

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

Litter decomposition, root biomass and soils of mixed broadleaf-conifer
forests in Chiloé National Park, southern Chile

CECILIA PEREZ¹, JUAN J. ARMESTO¹ y BARBARA RUTHSATZ²

¹ Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal, Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile

² Universität Trier, Postfach 3825, 5500 Trier, Germany

RESUMEN

En este estudio se analizaron, a través de ensayos y muestreos en terreno, los procesos de descomposición de hojas la biomasa de hojarasca y raíces y las características químicas de los suelos de bosques mixtos de coníferas y especies laurifolias, en las cimas (500-700 m) de la Cordillera de Piuchué, Parque Nacional Chiloé (42°S). Los bosques estudiados fueron los dominados por *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uviferum*, en las laderas norte, y los dominados por *Nothofagus dombeyi* y *Podocarpus nubigena* en las laderas sur. Ambos bosques se desarrollaban sobre suelos tipo gley-pardo forestal, con humus moder tipo mull. La biomasa de hojarasca acumulada en verano fue estimada en 14 t há⁻¹ en ambos bosques. Este valor es menor al de bosques templados de coníferas en la costa del Pacífico de Norteamérica, y de los bosques tropicales de tierras bajas. Se estimó una biomasa de raíces finas (< 2 mm de grosor) superficiales en más de 100 t há⁻¹. Valores tan altos no habían sido registrados en otros ecosistemas forestales del mundo. La pérdida de peso de las hojas de las coníferas *Fitzroya cupressoides* y *Podocarpus saligna*, al cabo de 12 meses de incubación en terreno, fue sólo un 20%. En cambio, para la Mirtacea *Myrceugenia planipes*, la angiosperma que presentó la mayor descomposición, fue un 50%. Los valores de la capacidad de intercambio catiónico y porcentaje de saturación de bases del suelo de estos bosques son altos, a pesar de estar sometidos a una lixiviación potencialmente alta debido a la elevada precipitación. Esto sugiere la existencia de mecanismos de retención de nutrientes en el ecosistema, como por ejemplo la gran cantidad de raíces superficiales.

Palabras claves: Alerce, bosques siempreverdes, *Fitzroya cupressoides*, *Nothofagus dombeyi*, ciclaje de nutrientes.

ABSTRACT

Field essays were conducted to examine the process of leaf decomposition in mixed broadleaf-conifer forests in the uplands (500-700 m) of the Cordillera de Piuchué, Chiloé National Park (42°S), Chile. We also assessed the biomass of litter and roots and the chemical characteristics of forest soils. Studies were conducted in stands dominated by *Fitzroya cupressoides* and *Pilgerodendron uviferum* on north-facing slopes, and stands dominated by *Nothofagus dombeyi* and *Podocarpus nubigena* on south-facing slopes. Both forest types occur on gley, brown soils, with humus moder of the mull type. Litter biomass harvested in summer was estimated in 14 t ha⁻¹ in both forests. This figure is lower than estimates for montane conifer forests in the Pacific northwest coast of United States and lowland tropical forests. Fine-root (< 2 mm thick) biomass on the top soil exceeds 100 t ha⁻¹. Values this high have not been reported for other forest ecosystems. After a 12-month field essay, the leaves of the conifers *Fitzroya cupressoides* and *Podocarpus nubigena* lost only 20% of their initial dry weight. The highest weight loss (50%) was shown by the leaves of *Amomyrtus luma* (Myrtaceae). Forest soils exhibit high values for cation exchange capacity and percent base saturation, in spite of high rainfall conditions promoting nutrient leaching. This suggests that some mechanisms of nutrient retention, such as the development of an extensive surface root mat, might be operating in this ecosystem.

Key words: Alerce, evergreen forests, *Nothofagus dombeyi*, *Fitzroya cupressoides*, nutrient cycling.

INTRODUCCION

En las cimas de la Cordillera de Piuchué, Cordillera de la Costa de la Isla de Chiloé (42°30'S), bajo un clima marítimo-tem-

plado, las coníferas *Fitzroya cupressoides*, *Pilgerodendron uviferum*, *Podocarpus nubigena* y *Saxegothaea conspicua* conforman bosques mixtos con especies laurifolias siempreverdes a partir de los 500 m de altitud (Villagrán 1985). Esta cordillera corresponde a un basamento rocoso de edad

Precámbrica o Paleozoica, de origen metamórfico (Fig. 1). En la zona en que se encuentran estos bosques, la roca madre está compuesta fundamentalmente por esquistos negros cuarzo-feldespáticos, considerados pobres en nutrientes (Saliot 1969, Watters & Fleming 1972). Debido a las características particulares del sustrato, y a la importancia de los bosques de coníferas como recurso natural en Chile, sería importante comprender el ciclaje de nutrientes en estos bosques para sustentar planes de uso y manejo forestal a largo plazo.

En el hemisferio Norte numerosos estudios sobre la descomposición de hojarasca de coníferas señalan que la velocidad de descomposición es más lenta que para la hojarasca de árboles laurifolios, especial-

mente especies deciduas (e.g., Wittich 1961, Davis 1971, Fogel & Cromack 1977, Meentemeyer 1978). Esta diferencia en la tasa de descomposición ha sido atribuida al mayor contenido de compuestos fenólicos y resinas en el follaje de las coníferas (Benoit & Starkey 1968). En Chile no existen antecedentes sobre el reciclaje de la materia orgánica en bosques de coníferas. Tampoco existe información sobre la utilización de nutrientes por las plantas, o la cantidad de biomasa de hojarasca y raíces en el suelo de los bosques de Chiloé. El objetivo principal de este trabajo es estudiar, mediante ensayos de incubación en terreno, el proceso de descomposición de las hojas de las especies arbóreas dominantes de los bosques mixtos de coníferas de la Cordillera de la Costa de Chiloé. Además, presentamos una caracterización de los suelos de estos bosques, y cuantificamos la biomasa de hojarasca depositada sobre el piso del bosque y la biomasa de raíces contenidas en el suelo superficial. Este trabajo provee los primeros datos cuantitativos sobre ciclaje de nutrientes en estos bosques australes.

