

Indices de esclerofilia en relación a la calidad química de la hojarasca y al grado de mineralización potencial del nitrógeno del suelo superficial del bosque de "olivillo" (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) en Chile

Indices of sclerophylly in relation to the chemical quality of litter, and to the potential mineralization of nitrogen in the surface soils of "olivillo" (*Aextoxicon punctatum*. R. et Pav.) forests in Chile

CECILIA PEREZ

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

RESUMEN

Debido a que los bosques de "olivillo" de la costa de Chile se encuentran distantes de la mayoría de fuentes de ingreso atmosférico de nitrógeno (e.g. óxidos nitrosos emitidos desde las industrias), y por otra parte, se distribuyen sobre rocas metamórficas pobres en nitrógeno; el proceso de mineralización del nitrógeno orgánico, constituiría una vía de ingreso importante de este elemento a los bosques. En este estudio se investigó en ensayos de incubación en el laboratorio, el proceso de mineralización potencial del nitrógeno del suelo superficial bajo las agrupaciones monoespecíficas de árboles en el bosque de "olivillo". El estudio se realizó en 8 sitios: Fray Jorge IVA, Fray Jorge IVB, Zapallar, Isla Mocha, Fundo San Martín, Abtao, Isla Alao e Isla Guafo. Se encontró que el grado de mineralización potencial del nitrógeno está asociado a la esclerofilia de las hojas y a la calidad química de la hojarasca. Así, la mayor esclerofilia en las hojas del "olivillo", dada por relaciones C/N y Ca/K altas, determina una hojarasca de menor calidad (con bajos contenidos de fósforo), asociada a una menor mineralización potencial del nitrógeno del suelo; lo contrario se observa en *Rhaphithamnus spinosus* y distintas especies del género *Myrceugenia*. Se sugiere que la mayor esclerofilia desarrollada por el "olivillo", en relación a las últimas especies, respondería tanto a una sequía fisiológica en el ambiente del dosel de estos bosques, como también a un uso más eficiente de los nutrientes en suelos con una lixiviación potencialmente alta en la zona templado-lluviosa del sur de Chile.

Palabras claves: sequía fisiológica, eficiencia de nutrientes, relictos, relación C/N foliar.

ABSTRACT

Considering that the coastal "olivillo" rainforests of southern Chile are far away from any atmospheric source of nitrogen (e.g. N-oxides from industrial emissions), and that they grow on N-poor metamorphic substrates, the mineralization of organic nitrogen would be an important input of this element to these forests. In this study, I investigated the process of potential nitrogen mineralization through incubation assays of surface soils in the laboratory, taken from 8 sites in monospecific "olivillo" groves in *Aextoxicon punctatum* forests. The study sites were: Fray Jorge IVA, Fray Jorge IVB, Zapallar, Isla Mocha, Fundo San Martín, Abtao, Isla Alao, and Isla Guafo. I found that the potential mineralization of nitrogen is related to the degree of sclerophylly of leaves and to the chemical quality of litter. The leaves of *Aextoxicon punctatum* are more sclerophyllous (higher C/N and Ca/K ratios), have lower litter quality (lower % P), and a lower potential mineralization of nitrogen than those of *Rhaphithamnus spinosus*, and of different species of *Myrceugenia*. I propose that the higher sclerophylly shown by *Aextoxicon punctatum*, compared to the other species, develops as a response to the physiological drought conditions present in the environment of the emergent canopy in these coastal forests; and to a more efficient use of nutrients as it grows on soils with a high potential lixiviation in the temperate rainforests of Southern Chile.

Key words: physiological drought, nutrient efficiency, relict forests, C/N ratio of leaves, evergreen forest.

