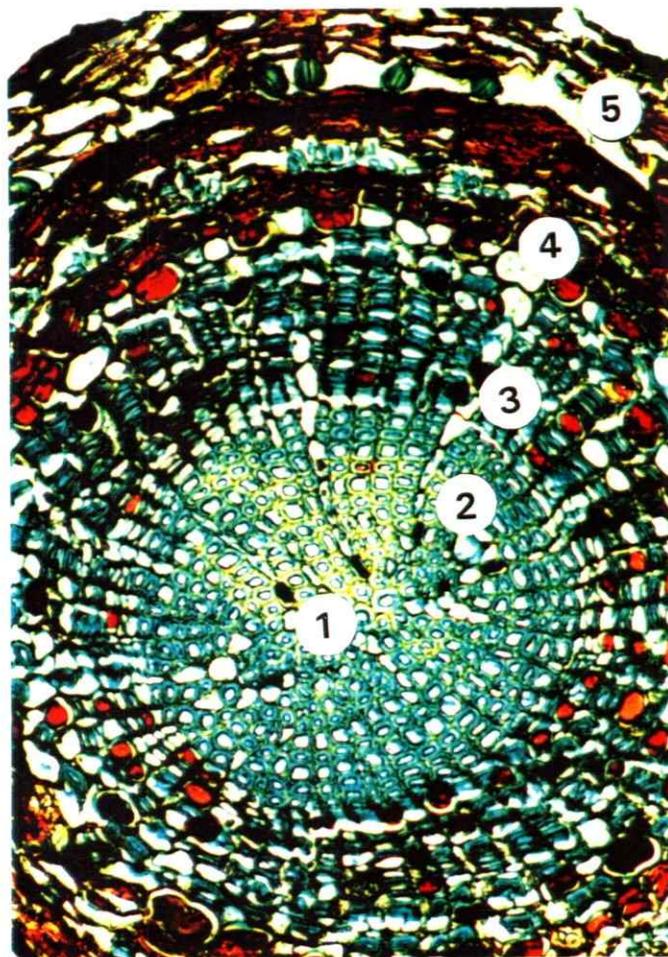


FIGURA 11. Esquema que representa el crecimiento primario (a) de un tallo y (b) de una raíz.



- 1.- PARENQUIMA MEDULAR
- 2.- XILEMA PRIMARIO
- 3.- FLOEMA
- 4.- PERICICLO
- 5.- ENDODERMIS
- 6.- PARENQUIMA CORTICAL

Figura 12. Corte transversal de RAA de Alerce (*Fitzroya cupressoides*) con crecimiento primario. Diámetro = 0.6 mm.



- 1.- PARENQUIMA MEDULAR
- 2.- XILEMA
- 3.- FLOEMA
- 4.- PERICICLO
- 5.- PARENQUIMA CORTICAL

Figura 13. Corte transversal de RAA de Alerce (*Fitzroya cupressoides*) con crecimiento secundario. Diámetro = 1.7 mm.

## DISCUSIÓN

### ● Biomasa

La biomasa de 4.3 toneladas/ha de epífitas en el ecosistema estudiado se ubica entre los mayores valores estimados en ecosistemas forestales lluviosos templados y tropicales del mundo (Tabla 5). En dicha tabla se observa que los bosques de alerce poseen una biomasa de epífitas cercana a los bosques del pacífico nor-oeste de Norteamérica y a los bosques tropicales montanos de Nueva Guinea y Costa Rica.

En relación a los estudios disponibles en la literatura, las epífitas del bosque de alerce presentan contenidos de nutrientes relativamente similares a las epífitas de otros bosques (Tabla 6). Sin embargo, se observa que las epífitas de los bosques de alerce presentan un contenido menor de fósforo, más similar a los bosques tropicales montanos que a los bosques templados de Norteamérica.

Respecto a la tasa de transferencia del material epifítico al suelo, la bajísima cantidad de epífitas registrada en las trampas de hojarasca, se contrapone con la presencia de detritus de epífitas en el suelo registrada a través de transectos. Probablemente, el número y tamaño de las trampas de hojarasca fue insuficiente para detectar la caída de epífitas, que es espacialmente muy localizada. En este sentido Nadkarni & Matelson 1992, discuten la conveniencia de utilizar otros métodos para estimar el aporte de hojarasca arbórea y mantillo de epífitas. En el bosque neotropical montano estudiado por estas autoras, el aporte de epífitas puede ser subestimado en un 72% usando trampas fijas de tamaño menor a 1 m<sup>2</sup>, en comparación con una parcela de muestreo.

Tabla No. 5. Peso seco promedio de epífitas en ecosistemas forestales lluviosos templados y tropicales.