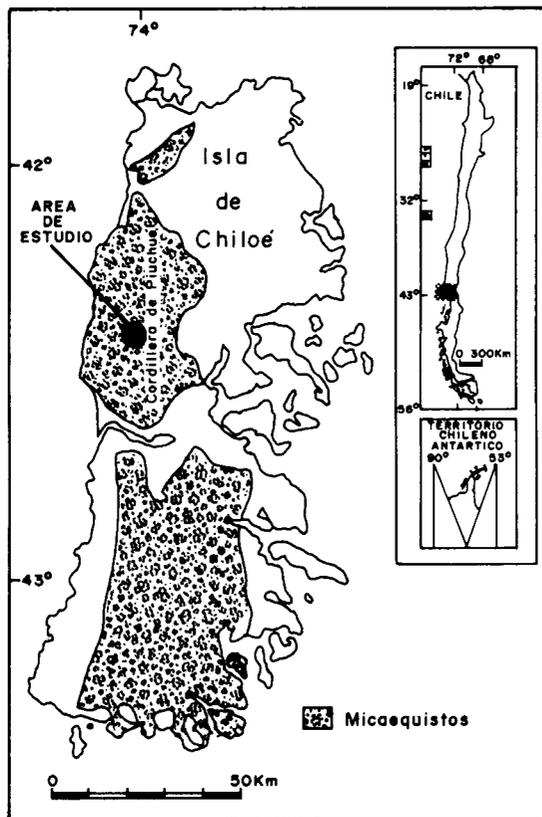


Fig. 1: Ubicación de los sitios de estudio en un mapa geológico de la Isla de Chiloé indicando el sustrato de la Cordillera de Piuchué (tomado de Watters & Fleming 1972).

Location of the study site on a map of Chiloé Island, showing the substrate of the Cordillera de Piuchué (from Watters & Fleming 1972).

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio se sitúa en la Cordillera de la Costa de Chiloé (Fig. 1). El paisaje presenta lomajes y colinas suaves, con cumbres que fluctúan entre los 500-700 m, atravesadas por numerosos cursos de agua, tributarios de los ríos Abtao y Ñango, que desembocan en el Pacífico. El estudio se concentró en dos tipos de bosques mixtos siempreverdes: 1) el bosque de *Nothofagus-Podocarpus*, a los 510 m de altitud, y 2) el bosque *Fitzroya-Pilgerodendron*, a los 650 m (Fig. 1). Estos dos tipos de bosque caracterizan las cimas de la Cordillera de Piuchué. Las laderas de exposición norte presentan un marcado predominio del bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron*, con *Fitzroya cupressoides* (Cupressaceae) en el estrato emergente, y *Teuphalia stipularis* (Myrtaceae), *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae), *Podocarpus nubigena* (Podocarpaceae) y *Pilgerodendron uviferum* (Cupressaceae) en el dosel secundario.

En las laderas de exposición sur, en cambio, domina el bosque mixto de *Nothofagus-Podocarpus*, con *Nothofagus dombeyi*, *Drimys winteri* (Winteraceae) y *Podocarpus nubigena* como dominantes en el estrato emergente, y *Amomyrtus luma* (Myrtaceae), *Saxegothaea conspicua* (Podocarpaceae) y *Myrceugenia planipes* (Myrtaceae) en el dosel inferior.

En las cimas de los cerros, con drenaje pobre, y en algunas laderas, grandes extensiones del bosque de *Fitzroya* han sido incendiados, quedando como testimonio blancos troncos muertos en pie. El tapiz del suelo de estas áreas abiertas está dominado por plantas en cojín, tales como *Aselia* y *Donatia*, arbustos de *Tepualia stipularis* y una regeneración aislada de *Pilgerodendron uviferum*, *Fitzroya cupressoides* y *Nothofagus* spp. (Ruthsatz & Villagrán 1991).

El área de estudio se sitúa sólo a unos 7 km de la costa del Pacífico (Fig. 1), por lo cual se encuentra bajo la influencia directa de los vientos del oeste y de las neblinas costeras. Aunque no existen registros climáticos para esta área, nuestras propias mediciones, durante un año a una altitud de 600 m, indican que las precipitaciones podrían alcanzar un monto anual estimado en ca. 3.500 mm. Si a este valor le sumamos el aporte adicional de la neblina, se obtiene un monto anual estimado de más de 4.500 mm (C. Pérez & J. Armesto, datos no publicados), la neblina contribuiría casi un 30% del aporte hídrico adicional. Este valor de precipitación duplica los promedios registrados para localidades situadas a nivel del mar en la vertiente oriental de la cordillera (Di Castri & Hajek 1976). Las temperaturas medias mínimas invernales alcanzan los 2-3°C, y en verano 5-10°C. Las temperaturas medias máximas para cada estación son 5° y 15-20°C, respectivamente. La caída de nieve es un fenómeno frecuente en los meses de invierno. Las altas precipitaciones y baja permeabilidad de la roca madre en las zonas altas de la cordillera le confieren al sustrato un marcado carácter higromórfico, desarrollándose suelos del tipo gley (Holdgate 1961).