INTRODUCCION

Las características morfofisiológicas y la calidad química del follaje desempeñan un rol importante en el proceso de descomposición de la hojarasca y en el aporte de nutrientes a los suelos. En los bosques templados siempreverdes de la costa del sur de Chile, el proceso de mineralización del nitrógeno desde la materia orgánica es particularmente importante, debido al bajo contenido de nitrógeno del sustrato geológico (Saliot 1969, Watters & Fleming 1972, Illies 1960, Muñoz 1960) y a los bajos ingresos a través de las precipitaciones en áreas costeras (Hedin & Campos 1992). Además, la alta capacidad de fijación de fósforo de las cenizas volcánicas (Galindo *et al.* 1971), componentes importantes de los suelos del valle central y Cordillera de los Andes al sur de los 37° S, y el bajo ingreso atmosférico de fósforo en prácticamente todos los ecosistemas (Stevenson 1986), sugieren también que la disponibilidad de este elemento en los bosques templados de Chile, depende en gran medida de la mineralización de la materia orgánica. Una característica morfofisiológica de las hojas, en estrecha relación con las características químicas, es el grado de esclerofilia (contenido de fibra), entendida como el grado de resistencia constitucional de la hoja. Weinberger *et al.* (1973) documentan que, entre las especies arbóreas chilenas, existe un mayor grado de esclerofilia en las especies termófilas (e.g. *Aextoxicon punctatum*, *Persea lingue*) y en las resistentes al frío (e.g. *Myrceugenia crhysoarpa*), mientras que las especies de sombra presentan, en general, hojas mesofíticas (e.g., *Myrceugenia planipes* y *Luma apiculata*). Se han propuesto índices de esclerofilia en base a la calidad química del follaje. Loveless (1961, 1962) demuestra que el mayor grado de esclerofilia está asociado con un menor contenido de fósforo y proteína en las hojas. Este autor define el grado de esclerofilia como la razón fibra/proteína [(peso seco de fibra cruda/peso seco de proteína cruda) x 100].

Debido a que un mayor contenido de fibra en la hoja está asociado a un mayor

contenido de carbono y menor de nitrógeno, se ha utilizado también la relación carbono/nitrógeno (C/N) para evaluar el grado de esclerofilia, indicando una relación C/N alta, un mayor grado de esclerofilia. Haas & Kausch (1966) han mostrado por otra parte, que existe una correlación positiva entre el grado de esclerofilia con el contenido de calcio y la relación Ca/K en las hojas.

El objetivo de este trabajo es analizar la relación entre el grado de esclerofilia de las hojas, la calidad química de la hojarasca, y el proceso de mineralización potencial del nitrógeno en el bosque de "olivillo" de Chile. Si existe una relación entre las ca-

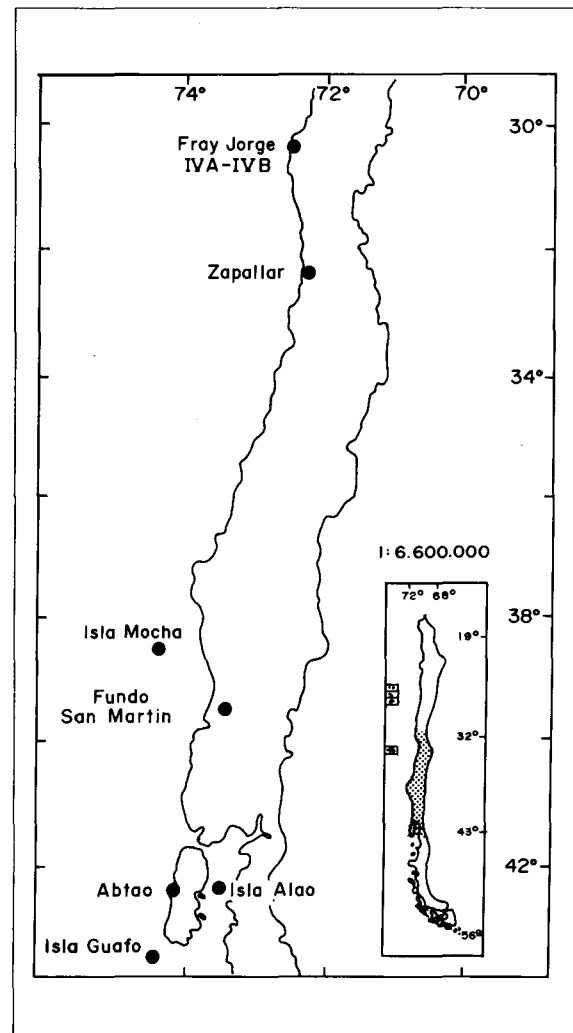


Figura 1: Sitios de estudio.