Tipo de bosque	Ubicación	Latitud	Peso (Kg/Ha)	Fuente
<i>Tropicales</i>				
Bosque Mossy Elfin	Montanas Uluguru Tanzania	7 ° S	14000	Pocs 1980
Bosque nuboso	Monteverde, Costa Rica	10 ° N	4820	Nadkarni 1983
Bosque montano	Monte Kerigomna Nueva Guinea	6 ° N	4000	Grubb & Edwards 1982
Bosque submontano	Montanas Uluguru Tanzania	7 ° S	2130	Pòcs 1980
Bosque premontano	Darien, Panama	9 ° N	1400	Golley et al. 1971
<i>Templados</i>				
Bosque de Acer Macrophyllum	Valle Rio Hoh Washington, U.S.A.	49 ° N	6870	Nadkarni 1983
Bosque de Alerce (Fitzroya cupressoides)	P.N. Chiloe, X region, Chile	42 ° N	4332.5	Esta tesis
Bosque de Abies lasiocarpa	Mt. Baker, Washington, U.S.A.	49 ° N	4220	Rhoades 1981
Bosque de Picea-Abies	British Columbia Canada	52 ° N	3300	Edwards et al 1960
Bosque de Quercus sp.	Valle Willamette Oregon, U.S.A.	44 ° N	1800	Pike 1971*
Bosque de Pseudotsuga menziesii	Oregon, U.S.A.	44 ° N	1250	Pike 1981*
Bosque de Picea sp.	Suecia	62 ° N	1160	Esseen 1985*
Bosque maduro de Pseudotsuga menziesii	Rio Azul, Oregon, U.S.A.	44 ° N	900	Pike et al. 1977*
Bosque de Quercus sp	Valle Carmel California, U.S.A.	36 ° N	706	Boucher & Nash 1990*
Bosques de Picea-Abies	New Hampshire U.S.A.	48 ° N	630	Lang et al 1980*

\* solo líquenes como epífitas

Tabla 6. Contenido de nutrientes de las epífitas en algunos ecosistemas forestales

	Esta Tesis	Olimpics USA ( 1 )	Oregon USA ( 2 )	Oregon USA ( 3 )	Monteverde Costa Rica ( 1 )
BIOMASA (kg/ha)	4333	5630	900	1800	2650
PRODUCCION ( kg/ha/año )		1300	260	500	n.a.
Contenido de Nutrientes ( kg/ha )					
N	26.9	59.0	15.4	26.7	57.8
P	1.1	6.5	2.1	3.6	1.6
K	n.a.	22.0	5.1	9.0	12.5
Ca	5.5	41.5	1.5	9.4	9.0
Mg	4.1	7.0	0.3	1.7	2.0

( 1 ) Nadkarni 1983, ( 2 ) Pike 1977, ( 3 ) Pike 1971

n.a. = no analizado

Otra razón por la cual la estimación de la tasa de caída de epífitas resulta particularmente baja, es la ubicación de la comunidad epifítica de los bosques de Alerce. A diferencia de otros bosques lluviosos estudiados, las epífitas de los bosques de alerce se ubican principalmente en los troncos y no en las ramas del dosel, y por lo tanto su caída depende de la senescencia y caída de los hospederos, proceso que en el caso del alerce es particularmente rara (Armesto, datos no publicados).

Por otra parte, los resultados de la pérdida de peso y de nutrientes de la hojarasca arbórea en presencia y ausencia de epífitas, no permiten sostener la "hipótesis de hojarasca mezclada" (Seasted 1984). Es decir, no se observó un proceso de descomposición distinto en la hojarasca arbórea mezclada con epífitas, lo cual sugiere que la diversidad de materiales depositados en el suelo no afectaría el proceso global de incorporación de nutrientes por esta vía.

En resumen, aunque en el ecosistema estudiado la caída de epífitas del dosel no parece contribuir a la transferencia de nutrientes desde el dosel al suelo. El consumo de los nutrientes disueltos en el escurrimiento fustal podría tener un efecto más importante en el ciclo de nutrientes. Este resultado se contrapone con lo propuesto por Pike (1978) quien sostuvo que la transferencia de nutrientes vía depositación de epífitas sería más importantes que su efecto en el escurrimiento fustal.

#### ● **Descomposición de hojarasca arbórea vs. epífitas**

Los resultados de la descomposición de material epifítico realizado a través de la metodología de bolsas de malla señalan que las epífitas no pierden peso, y al contrario

aumentaron de peso durante el experimento. Este resultado difiere de los antecedentes de la literatura. Lo anterior puede explicarse si se considera que las epífitas no-vasculares, las cuales predominan en la comunidad de epífitas de los bosques de alerce, son organismos poikilohídricos, que fueron secados a temperatura ambiente y probablemente se mantuvieron vivas durante su reclusión en las bolsas de incubación. Este error metodológico sugiere que la caída de mantillo de epífitas no constituye *per se* un mecanismo de transferencia de nutrientes. Al respecto, un estudio reciente realizado por Matelson *et al.* (1993) sostiene que el 27% de las plantas epífitas depositadas en el piso de un bosque tropical montano pueden sobrevivir hasta un año. Este fenómeno contrasta con la situación de la hojarasca arbórea, cuyo destino único es la descomposición en el piso del bosque. Sin embargo, al final del experimento se verificó un proceso de pérdida de nutrientes del material epífítico, que es distinto de la hojarasca arbórea.