MATERIALES Y METODOS

Caracterización de los suelos

En cada tipo de bosque se colectaron seis muestras de suelo con un barreno tubular Purkhauer de 1 m de longitud y 3 cm de diámetro. Para cada muestra se determinó la diferenciación de los horizontes, la textura, la estructura, profundidad de enraizamiento y color de acuerdo a la Tabla de Colores Munsel. La densidad aparente del horizonte Ah se obtuvo mediante la extracción de muestras del suelo superficial (0-10 cm) en cilindros de lata de 7,5 cm de alto y 6,5 cm de diámetro. Estas mismas muestras se usaron para determinar los contenidos de nutrientes del suelo. Las muestras se secaron al aire libre y tamizaron a 2 mm. Para reunir el volumen mínimo necesario para análisis, las muestras se mezclaron y homogeneizaron en una por sitio. El análisis químico se realizó en el Laboratorio de Geobotánica de la Universidad de Trier, Alemania. El contenido total de carbono se determinó según el método de Lichterfelder, el de nitrógeno según Kjeldahl y el de materia orgánica en forma gravimétrica, previa incineración de las muestras a 550°C. El contenido de fósforo y potasio disponible se determinó con el método del lactato de amonio-ácido acético, los cationes intercambiables (Ca, Mg, K, Na) según Mehlich, y los contenidos totales de los elementos (P, K, Ca, Mg, Na, Fe, Mn y Al) se extrajeron con ácido nítrico concentrado. Los cationes fueron determinados en un espectrómetro de absorción atómica (AAS) y el fósforo con un fotómetro. Las metodologías corresponden a las descritas por Schlichting & Blume (1967), Kretschmar (1984) y Scheffer & Schachtschabel (1984). El pH se determinó en terreno, en 10 muestras de suelo superficial (0-10 cm, horizonte Ah) para cada tipo de bosque mediante un electrodo de vidrio WTW, en solución acuosa (2:1).

Ensayos de descomposición de hojas

La tasa de descomposición se estimó *in situ*, midiendo la pérdida de peso seco en hojas colectadas directamente de los árbo-

les en el día previo al ensayo. El ensayo se inició en enero de 1989, mediados de verano, en un total de seis especies, inclu-

yendo tres coníferas y tres laurifolias siempreverdes en los dos tipos de bosque (Tabla 1).

TABLA 1

Especies con las cuales se realizó el ensayo de descomposición y dimensiones de sus hojas
Species used in the leaf decomposition essays and their leaf dimensions

Especie	Familia	Dimensiones de la hoja (mm)	
		largo	ancho
<i>Fitzroya cupressoides</i>	Cupressaceae	2,5-3	-
<i>Pilgerodendron uviferum</i>	Cupressaceae	2-3	-
<i>Podocarpus nubigena</i>	Podocarpaceae	15-30	2-4
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Fagaceae	20-35	15-20
<i>Amomyrtus luma</i>	Myrtaceae	15-45	2-7
<i>Drimys winteri</i>	Winteraceae	60-150	20-60

Se pesaron 16 muestras equivalentes de ca. 10 g de hojas por especie, incluyendo el pecíolo en las laurifolias y la ramilla en las coníferas. Cada muestra se colocó en una bolsa de malla plástica de 2 mm de tamiz. Las bolsas se cubrieron con 2 cm de hojarasca y se depositaron en el suelo del bosque en que crecía cada especie. De esta manera toda la bolsa quedaba en contacto con el medio en el cual ocurre la descomposición, evitando, además, que fuesen removidas por las aves que escarban en el sotobosque. Se realizaron cuatro muestreos, a los 60 días (29 de marzo), 154 días (1 de julio), 243 días (28 de agosto) y 324 días (19 de diciembre), desde el inicio del ensayo. En cada fecha se recuperaron cuatro muestras por especie de cada bosque para estimar la pérdida de peso de las hojas.

En el laboratorio, las muestras de hojas fueron lavadas cuidadosamente para extraer los restos de suelo, y luego secadas en una estufa a 60°C por 48 h. La pérdida de biomasa de las muestras enterradas durante un período definido de tiempo, expresada como porcentaje del peso seco inicial, fue considerada una medida de la tasa de descomposición de las hojas de una especie. Para determinar si existían diferencias significativas de pérdidas de peso entre las

especies, se realizó un Análisis de Varianza y un test de Tukey (Sachs 1985) para cada fecha de muestreo.

Biomasa de hojarasca

Para determinar la biomasa del horizonte O1 (hojarasca) en cada bosque, se extrajeron seis muestras en cuadrados de aluminio de 25 x 25 cm y 0-3 cm de profundidad, dependiendo del espesor de la capa de hojarasca. El muestreo se realizó sólo una vez en la época de verano (enero de 1989). Las muestras fueron secadas en una estufa a 60°C por 48 h y pesadas. Las diferencias de biomasa entre tipos de bosques se estimaron mediante un test de Student.

Biomasa de raíces

Para cuantificar el volumen de raíces superficiales en cada bosque se tomaron seis muestras de los primeros 5 cm de profundidad del suelo (horizonte Ah) y un área de 25 x 25 cm. Este muestreo se realizó una sola vez en la época de verano (enero de 1989). Las muestras fueron lavadas y separadas manualmente en raíces finas (< 2 mm de grosor), medianas (2-5 mm) y gruesas (> 5 mm y < 5 cm) (Ellenberg *et al.* 1986), y posteriormente fueron secadas a

60°C por 48 h y pesadas. Para determinar diferencias entre los tipos de bosque se usó el test de Student.