Study sites.

racterísticas químicas de las hojas y la mineralización del nitrógeno en el suelo, aquellos bosques con una composición florística y estructura similar de la vegetación, como es el caso de los extremos distribucionales "relictos" del bosque de "olivillo" en Chile (Pérez & Villagrán, en prensa), podría traer como consecuencia una calidad química similar de hojarasca que ingrese a los suelos y, por lo tanto, características químicas también similares, aún cuando difieran en sustrato geológico.

MATERIALES Y METODO

Se estudiaron 8 bosques dominados por *Aextoxicon punctatum*, entre los 30 y 43° de latitud sur, en las vertientes oriental y occidental de la Cordillera de la Costa y a lo largo de las zonas climáticas mediterránea y templada lluviosa de Chile (Fig. 1). En la Tabla 1 se muestran las coordenadas geográficas y las características topográficas y climáticas de las localidades estudiadas. En la comparación latitudinal se incluyó un mayor número de localidades a lo largo del rango de distribución del "olivillo". Una detallada descripción de la flora, vegetación, suelos y geología del área de estudio se entrega en Pérez & Villagrán (en prensa).

En cada sitio de estudio se colectaron separadamente las hojas maduras del follaje de

tres individuos adultos de aquellas especies arbóreas que eran dominantes y formaban agrupaciones monoespecíficas en el bosque. Bajo cada agrupación monoespecífica se tomaron tres muestras de hojarasca (horizonte O1). Las muestras se secaron al aire libre y se pulverizaron en un molino para su análisis químico. Adicionalmente, y siempre bajo agrupaciones monoespecíficas, se tomaron tres muestras de suelo superficial (horizonte Ah, 0-10 cm) que se secaron al aire libre y se tamizaron a 2 mm. Se realizaron los siguientes análisis químicos de la hoja y hojarasca:

a) Contenido total de carbono: De acuerdo al método de Lichterfelder (Steubing 1967), mediante la oxidación de la materia orgánica en una solución de ácido sulfúrico concentrado y dicromato de potasio. Determinación fotométrica.

b) Contenido total de nitrógeno: De acuerdo al método de Kjeldahl (Steubing 1967), mediante la extracción del nitrógeno orgánico con ácido sulfúrico concentrado, previa ebullición durante media hora en un digestor Kjeldahl. Para la destilación del extracto se utilizó una solución de hidróxido de sodio al 32%; la determinación del nitrógeno se realizó mediante titulación con NaOH (0,1n).

c) Contenidos totales de P, Ca y K en el follaje y hojarasca, mediante extracción con ácido nítrico concentrado utilizando el digestor de alta presión Bergerhof. En la determinación colorimétrica del fósforo se

TABLA I

Ubicación geográfica, características topográficas y climáticas de las localidades de estudio.
Geographical coordinates, topographic and climatic characteristics of the study sites.

| Localidad | Latitud (S) | Longitud (W) | Altitud (msm) | Exposición | Pendiente (°) | Precipitación anual (mm) | Temperatura anual (°C) |
|--------------------|----------------|-----------------|------------------|------------|------------------|-----------------------------|---------------------------|
| Fray Jorge IV A | 30°40' | 71°40' | 550 | S-SW | 12 | 127 | 14.4 |
| Fray Jorge IV B | 30°40' | 71°40' | 500 | W | 15 | « | « |
| Zapallar | 32°33' | 71°30' | 350 | E-SE | 22 | 384 | 14.2 |
| Isla Mocha | 38°21' | 73°58' | 200 | - | 0 | 1260 | 12.7 |
| Fundo San Martín | 39°00' | 73°07' | 15 | - | 0 | 2348 | 11.9 |
| Abtao (Chiloé) | 42°20' | 74°08' | 100 | W-SW | 15 | 2411 | 10.7 |
| Isla Alao (Chiloé) | 42°35' | 73°16' | 40 | N-NE | 20 | 2446 | 9,5 |
| Isla Guafo | 43°37' | 74°45' | 90 | S | 10 | 1409 | 9,7 |

utilizó el método del molibdeno azul y la determinación de los cationes se realizó con el espectrofotómetro de absorción atómica (AAS) (Steubing 1967).

d) Mineralización potencial del nitrógeno. Previa mezcla y homogenización, se incubaron las tres muestras de suelo superficial humedecidas a ca. 60% de la capacidad de campo y a 20°C de temperatura en una estufa incubadora, durante un periodo de 7 días (Zöttl 1956).