En este mismo sentido, otra explicación posible es que las epífitas recluidas en bolsas de malla aumentaron de peso o contenido de nutrientes, debido al aumento de las poblaciones de descomponedores. En los experimentos de incubación de hojarasca es imposible descartar que las diferencias de peso y contenido de nutrientes, aún entre tejidos homólogos (i.e. entre hojas), puedan deberse a la biomasa de la comunidad de descomponedores.

En relación a la descomposición del material arbóreo, los resultados de esta tesis concuerdan con la tendencia general descrita para el mismo ecosistema por Pérez *et al.* (1991), es decir su pérdida de peso es baja, especialmente al inicio del proceso. La tasa anual de decaimiento de la hojarasca arbórea fue de  $-k=0.18$ . Dicho valor, corresponde

al exponente de la ecuación exponencial que describe el proceso de descomposición de hojarasca (Waring & Schlesinger 1985), y se sitúa dentro del rango menor de los datos reportados por Stohlgren (1988) para la hojarasca de seis especies de coníferas californianas (i.e  $-k=0.18-0.62$ , Stohlgren 1988). Por otra parte, la acumulación neta de carbono, nitrógeno y fósforo observada durante el experimento, concuerda con la tendencia descrita en la literatura para las primeras fases del proceso de descomposición de la hojarasca de coníferas (Waring & Schlesinger 1985). Esta baja tasa de descomposición puede ser explicada por las condiciones climáticas del sitio de estudio y las propiedades de la hojarasca de coníferas. Dentro de las causas climáticas Pérez *et al.* (1991) señalan que la caída de nieve en los bosques de Alerce es frecuente en los meses de invierno, lo cual redundaría en una baja actividad de la comunidad de descomponedores. A lo anterior debe sumarse que la hojarasca de coníferas posee abundantes compuestos fenólicos que inhiben la actividad de los microorganismos del suelo (Baldwin *et al.* 1984).

En resumen, (i) la caída de epífitas al piso del bosque estudiado es relativamente escasa y espacialmente heterogénea (ii) su proceso de descomposición se retardaría por su sobrevivencia en el piso del bosque, (iii) a pesar de su bajo contenido de nutrientes, estos son liberados más rápidamente que desde la hojarasca arbórea y (iv) la hojarasca arbórea del ecosistema es recalcitrante. En consecuencia, el papel de las epífitas en la transferencia de nutrientes vía descomposición podría tener importancia sólo a nivel de micrositos en el suelo del bosque de alerce, dado que la eventual descomposición del material epifítico ocurriría con una distribución heterogénea en el piso del bosque.

### ● Esgurrimiento fustal

Respecto de la transferencia de nutrientes desde la comunidad de epífitas al suelo a través del escurrimiento fustal, de acuerdo a los resultados, existen al menos dos fenómenos interesantes. Primero, el notorio enriquecimiento de la composición química de la precipitación en su paso a través del dosel antes de alcanzar el piso del bosque, proceso que es relativamente independiente de la presencia de epífitas en los troncos y correspondería al arrastre de nutrientes desde las hojas y ramas (Tukey 1970). En particular destaca el enriquecimiento en la mayoría de los nutrientes inorgánicos -salvo el nitrógeno- respecto de la precipitación, y el consumo de la mayoría de estos elementos por parte de la comunidad epífita de los troncos.

En segundo lugar, las diferencias que se observaron, a pesar del bajo número muestral, entre los dos eventos de lluvia. En el caso del nitrógeno es evidente que la depositación seca jugaría un rol importante en la economía de este nutriente para el ecosistema, lo cual sugiere estudios específicos de este proceso. Al respecto Lovett & Lindberg (1992) analizaron la depositación seca de nitrógeno en 12 bosques templados de norteamérica y europa, y encontraron que el ingreso anual de nitrógeno a través de esta vía puede alcanzar un promedio de 46% de la depositación total. Además, los resultados de esta tesis sugieren que existiría absorción de nitrato en el dosel, es decir antes de la presencia mayoritaria de la comunidad epífita. Se ha señalado la posible captura del nitrato disuelto en la precipitación por absorción foliar (Parker 1983)