RESULTADOS

Caracterización de los suelos

Los perfiles de los suelos de los bosques de *Fitzroya-Pilgerodendron* y de *Nothofagus-Podocarpus* son similares en sus características (Tablas 2-3). Ambos suelos corres-

ponden al tipo gley-pardo forestal, con un humus moder tipo mull. Los horizontes hidromórficos Go y Gr evidencian movimiento vertical de la napa freática, debido al aumento estacional de su volumen. Estos resultados son esperables, ya que ambos bosques se desarrollan sobre un mismo sustrato geológico, presentan una topografía similar y están sometidos a un mismo tipo de clima. Ambos suelos tienen un pH fuertemente ácido (Tabla 4). Más de un 50% del suelo corresponde a materia orgánica y la alta relación C/N observada

TABLA 2

Descripción del perfil de suelo del bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron*, basada en seis muestras de barreno
Description of the soil profile of the *Fitzroya-Pilgerodendron* forest, based on six samples

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
Ol	5,0 - 4,5	Hojarasca dominada por hojas de <i>Fitzroya</i> más o menos enteras.
Of	4,5 - 2,5	Hojas de <i>Fitzroya</i> en avanzado estado de descomposición.
Oh	2,5 - 0,0	Material orgánico indiferenciable, abundantes raíces con nódulos de fijación de nitrógeno.
Ah	0 - 10,0	Horizonte pardo oscuro (7,5 YR 3/3) en húmedo; franco-limoso; ligeramente plástico y ligeramente adhesivo; estructura granular con abundante actividad de lombrices. Abundantes raíces finas a muy finas con nódulos de fijación de nitrógeno, raíces medias comunes. Enraizamiento abundante hasta los 15 cm de profundidad. Densidad aparente muy baja (0,13 g/cm ³). Grava cuarcífera aislada. Límite abrupto.
Bv	10,0 - 40,0	Horizonte negro-pardo (10 YR 3/2) en húmedo; franco-limoso; ligeramente plástico y ligeramente adhesivo; estructura granular; raíces finas y muy finas menos abundantes. A partir de los 30 cm, gravas cuarcíferas muy abundantes, tamaño medio. Límite abrupto.
Go	40,0 - 60,0	Horizonte pardo-oliva (2,5 Y 4/3) en húmedo; arena franca; no plástico, ligeramente adhesivo. Raíces aisladas, con superficies oxidadas. Oxidaciones difusas. Grava cuarcífera muy abundante, tamaño medio.
Gr-C	> 60,0	Horizonte gris (10 Y 5/1) en húmedo. Sustrato metamórfico altamente meteorizado, con matriz areno-franco. Constituye una estrata semipermeable sobre la cual se ubica la napa freática.

TABLA 3

Descripción del perfil de suelo del bosque de *Nothofagus-Podocarpus*,
basada en seis muestras de barreno
Description of the soil profile of the *Nothofagus-Podocarpus* forest in Chiloé,
based on six samples

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
Oi	4,5 - 4,0	Hojarasca dominante en hojas de no descompuestas.
Of	4,0 - 2,0	Hojarasca muy descompuesta.
Oh	2,0 - 0,0	Humus con abundantes raíces finas y muy finas.
Ah	0,0 - 10,0	Horizonte negro-pardo (10 YR 3/2) en húmedo; franco-limoso; ligeramente plástico y adhesivo; estructura granular fina a muy fina; con bastante actividad de lombrices. Raíces finas y muy finas muy abundantes y con nódulos de fijación de nitrógeno. Enraizamiento hasta los 27 cm de profundidad, raíces con superficies oxidadas. Densidad aparente muy baja (0,12 g/cm ³).
Bv	10,0 - 30,0	Horizonte pardo-oscuro (10 YR 3/3) en húmedo; franco-limosa; ligeramente plástico y adhesivo; estructura granular fina a muy fina. Raíces finas a muy finas aún muy abundantes, con nódulos y superficies oxidadas.
Go	30,0 - 45,0	Horizonte pardo-amarillento opaco (10 YR 4/3); arena franca; no plástico y ligeramente adhesivo, con oxidaciones conspicuas con una cobertura de 1-5%. Quiscajos más o menos abundantes.
Go-Gr	45,0 - 60,0	Horizonte pardo-amarillento grisáceo (10 YR 4/2) en húmedo; franco-arenosa; no plástico y ligeramente adhesivo. Grava cuarcífera muy abundante; las incrustaciones de hierro alcanzan una cobertura de 10%.
Gr-C	> 60,0	Roca madre en avanzado estado de meteorización, con matriz gris (7,5 Y 4/1) en húmedo, con oxidaciones que cubren hasta un 50% del horizonte. Sustrato semipermeable, sobre el cual se ubica la napa freática.

(Tabla 4) es característica de los suelos forestales con humus tipo moder en ambientes fríos y lluviosos.

Los perfiles de los dos bosques difieren en la mayor cobertura de oxidaciones que presenta el horizonte de transición Gr-C del bosque de *Nothofagus-Podocarpus* (Tabla 3), lo cual resultaría de un mayor contenido de hierro total del sustrato de este bosque (Tabla 5). Otra diferencia importante es la mayor profundidad de intrusión de raíces finas en el bosque mixto de

Nothofagus-Podocarpus. Este desarrollo de raíces finas en capas profundas podría reflejar un menor nivel de la napa freática.

La menor CIC del bosque de *Nothofagus-Podocarpus* se asocia a un menor porcentaje de saturación de bases, en relación al bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron* (Tabla 4). El alto porcentaje de saturación de bases en este último bosque se relaciona con una concentración de Ca en el complejo de intercambio cuatro veces superior a la de los demás iones e igualmente superior

al contenido de Ca intercambiable en el suelo del bosque de *Nothofagus-Podocarpus* (Tabla 5).

El bosque mixto de *Nothofagus-Podocarpus* presentó valores más altos de contenidos totales de N, C, P, Mg, Na, Fe y Al (Tabla 5). En contraste, los contenidos de P disponible y Mg intercambiable en el bosque *Nothofagus-Podocarpus* fueron menores que en el bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron* (Tabla 5). Los contenidos de los restantes cationes intercambiables y disponibles no diferían mayormente.