Para la determinación de los contenidos de nitrato y amonio se utilizó una solución al 1% del sulfato de aluminio potásico $KAl(SO_4)_2$ y destilación fraccionada según Kjeldahl (bajo condiciones levemente alcalinas se destila primero el amonio y, posteriormente, el nitrato es reducido y destilado como amonio). La determinación del contenido de amonio se realizó por titulación. La suma de ambos contenidos corresponde al total de nitrógeno mineralizado durante el ensayo.

La tasa de descomposición se determinó "in situ" para tres especies dominantes del bosque de "olivillo"; *Aextoxicon punctatum*, *Laurelia philippiana* y *Luma apiculata*, a partir de la pérdida de peso seco en hojas colectadas directamente de los árboles en el día previo al ensayo. El ensayo se llevó a cabo en la localidad de Cole-Cole, en el Parque Nacional de Chiloé y se inició en febrero de 1990, durante el verano. Se pesaron 16 muestras equivalentes de ca. de 10g de hojas por especie, incluyendo el pecíolo. Cada muestra se colocó en una bolsa de malla plástica de 2mm de tamiz. Las bolsas se cubrieron con el suelo superficial y hojarasca extraídos, de tal forma que toda la bolsa quedara 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, en Mayo, Agosto, Noviembre y Febrero de 1991. En cada fecha se recuperaron cuatro muestras por especie, se llevaron al laboratorio, se lavaron cuidadosamente para remover el suelo adherido, se secaron en un horno a 70°C por 48 horas, luego se pesaron para la estimación de la pérdida de biomasa ocurrida en un determinado periodo de tiempo.

Para discriminar si existen diferencias significativas entre los índices de esclerofilia de las hojas y las pérdidas de peso seco entre las especies, se realizó un análisis de varianza (Sachs 1984).

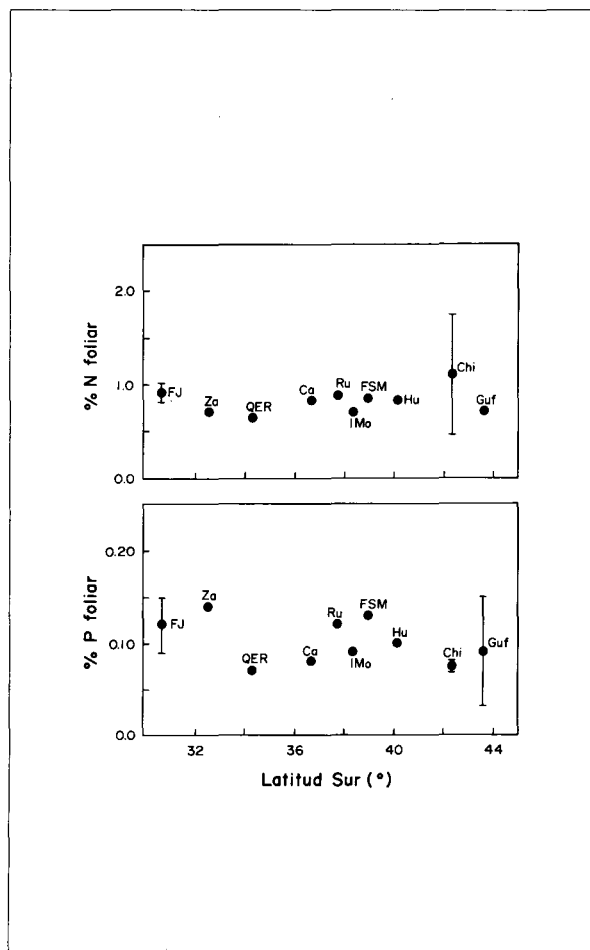


Figura 2: Contenidos de nitrógeno y fósforo foliar de la especie *Aextoxicon punctatum* a lo largo del gradiente latitudinal. FJ: promedio para los sitios de Fray Jorge, Za: Zapallar, QER: Quebrada El Roble, Ca: Cerro Cayumanque, Ru: Quebrada Rucaraqui, IMo: Isla Mocha, FSM: Fundo San Martín, Hu: Hueicolla, Chi: promedio para los sitios de Chiloé, Guf: Isla Guafo. Sólo las localidades de Fray Jorge y Chiloé presentan desviaciones standard debido a que se trata de un promedio de diferentes sitios.