Al respecto cabe preguntarse, si en los bosques de alerce el nitrato atmosférico es absorbido antes de llegar a la comunidad epífita ¿Cual es la fuente de esta forma de nitrógeno para la comunidad epífita?. Una respuesta posible sería que las epífitas fijan su propio nitrógeno desde la atmósfera. Sin embargo, en este estudio no se encontraron especies liquénicas que realicen dicho proceso, aunque no es posible descartar la presencia de cianobacterias de vida libre capaces de suplir nitrógeno vía fijación. Otra posibilidad es que la fuente de este nutriente para la comunidad epífita sea autóctona, es decir, la descomposición y mineralización *in situ* de formas orgánicas de este nutriente generados desde el dosel (NOD). Si lo anterior es corroborado, entonces la comunidad epífita no sería importante en el ciclaje del nitrato intersistemas, sin embargo, cumpliría un papel fundamental en el ciclaje interno del nitrógeno al promover su mineralización a partir de sustratos orgánicos y evitar su arrastre por la precipitación. Por último, la transformación química del nitrógeno al pasar por el dosel desde su entrada como iones inorgánicos a su salida en formas orgánicas, es consistente con resultados reportados en estudios específicos de la depositación de nitrógeno (Lovett & Lindberg 1992, Parker 1983). El enriquecimiento del escurrimiento fustal en formas orgánicas de nitrógeno observado en este estudio (i.e. probablemente ácidos orgánicos y resinas), se mantiene en los arroyos que drenan las cuencas del bosque de alerce (Hedin *et al.* 1995). Por lo tanto, el reemplazo de formas inorgánicas por orgánicas de nitrógeno es un proceso que comenzaría en el dosel. Este resultado apoya la idea de Hedin *et al.* (1995), quienes sostienen que las altas pérdidas hidrológicas de NOD son atribuibles a la disolución de ácidos fúlvicos altamente refractarios a la descomposición. Sin embargo, como sugieren los resultados de esta tesis, dichos compuestos no sólo estarían presentes en la materia orgánica del piso del bosque, sino también en el "*suelo aéreo*" formado bajo la cubierta de epífitas del tronco.

Debido a que las condiciones microclimáticas del dosel difieren significativamente de las condiciones del piso forestal (Nadkarni 1984, Parker 1983, Matelson *et al.* 1993), entonces la mineralización de los nutrientes desde la materia orgánica también podría diferir entre el dosel y el suelo. Esta hipótesis puede ser sometida a prueba en futuros estudios, comparando la tasa de mineralización bajo la cubierta de epífitas con la mineralización en el piso del bosque.

En relación a los demás nutrientes presentes en el escurrimiento fustal, la comunidad epífita de los bosques de alerce se comporta en forma diferente a otros ecosistemas forestales (Tabla 1). Contrariamente a lo que ocurre en otros bosques del mundo, en los cuales las epífitas liberan cationes básicos, fósforo, protones y en algunos casos amonio y nitrato, las epífitas del bosque de alerce aparentemente consumen la mayor parte de los iones presentes en la precipitación.

Este comportamiento de las epífitas del ecosistema estudiado puede explicarse por la baja concentración de nutrientes disueltos en la precipitación incidente. A diferencia de los bosques de la costa del sur de sudamérica, la mayor parte de los ecosistemas estudiados, principalmente en el hemisferio norte, reciben mayores aportes de nutrientes a través de la precipitación (Hedin *et al.* 1995).

En consecuencia, la comunidad de epífitas cumpliría un papel importante en la retención de nutrientes disueltos en el escurrimiento fustal, lo cual es crítico en un ecosistema donde la pérdida de nutrientes puede ser potencialmente alta, debido a la extraordinaria cantidad de precipitación que entra al bosque y las bajas temperaturas que inhiben la descomposición. Datos no publicados señalan que la cuenca en estudio recibiría unos 6000 mm de lluvia durante un año (Armesto, com. pers.). Esto apoya

lo propuesto por Frangi & Lugo (1992), en el sentido que las plantas epífitas actuarían como *filtros biológicos* de los nutrientes provenientes de la precipitación, evitando su pérdida por vectores hidrológicos.

● **Raíces aéreas adventicias (RAA) en árboles hospederos**

La ocurrencia de RAA es conocida principalmente en angiospermas de familias tan diferentes como las Lauraceae, Aceraceae, Cunionaceae, Araliaceae, Betulaceae, Rutaceae y Myrtaceae (Nadkarni 1983). Ninguna especie de conífera exhibía este atributo en los bosques lluviosos templados del hemisferio norte analizados por Nadkarni (1981), más aún sólo dos especies de la familia Podocarpaceae en bosques de Nueva Zelandia y Papua Nueva Guinea presentan RAA (Nadkarni 1983). La presencia de RAA en una nueva familia de coníferas (Cupressaceae) expande el espectro taxonómico de especies que poseen este atributo. Además, observaciones no sistemáticas sugieren la presencia de RAA en otras especies de los bosques montanos de Chiloé, tales como *Myrceugenia planipes* y *Tepualia stipularis* (ambas Myrtaceae, C. Smith-Ramírez, J. Armesto com. pers.).

Lo anterior apoya la idea que la presencia de RAA tiene una base más ecológica que filogenética. Por otra parte, la ausencia de una relación significativa entre el tamaño de los hospederos y las características de sus RAA sugieren que su presencia y atributos dependen principalmente de las condiciones del sitio y la presencia de epífitas.

En muchos ecosistemas forestales lluviosos, los suelos son pobres en nutrientes y éstos se encuentran inmobilizados en la biomasa y hojarasca. Por otra parte, en dichos

ecosistemas, la pérdida de nutrientes limitantes (i.e. nitrógeno) debido a la alta precipitación que reciben puede ser importante (Jordan 1985). Bajo estas condiciones, la emergencia de mecanismos adicionales de absorción y retención de nutrientes antes de su llegada al suelo pueden ser esperados (Jordan 1985).