Ensayos de descomposición de hojas

La descomposición al final del ensayo alcanzó entre un 20 y 35% del peso inicial en el bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron*

TABLA 4

pH, capacidad de intercambio catiónico, % de saturación de bases, contenido de materia orgánica y relación C/N del horizonte Ah (0-10 cm) en suelos de dos tipos forestales de la Cordillera de Piuchué, Chiloé

pH, cation exchange capacity (CIC), percent base saturation, organic matter contents and C/N relation in the Ah horizon (0-10 cm) in two forest soils of the Cordillera de Piuchué, Chiloé

	Bosque de <i>Fitzroya- Pilgerodendron</i>	Bosque de <i>Nothofagus- Podocarpus</i>
pH	4,9	4,6
CIC (meq/100 g suelo)	33,1	20,4
% de saturación de bases	79,8	59,1
% de materia orgánica	59,7	71,8
C/N	41,4	36,4

TABLA 5

Contenidos totales, disponibles (disp.) e intercambiables (int.) de elementos (kg/ha) en el horizonte Ah (0-10 cm) en dos tipos forestales de la Cordillera de Piuchué, Chiloé. Los datos están referidos a una densidad del suelo de 0,13 g/cm³ para el bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron* y 0,12 g/cm³ para el bosque de *Nothofagus-Podocarpus*

Total, available (disp.), and exchangeable (int.) contents of elements (kg/ha) in the Ah horizon (0-10 cm) of two types of forest soils in the Cordillera de Piuchué, Chiloé. Values are referred to a density of 0,13 g/cm³ of soil for the *Fitzroya-Pilgerodendron* forest, and 0,12 g/cm³ for the *Nothofagus-Podocarpus* forest

Elementos	Bosque de <i>Fitzroya-Pilgerodendron</i>			Bosque de <i>Nothofagus-Podocarpus</i>		
	Total	int.	disp.	Total	int.	disp.
C	40.336,0			44.580,0		
N	975,0			1.224,0		
P	36,3		6,1	87,4		3,1
K	312,0	1,2	52,5	300,0	1,0	48,9
Ca	336,7	4,7		129,0	0,6	
Mg	174,2	1,4		185,4	0,2	
Na	26,3	0,3		36,2	0,3	
Fe	331,5			1.562,1		
Mn	18,7			6,0		
Al	1.786,9			1.983,7		

(Fig. 2) y entre 20 y 50% en el bosque de *Nothofagus-Podocarpus* (Fig. 3).

No se observó un decrecimiento marcado del peso seco de las hojas de las coníferas durante el período de estudio en el bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron* (Fig. 2). Solamente *Nothofagus dombeyi* mostró un decrecimiento continuo. La pérdida de peso de las hojas de esta última especie fue

significativamente mayor a la de *Fitzroya cupressoides* en los dos últimos muestreos (Fig. 2). A los 243 días desde el inicio del ensayo, la pérdida de peso de las hojas de *Fitzroya cupressoides* fue menor que para las otras dos especies estudiadas (Fig. 2). Mientras las hojas de *Pilgerodendron* y las de *Nothofagus* habían perdido cerca de un 30% de su peso, las hojas de *Fitz-*

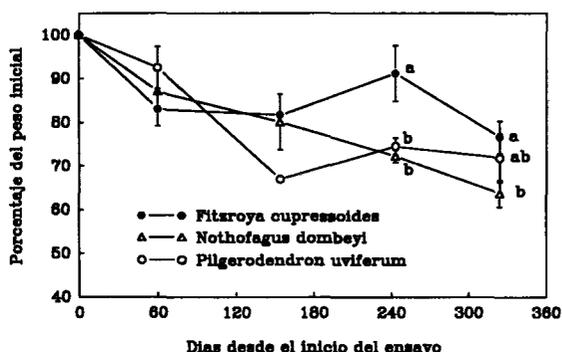


Fig. 2: Pérdidas de peso (% del peso inicial) de las hojas de 3 especies en el suelo del bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron* durante 10 meses de ensayo. Los puntos representan los promedios de 4 muestras por especie y las barras verticales las desviaciones estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre especies, de acuerdo a la prueba de Tukey para una fecha de muestreo.

Losses of mass (% of the initial dry weight) of leaves of 3 species on the floor of the *Fitzroya-Pilgerodendron* forest over a 10-months period. Symbols represent the means of four samples per species, the vertical bars are the standard deviations. Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among species in a given date according to Tukey's test.

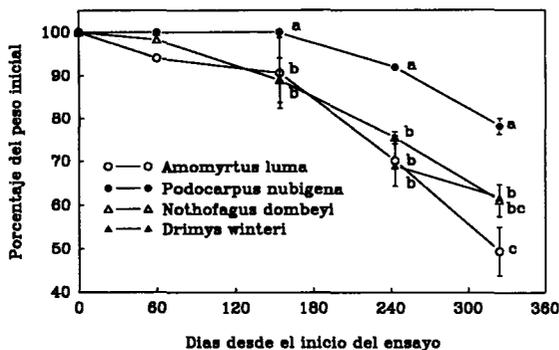


Fig. 3: Pérdidas de peso (% del peso inicial) de las hojas de 4 especies en el suelo del bosque de *Nothofagus-Podocarpus* durante 10 meses de ensayo. Los puntos representan los promedios de 4 muestras por especie y las barras verticales las desviaciones estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre especies, de acuerdo a la prueba de Tukey para una fecha de muestreo.