En el caso particular del bosque de alerce, la acumulación de hojarasca y principalmente la presencia de una densa zona de raíces finas en el suelo (Pérez *et al.* 1991), sugiere una eficiente retención de nutrientes. Las RAA reportadas en la presente investigación, constituirían un mecanismo adicional y aéreo para la retención de los nutrientes disueltos en el escurrimiento fustal. Asimismo, a nivel individual y considerando que la inundación periódica de los suelos es un fenómeno frecuente en los bosques de Alerce, las RAA pueden tener un rol activo en el intercambio de gases del hospedero en época de inundación (Gill 1975, Pereira & Kozlowski 1977).

Por otra parte, los nódulos observados en las RAA de *P. nubigena* serían micorrizas (Godoy & Mayr 1989, M. Carú, com. pers.), (pero véase Grez 1988), lo cual las convierte en un substrato adecuado para someter a prueba la hipótesis de ciclaje directo (Went & Stark 1968, Nadkarni 1983). Obviamente, estas ideas sugieren nuevos estudios experimentales como la aplicación de trazadores, o bien experimentos de inmersión de RAA en soluciones conocidas de nutrientes, para determinar su eficiencia.

En síntesis (Figura 14), la comunidad de epífitas que habitan los bosques dominados por alerce participan en el ciclo de nutrientes a través de: (i) la modificación de la precipitación que entra al ecosistema, (ii) la transferencia de nutrientes hacia el hospedero vía la inducción de RAA y (iii) tienen un papel secundario (i.e. a nivel de micrositos) a través de la descomposición de su detritus en el suelo.

La evidencia presentada permite generalizar las conclusiones de Nadkarni (1981), en el sentido que las plantas epífitas que habitan los bosques lluviosos participan en mecanismos que hacen más eficiente la utilización de los nutrientes y pueden ser clasificadas desde el punto de vista comunitario como *mutualistas* de sus hospederos.

Finalmente, los mecanismos a nivel ecosistémico arriba descritos involucran a las plantas epífitas. En este sentido, atributos tales como su biología reproductiva (During & Van Tooren 1987) y su fisiología, permiten su existencia en un ambiente como el dosel de los bosques que habitan. Sin embargo, al mismo tiempo estas características las hacen particularmente vulnerables a las modificaciones del hábitat (Holbrook 1991, Korsmo 1991). Al respecto, recientemente Turner *et al.* (1994), señala que el 62% de la pérdida de biodiversidad de plantas vasculares ocurrida en los bosques de Singapur fueron debidas a epífitas y sugiere que estas plantas representarían un excelente grupo indicador de las pérdidas de biodiversidad debido a la perturbación antrópica. El mismo argumento ha sido expuesto por Korsmo (1991) para los macrolíquenes epífitos de los bosques de coníferas de Noruega. Este tipo de argumentos deberían ser considerados en las prácticas de manejo forestal y en los esfuerzos de conservación.

Bosque de Alerce (*Fitzroya cupressoides*),  
P.N. Chiloé, X Región, Chile

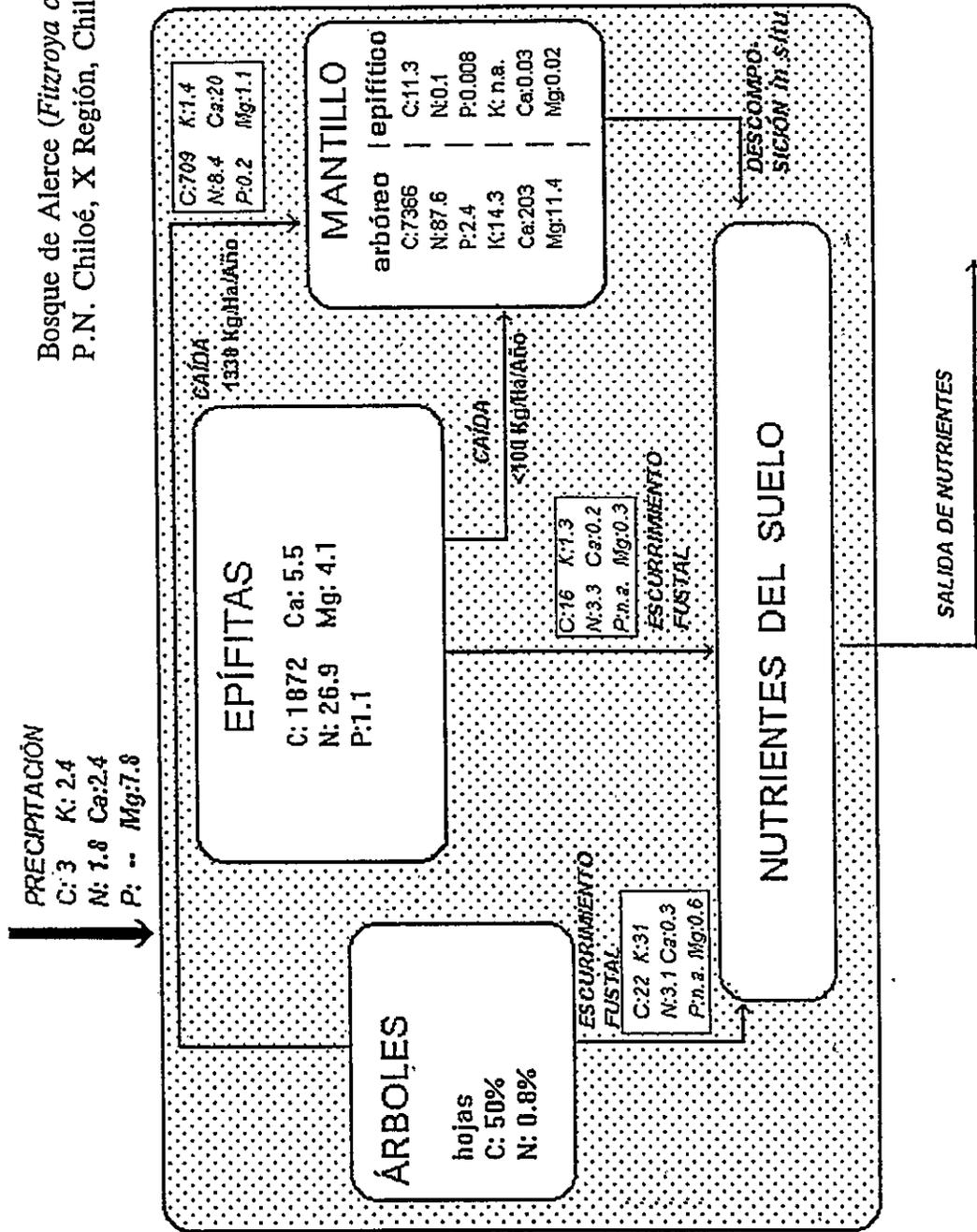


FIGURA 14. Modelo que representa los contenidos (Kg/ha), y flujos de nutrientes (Kg/ha/año) en relación a los componentes analizados.

## REFERENCIAS

- Armesto JJ & J Figueroa 1987. Stand structure and dynamics in the temperate rainforest of Chiloé archipiélago, Chile. *Journal of Biogeography*. 14:367-376
- Armesto JJ & E Fuentes 1988. Regeneration of main canopy and subcanopy trees in tree-fall gaps in a mid-elevation temperate rainforest in southern Chile. *Vegetatio* 74:151-159
- Arroyo MTK, JJ Armesto, F Squeo & J Gutiérrez 1993. Global change: Flora and vegetation of Chile. En: *Earth system responses to global change. Contrast between north and South America*. Academic Press.
- Alaback PB 1991. Comparative ecology of temperate rainforest of the Americas along analogous climatic gradients. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 399-412.
- Aravena JC 1991. Análisis de la estructura y la flora de los bosques de Chiloé continental e insular. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Santiago, Chile, 103 pp.
- Baldwin IT, RK Olson & W.A. Reiners 1984. Protein binding phenolics and the inhibition of nitrification in subalpine balsam fir soils. *Soil Biology and Biochemistry* 15: 419-424
- Benzing D. & J. Seeman 1974. Nutritional piracy and host decline. *Selbyana* 2:133-148
- Bewley J.D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:195-238
- Blair J.M., R.W. Parmelee & M.H. Beare 1990. Decay rates, nitrogen fluxes, and decomposer communities of single- and mixed-species foliar litter. *Ecology* 71: 1976-1985
- Boucher V. L. & T.H. Nash III 1990. The role of the fruticose lichen *Ramalina menziesii* in the annual turnover of biomass and macronutrients in a blue oak woodland. *Botanical Gazette* 151: 114-118
- Coxson D.S. 1992. Pulse release of sugars and polyols from canopy bryophytes in tropical montane rainforest (Guadeloupe, French West Indies). *Biotropica* 24:121-133
- Davison I.R. & R.H. Reed 1985. The physiological significance of mannitol accumulation in brown algae: the role of mannitol as a compatible cytoplasmic solute. *Phycologia* 324:449-475
- Denison W. 1973. Life in high trees. *Scientific American* 207: 75-80