Losses of mass (% of the initial dry weight) of leaves of 4 species on the floor of the *Nothofagus-Podocarpus* forest over a 10-months period. Symbols represent the means of four samples per species, the vertical bars are the standard deviations. Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among species in a given date according to Tukey's test.

roya perdieron en el mismo período sólo un 10% de su biomasa inicial.

En el bosque de *Nothofagus-Podocarpus*, en contraste, decrecimientos importantes se produjeron en todas las especies, especialmente en la primavera (Fig. 3). Con respecto a *Nothofagus dombeyi*, que era común a los dos tipos de bosque, la tasa de descomposición de las hojas fue inicialmente más lenta en el bosque de *Nothofagus-Podocarpus*. A los 60 días se había degradado un 13% del peso original de las hojas de *Nothofagus* en el bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron* (Fig. 2), en tanto que en el bosque de *Nothofagus-Podocarpus* sólo se había perdido menos de un 5% del peso inicial (Fig. 3). Al término del ensayo, sin embargo, la pérdida acumulada de peso de las hojas de *Nothofagus* alcanzó un valor similar (ca. 40%) en ambos bosques.

En el bosque de *Nothofagus-Podocarpus*, la descomposición de las hojas de *Podocarpus nubigena* fue menor que la de las demás especies (Fig. 3). Estas diferencias fueron estadísticamente significativas en las tres últimas fechas del ensayo. *Podocarpus* no presentó signos de degradación durante los primeros cuatro meses del experimento, período en el cual tampoco se observaron cambios de color de las hojas. Al término del ensayo, también hubo diferencias significativas entre las pérdidas de peso seco de las hojas de *Drimys winteri* (ca. 40% de degradación) y las de *Amomyrtus luma* (ca. 50%). Esta última especie presentó la mayor descomposición acumulada al final del ensayo (Fig. 3).

Biomasa de la hojarasca y raíces

No hubo diferencia significativa entre los valores promedio de la biomasa de hojarasca colectada en verano entre los dos tipos de bosque (Tabla 6), aunque los valores más extremos y el mayor coeficiente de variación (78% vs. 52%) correspondieron al bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron*. Esto indica que la heterogeneidad espacial en la distribución de la hojarasca en el interior del bosque, debida a la variación en el microrrelieve y la distribución de claros del dosel, era mayor en el bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron*.

TABLA 6

Biomasa de hojarasca y raíces (t/há) de los suelos de ambos tipos forestales en Chiloé. Los datos representan un promedio de seis muestras
Litter and root biomass (t/ha) of two forest types in the Cordillera de Piuchué, Chiloé. Figures are the average of six replicates

	Bosque de <i>Fitzroya-Pilgerodendron</i>		Bosque de <i>Nothofagus-Podocarpus</i>	
	\bar{X}	DS	\bar{X}	DS
Hojarasca	13,9	10,8	14,7	7,6
Raíces finas (< 2 mm)	119,7	27,0	108,0	66,2
Raíces medias (2-5 mm)	28,8	16,8	51,0	1,9
Raíces gruesas (> 5 mm)	21,6	18,0	60,2	54,0
Total de raíces	170,1	61,8	219,2	122,1

No hubo diferencias significativas entre ambos tipos de bosque en la biomasa total de raíces (Tabla 6), pero sí en la biomasa de raíces de diferente grosor. En el bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron* el porcentaje de raíces finas (< 2 mm de diámetro) correspondió a un 70% del total, mientras que en el de *Nothofagus-Podocarpus* sólo fue un 49% (Tabla 6). Los sistemas radiculares en ambos bosques presentaron gran cantidad de nódulos visibles que pueden corresponder a asociaciones con microorganismos fijadores de nitrógeno atmosférico. Los valores de las desviaciones estándar indican que existía una marcada heterogeneidad espacial en la distribución de la biomasa de raíces en el suelo de ambos bosques.

DISCUSION

Los suelos de los bosques montanos de la Cordillera de Piuchué no corresponden a los suelos de tipo podzol descritos por Peralta *et al.* (1982) y Kühne *et al.* (1985) en bosques de *Fitzroya cupressoides* de la Cordillera de la Costa de Valdivia (39° 40'S), a una altitud similar, pero sujetos a un mayor grado de intervención humana. Aunque no se puede descartar la posibilidad que los suelos estudiados estén en

proceso de podzolización, las diferencias observadas también pueden deberse al mayor grado de impacto humano en los bosques en la zona de Valdivia, como se discute más adelante. Los suelos de la Cordillera de la Costa, tanto en Chiloé como en Valdivia, presentan una textura franco-limosa, moteados de oxidación y desarrollo de raíces con superficies oxidadas, lo que evidencia el movimiento vertical estacional de la napa freática. Los suelos de los bosques de la Cordillera de Piuchué carecen del típico estrato de "fierrillo", entre los 18-20 cm de profundidad, que Peralta *et al.* (1982) asocian al desarrollo de un bosque maduro de *Fitzroya* en Valdivia.

Los suelos más similares a los de los bosques de la Cordillera de Piuchué son los del perfil Cahuin en la Cordillera de la Costa de Osorno, 41°S (Kühne *et al.* 1985), que presentan coincidentemente un bajo grado de intervención antrópica.