- Denison W. 1979. *Lobaria oregana*, a nitrogen-fixing lichen in old-growth Douglas fir forest. En Symbiotic Nitrogen Fixation in the Management of Temperate Forest. (R. Gordon & D. Perry, eds.): 266-275. Oregon State University Press, Corvallis
- Donoso C. 1992. Ecología Forestal. Ed. Universitaria.
- Donoso C. 1989. Antecedentes básicos para la silvicultura del tipo forestal siempreverde. Bosque 10:37-53
- During H.J. & B.F. Van Tooren 1987. Recent developments in bryophyte population ecology. Trends in Ecology and Evolution 2(4): 89-93
- Eaton J.S., G. Likens & H. Bormann 1973. Throughfall and stemflow chemistry in a northern hardwood forest. Journal of Ecology 61:495-508
- Espinoza M.R. 1917. Los alerzales de Piuchué. Boletín del Museo Nacional, (Chile), Tomo 10: 36-93.
- Esseen 1985. P.A Litterfall of epiphytic macrolichens in two old *Picea Abies* forest in Sweden. Canadian Journal of Botany 63: 980-987
- Falconer G.H. J.W. Wright & H.W. Beall 1933. The decomposition of certain types of fresh litter under field conditions. American Journal of Botany 20:196-203
- Fink S. 1983. The occurrence of adventitious and preventious buds within the bark of some temperate and tropical trees. American Journal of Botany. 70: 532-542
- Forman R.T.T. 1975. Canopy lichens with blue-green algae: A nitrogen source in a colombian rain forest. Ecology 56:1176-1184
- Frangi JL & Lugo AE 1992. Biomass and nutrient accumulation in ten year old bryophyte communities inside a flood plain in the Luquillo experimental forest, Puerto Rico. Biotropica 24: 106-112
- Galloway DJ 1990. Phytogeography of southern hemisphere lichens. In: H. Grovelo & J. Nimis (eds) Advances in quantitative phytogeography: 233-262. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. xii+506 pp.
- Galloway D.J. 1992. Studies in *Pseudocyphellaria* (lichens) III. The south american species. Bibliotheca Lichenologica 46, J. Cramer, Berlin. 277 pp.
- Gill G. 1975 The ecological significance of adventitious rooting as a response to flooding in woody species, with special reference to *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Flora 164: 85-97.
- Godoy R & R Mayr 1989. Caracterización morfológica de micorrizas vesículo-arbusculares en coníferas endémicas del sur de Chile. Bosque 10: 89-98.
- Grez R.Z. 1988. Nódulos radiculares en coníferas chilenas. Bosque 9(2): 93-96.
- Guzmán G., W. Quilhot & D.J. Galloway 1990. Decomposition of species of *Pseudocyphellaria* and *Sticta* in a southern chilean forest. Lichenologist 22:325-331.

Guzmán G. & R. Serrano 1991. Descomposición de especies de *Pseudocypbellaria* y *Sticta* en un bosque del Parque Nacional Puyehue. Resúmenes de la VII Reunión Nacional de Botánica, Universidad de Santiago. p. 168

Grubb P.J. & P.J. Edwards 1982. Studies of mineral cycling in a montane rainforest in New Guinea. III The distribution of mineral elements in the above-ground material. *Journal of Ecology* 70: 623-648

Hedin L.O. & H. Campos 1991. Importance of small streams in understanding and comparing watershed ecosystem processes. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:583-596

Hedin L.O., J.J. Armesto & A.H. Johnson 1995. Patterns of nutrient loss from unpolluted, old-growth temperate forest: evaluation of biogeochemical theory. *Ecology* (en prensa)

Herwitz S.R. 1991. Aboveground adventitious roots and stemflow chemistry of *Ceratopetalum virchowii* in an Australian montane tropical rain forest. *Biotropica* 23: 210-218.

Hobbie S.E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7(10): 336-339

Holbrook NM 1991. Small plants in high places: the conservation and biology of epiphytes. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 314-315.

Holdgate MW 1961. Vegetation and soils in the South Chilean islands. *Journal of Ecology* 49: 559-580.

Jordan C.F., F. Golley, J. Hall & J. Hall 1980. Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an amazonian rainforest. *Biotropica* 12:61-66

Jordan C.F. 1985. *Nutrient cycling in tropical forest ecosystems*. Wiley & Sons

Kershaw K.A. 1978. The role of lichens in boreal tundra transition areas. *Bryologist* 81:294-306

Korsmo H. 1991. Conserving coniferous forest in Norway - A critical time for international environmental obligations. *Ambio* 20(6): 238-243.

Knops J.M.H., T.H. Nash III & W. Schlesinger 1992. The influence of epiphytic lichens on the annual nutrient cycling and on atmospheric deposition of nutrient in an ecosystem. En: Abstracts of 77th annual ESA meeting, Hawaii. August 1992

Lang G.E. W.A. Reiners & L.H. Pike 1980. Structure and biomass dynamics of epiphytic lichen communities of balsam-fir forest in New Hampshire. *Ecology* 61:541-550

Lawton J.H. & C.G. Jones 1993. Linking species and ecosystem perspectives. *Trends in Ecology and Evolution* 8(9): 311-313

Likens GE, FH Bormann, RW Pierce, JS Eaton & NM Johnson (1977) Biogeochemistry of a forested ecosystem. Springer-Verlag. New York. 146 pp.

Lodge D.J., W.H. McDowell & C.P. McSwiney 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* 9(10): 384-387

Lovett GM & SE Lindberg (1992) Atmospheric deposition and canopy interactions of nitrogen in forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 13: 27-39

Matelson T.J. N.M. Nadkarni & J.T. Longino. 1993. Longevity of fallen epiphytes in a neotropical montane forest. *Ecology* 74(1): 265-269

Moore R & WD Clark 1995. Botany. Plant form and function. WMC Brown Communications Inc. USA, 512 pp.

Moore T.R. 1984. Litter decomposition in a subarctic spruce-lichen woodland, Eastern Canada. *Ecology* 65:229-308

Nadkarni N.M. 1981. Canopy roots: convergent evolution in rainforest nutrient cycles. *Science* 213: 1023-1024.

Nadkarni N.M. 1983. The effects of epiphytes on nutrient cycles within temperate and tropical rainforest tree canopies. Ph.D. Thesis, University of Washington, Seattle. 176 pp.

Nadkarni N.M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin rain forest. *Biotropica* 16:249-256

Nadkarni NM & R Primack 1989. A comparison of mineral uptake and translocation by above-ground and below-ground root systems of *Salix syringiana*. *Plant and Soil* 113: 39-45.

Nadkarni N.M. & T.J. Matelson. 1991. Fine litter dynamics within the tree canopy of a tropical cloud forest. *Ecology* 72:2071-2082

Nadkarni N.M. & T.J. Matelson. 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 24:24-30

Nadkarni N.M. 1994. Factors affecting the initiation and growth of aboveground adventitious roots in a tropical cloud forest tree: an experimental approach. *Oecologia* (en prensa)

Nye PH 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil* 13: 333-346

O'Neill R.V., D.L. De Angelis, J.B. Waide & T.F.H. Allen 1986. A Hierarchical Concept of Ecosystems. Princeton University Press, Princeton, New Jersey

Parker G.G. 1983. Troughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. *Advances in Ecological Research* 13: 57-133

Pereira JS & TT Kozlowski 1977 Variations among woody angiosperms in response to flooding. *Physiologia Plantarum* 41: 184-192.

Pike L.H. 1978. The importance of epiphytic lichens in mineral cycling. *Bryologist* 81(2):247-257

Pérez C. & J.C. Aravena. 1991. Estado de la investigación científica básica relacionada con prácticas silviculturales en Chile. Resúmenes de la VII Reunión Nacional de Botánica, Universidad de Santiago. p. 39

Pérez C., J.J. Armesto & B. Ruthsatz 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

Redón J.F. 1974. Observaciones sistemáticas y ecológicas en líquenes del Parque Nacional Vicente Pérez Rosales. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*. 7:169-225

Reiners W.A. & R.K. Olson 1984. Effects of canopy components on throughfall chemistry: An experimental analysis. *Oecologia* 63:320-330

Rundel P.W. 1980. Corticolous lichen communities of *Nothofagus dombeyi* on Volcan Villarrica in Southern Chile. *Bryologist* 83:82-84

Rhoades FW 1981. Biomass of epiphytic lichens and bryophytes on *Abies lasiocarpa* on a Mt. Baker lava flow, Washington. *Bryologist* 84: 39-47

Seasted TR & DA Crossley Jr. 1984. The influence of arthropods on ecosystems. *Bioscience* 34:157-161.

Serrano RM & G Montenegro. *Revista Chilena de Historia Natural*. Aceptado

Sheridan R.P. 1991. Epicaulous, nitrogen-fixing microepiphytes in a tropical mangal community, Guadeloupe, French West Indies. *Biotrópica* 23:530-541

Simonetti J.A. & J.J. Armesto 1991. Conservation of temperate ecosystems in Chile: Coarse versus fine-filter approaches. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:615-626

Stohlgren T.J. 1988. Litter dynamics in two Sierran mixed conifer forest: I Litterfall and decomposition rates, *Canadian Journal of Forest Research* 18: 1127-1135

Strong D.R. 1977. Epiphyte loads, tree falls, and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography* 4. 215-218

Tukey 1970. The leaching of substances from plants. *Annual Review of Plant Physiology* 21:305-324

Turner IM, HTW Tan, YC Wee, AB Ibrahim, PT Chew & RT Corlett (1994) A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology* 8(3): 705-712.

Veblen T.T., F.M. Schlegel & J.V. Oltremari. 1983. Temperate broadleaved evergreen forest of South America. En: Ovigton J.D. (ed) *Temperate broadleaved evergreen forest*: 5-31. Elsevier, Amsterdam

Villagrán C 1985. Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 57-69.

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

Vitousek PM & R Sandford 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-167.

Waring R.H. & Schlesinger W.H. 1985. *Forest ecosystems. Concepts and management*. Orlando: Academic Press.

Went F & N Stark 1968. Mycorriza. *Bioscience* 18:1035-1039.

Wieder R.K. & G.E. Lang 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63(6): 1636-1642

Winner W.E., C.J. Atkinson & T.H. Nash III 1988. Comparison of SO<sub>2</sub> absorption capacities of mosses, lichens and vascular plants in diverse habitats. *Bibliotheca Lichenologica* 30:217-230.