Los datos de la capacidad de intercambio catiónico (CIC) en los bosques estudiados de Chiloé muestran valores hasta tres veces superiores a los encontrados en otros bosques de coníferas del sur de Chile (Tabla 7), como los de *Fitzroya cupressoides* en la Cordillera de la Costa de Valdivia y los de *Araucaria araucana* en Conguillío. A la vez, los suelos de Chiloé tienen una CIC igual a la mitad del valor registrado en

TABLA 7

Capacidad de intercambio catiónico (CIC) y porcentaje de saturación de bases (% SB) de los suelos superficiales de distintos tipos forestales chilenos. Fuente: Peralta (1975)

Cation exchange capacity (CIC) and percentage of base saturation (% SB) of different forest soils in southern Chile. Source: Peralta (1975)

Tipo forestal	CIC (meq/100 g suelo)	% SB
Bosque de alerce Cordillera Pelada (40°30'S)	11,0	19,0
Bosque de <i>Araucaria</i> Conguillío (38°30'S)	7,7	5,2
Bosque valdiviano siempreverde Puyehue (40°30'S)	67,7	8,1

un bosque valdiviano dominado por especies siempreverdes laurifolias (Tabla 7). La diferencia entre las CIC de los bosques de *Fitzroya cupressoides* en la Cordillera de Chiloé y Valdivia puede estar relacionada con el mayor contenido de materia orgánica en los suelos del área de estudio (59,7% y 71,8% en Chiloé), en comparación a los de la Cordillera de Valdivia (5,9%, Peralta 1975). El bajo contenido de materia orgánica de los suelos del bosque de *Fitzroya* en Valdivia podría relacionarse a la historia de tala de los bosques en el sector, que resultaría en una mayor lixiviación de nutrientes, acelerando la podzolización y la erosión superficial (cf. Peralta 1975).

Los suelos de Chiloé presentan también un alto porcentaje de saturación de bases en comparación con suelos de otros bosques del sur de Chile (Tabla 7). Este resultado indica que estos suelos están sujetos a un menor lavado de nutrientes, los cuales quedarían retenidos en los horizontes superficiales del suelo.

Ensayos de descomposición de hojas

Los resultados de los ensayos de descomposición en las coníferas demuestran que al final del ensayo las hojas *Podocarpus nubigena* y *Fitzroya cupressoides* presentaron una mayor persistencia en comparación con *Pilgerodendron uviferum*. Las hojas de *Podocarpus* son de mayor tamaño y coriáceas (Tabla 1), lo que podría explicar en parte esta diferencia, ya que las hojas más pequeñas facilitarían la acción degradadora de los microorganismos. En general, las hojas de angiospermas laurifolias perdieron más peso que las coníferas en ambos bosques (Fig. 2). *Amomyrtus luma*, una de las angiospermas con menor área foliar (Tabla 1), presentó la mayor descomposición al final del ensayo.

En los bosques templados del hemisferio Norte las coníferas presentan también bajas tasas de descomposición, debido al alto contenido de compuestos fenólicos en sus hojas que inhiben la actividad de los microorganismos del suelo (Baldwin et al. 1984). Esto explicaría también las diferencias observadas entre las hojas de

angiospermas y coníferas en el bosque de Chiloé.

En el área de estudio, el efecto inhibitorio asociado a las bajas temperaturas de invierno fue detectable en el bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron*. No se detectaron pérdidas de peso seco de las hojas de *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uviferum* durante la mayor parte del período de estudio (Fig. 2). Durante el invierno, el bosque estudiado presentó una capa de nieve de aproximadamente 15 cm que permaneció durante una semana. En cambio, en el bosque de *Nothofagus-Podocarpus* (Fig. 2), ubicado a menor altitud y donde la caída de nieve es sólo esporádica, se observó un decrecimiento continuo del peso seco de las hojas en todas las especies durante el año.

Biomasa de hojarasca y raíces

Puesto que para los bosques siempreverdes de Chile no existen antecedentes sobre la biomasa de hojarasca, ni sobre la biomasa de raíces, se realizaron comparaciones con bosques montanos tropicales y de otras regiones templadas. La biomasa de hojarasca de los bosques *Fitzroya-Pilgerodendron* y de *Nothofagus-Podocarpus* es inferior a los promedios para los bosques de coníferas de la costa Pacífico de Norteamérica. Con respecto a los bosques tropicales, los valores de Chiloé (Tabla 6) son mayores que el de un bosque montano en Nueva Guinea y menores que los de bosques de tierras bajas en Venezuela (Tabla 8). Esta alta biomasa de hojarasca en las zonas tropicales bajas podría estar asociada a la mayor productividad en comparación a las zonas templadas.

En los bosques de *Fitzroya-Pilgerodendron* y de *Nothofagus-Podocarpus* la biomasa de raíces finas es más del doble de la registrada en bosques tropicales de zonas bajas y más de 10 veces mayor que la registrada en otros bosques montanos templados y tropicales (Tabla 8). Valores tan altos como los estimados en los bosques montanos de Chiloé no han sido documentados para otros bosques (Vogt et al. 1986). Los bosques estudiados presentan una gran cantidad de raíces finas con nó-

TABLA 8

Biomasa de hojarasca y raíces en algunos bosques tropicales y en bosques de coníferas del Noroeste de USA (Vogt *et al.* 1986)
Litter and root biomass in some tropical forests and in temperate conifer forests of the Pacific northwest USA (Vogt *et al.* 1986)

Tipo Forestal	Localidad	Latitud	Altitud (m)	Biomasa de hojarasca (t/há) Media	DS	Biomasa de raíces finas (t/há) Media	DS
Bosque tropical de tierras bajas	Venezuela	2°N	75	143,8 (N=10)	130,1	67,8 (N=11)	29,6
Bosque tropical montano	Nueva Guinea	6°S	2.500	6,5 (N=1)	—	2,8 (N=1)	—
Bosque templado de coníferas <i>Pseudotsuga menziessi</i>	Oregon	44°N	305-790	33,6 (N=4)	15,8	17,2 (N=5)	6,2
Bosque templado de coníferas <i>Pseudotsuga menziessi</i>	Washington	47°N	100-2.100	23,9 (N=12)	7,7	5,3 (N=5)	2,9

dulos que forman una malla densa y continua en el suelo, que oponen una alta resistencia a la penetración de la pala al tomar las muestras. Este abundante desarrollo del sistema radicular impediría el lavado de nutrientes hacia los horizontes inferiores del suelo, contribuyendo al alto porcentaje de saturación de bases del horizonte superficial (Tabla 4).

En conclusión, el abundante desarrollo radicular fino, especialmente en los horizontes superficiales del suelo, podría representar una estrategia de conservación de nutrientes en los bosques montanos de la costa de Chiloé. Stark & Jordan (1978) han documentado que la absorción de nutrientes directamente desde la capa de humus del bosque tropical previene pérdidas por lavado en su forma disponible. Esta propiedad, junto con la descomposición continua de la materia orgánica a lo largo del año, confieren al suelo características químicas, como alto CIC y porcentaje de SB, que favorecen el desarrollo del bosque.

Ambos bosques estudiados, pero en particular el bosque de *Fitzroya-Pilgerodendron*, exhiben una sorprendentemente alta biomasa de plantas epífitas, incluyendo líquenes, musgos, hepáticas y helechos del género *Hymenophyllum*. Hemos estimado

la biomasa (peso seco) de epífitas de un árbol adulto de *Fitzroya cupressoides* (altura 10,2 m, dap = 17,1 cm) en 2 kg, lo que permite estimar la biomasa de epífitas por hectárea en 3-4 t (G. Parker, C. Pérez & J.J. Armesto, datos no publicados). Esta alta biomasa de epífitas podría contribuir también al ingreso de nutrientes y materia orgánica al suelo, a través de caída de hojarasca, escurrimiento de lluvia bajo la copa y por el tronco, y fijación de N por algas y líquenes epífitos (e.g., Forman 1975, Jordan *et al.* 1980).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a J. Aguila, J.C. Aravena, S. Armesto, A. Correa, A. Segura, J. Silva y B. Caifeo por su colaboración en las difíciles condiciones de terreno, al Dr. Jess Parker por sus sugerencias, a R. Avilés por asesoría estadística y a dos revisores anónimos por sus críticas. Este estudio fue financiado en parte por FONDECYT (860-1988) y por un Grant del DAAD a B. Ruthsatz.

LITERATURA CITADA

- BALDWIN IT, RK OLSON & WA REINERS (1984) Protein binding phenolics and the inhibition of nitrification in subalpine balsam fir soils. *Soil Biology and Biochemistry* 15: 419-424.
BENOIT RE & RL STARKEY (1968) Inhibition of decomposition of cellulose and some other carbohydrates by tannin. *Soil Science* 105: 291-296.

- DAVIS RI (1971) Relation of polyphenols to decomposition of organic matter and to pedogenetic processes. *Soil Science* 11: 80-85.
- DI CASTRI F & E HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Universidad Católica de Chile. Santiago.
- ELLENBERG H, R MAYER & J SCHAUERMANN (1986) *Ökosystemforschung*. Ulmer Verlag, Stuttgart, W. Germany.
- FOGEL R & K CROMACK (1977) Effect of habitat and substrate quality on Douglas fir litter decomposition in western Oregon. *Canadian Journal of Botany* 55: 1632-1640.
- FORMAN RTT (1975) Canopy lichens with blue-green algae: A nitrogen source in a Colombian rain forest. *Ecology* 56: 1176-1184.
- HOLDGATE MW (1961) Vegetation and soils in the South Chilean islands. *Journal of Ecology* 49: 559-580.
- JORDAN C, F GOLLEY, J HALL & J HALL (1980) Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an Amazonian rain forest. *Biotropica* 12: 61-66.
- KRETZSCHMAR R (1984) *Kulturtechnisch-bodenkundliches Praktikum*. Universität Kiel, Kiel, W. Germany.
- KUHNE A, M PERALTA, P EGUILLOR & E OYANEDEL (1985) Distribución, características, potencialidad y manejo de los suelos bajo alerce, *Fitzroya cupressoides* en la X Región. *Boletín Técnico de la Corporación Nacional Forestal* 18: 1-89.
- MEENTEMEYER V (1978) Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465-472.
- PERALTA M (1975) Suelos, ecología y silvicultura del bosque nativo chileno. *Bol. Técnico* 31, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago.
- PERALTA M, M IBARRA & E OYANEDEL (1982) Suelos del tipo forestal alerce. *Boletín de Ciencias Forestales* 2: 39-51.
- RUTHSATZ B & C VILLAGRAN (1991) Vegetation pattern and nutrient ecology of a Magellanic moorland on the Cordillera de Piuchué in Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* (This volume).
- SACHS L (1985) *Angewandte statistik*. Springer-Verlag. Berlin.
- SALOT P (1969) Étude géologique dans l'île de Chiloé (Chili). *Bulletin de la Société Géologique de France* 7: 388-399.
- SCHEEFER F & P SCHACHTSCHABEL (1984) *Lehrbuch der Bodenkunde*. Enke, Stuttgart, Germany.
- SCHLICHTING E & HP BLUME (1969) *Bodenkundliches Praktikum*. Parey, Hamburg-Berlin. Germany.
- STARK NM & CF JORDAN (1978) Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. *Ecology* 59: 434-437.
- VILLAGRAN C (1985) Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 57-69.
- VOGT KA, CC GRIER & DJ VOGT (1986) Production, Turnover, and Nutrient Dynamics of Above- and Bellowground Detritus of World Forests. *Advances in Ecological Research* 15: 303-377.
- WATTERS WA & CA FLEMING (1972) Contributions to the geology and paleontology of Chiloé island, southern Chile. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 263: 369-408.
- WITTICH W (1961) *Die Grundlagen der Stickstoffernährung des Waldes und Möglichkeiten für ihre Verbesserung*. Der Stickstoff, 335-339, Verl. Stalling, Oldenburg.