Nitrogen and phosphorous foliar contents of *Aextoxicon punctatum* along the latitudinal gradient. FJ: The average for Fray Jorge sites, Za: Zapallar, QER: Quebrada El Roble, Ca: Cerro cayumanque, Ru: Quebrada Rucaraqui, IMo: Isla Mocha, FSM: Fundo San Martín, Hu: Hueicolla, Chi: The average for Chiloé sites, Guf: Isla Guafo. Only the localities of Fray Jorge and Chiloé represent averages of different sites.

RESULTADOS

Grado de esclerofilia del follaje

La especie *Aextoxicon punctatum* presenta el mayor índice C/N, denotando así un mayor grado de esclerofilia de sus hojas. *Rhaphithamnus spinosus* presenta valores significativamente menores de este índice de esclerofilia, en comparación con *Myrceugenia planipes* y *Myrceugenia correifolia* (Tabla 2).

Para el índice Ca/K, el mayor valor de esclerofilia obtenido lo presenta nuevamente *Aextoxicon punctatum*. El contenido de fósforo es bajo y no varía significativamente entre las especies comparadas (0,10-0,19% P).

En la Fig. 2 se muestra que los contenidos de N y P foliar del "olivillo" son relativamente constantes en el gradiente latitudinal estudiado.

Calidad de la hojarasca de las distintas especies y mineralización potencial del nitrógeno del suelo

Las hojas de *Rhaphithamnus spinosus*, con bajos índices de esclerofilia en sus hojas (bajas relaciones C/N y Ca/K) presenta contenidos significativos altos de fósforo ($P < 0,05$) en la hojarasca, y los valores relativos más altos de mineralización del nitrógeno. Por el contrario, *Aextoxicon punctatum*, con los índices de esclerofilia más altos (altas relaciones C/N y Ca/K) en sus hojas (Tab. 2), presenta bajos contenidos de fósforo en la hojarasca y valores relativamente bajos de mineralización potencial del nitrógeno (Fig.3). *Laurelia philippiana* y las Myrtáceas, *Myrceugenia obtusa* y *Myrceugenia correifolia*, con índices intermedios de esclerofilia en sus hojas, y mayores contenidos de P en su hojarasca que el "olivillo", presentan también mayor mineralización potencial del nitrógeno que el "olivillo" (Fig. 3).

Ensayos de descomposición "in situ"

Las curvas de la pérdida de peso seco durante el año de realización del ensayo muestran al "olivillo" como la especie que

TABLA 2

Valores promedio de los índices de esclerofilia de las hojas de las especies más frecuentes del bosque de «olivillo». Especies con letras iguales, indican que no existen diferencias significativas entre los valores (significancia de un 5%), según el test de Tukey. Entre paréntesis se indican las desviaciones estandar.)

Average values of sclerophylly index in leaves of dominant species in «olivillo» forest. Species with the same letter in a column, indicate that there is no statistically significant differences among the observed values (5% significance level), according to Tukey's test. Standard deviations indicated in parentheses.

| Especies | C/N | Ca/K |
|--------------------------------|------------------------|--------------------|
| <i>Aextoxicon punctatum</i> | 57.07 c (9.13) | 2.06 c (0.67) |
| <i>Myrceugenia correifolia</i> | 47.25 c,b (3.34)' | 0.61 a,b (0.31) |
| <i>Drimys winteri</i> | 43.92 c,a,b (13.58) | 0.31 b (0.10) |
| <i>Myrceugenia planipes</i> | 41.42 b (7.32) | 1.19 a (0.51) |
| <i>Laurelia philippiana</i> | 36.42 a,b (5.31) | 0.81 a,b (0.37) |
| <i>Rhaphithamnus spinosus</i> | 27.28 a (3.95) | 0.74 a,b (0.13) |

presenta la menor tasa de descomposición (Fig. 4). Al final del ensayo (luego de 13 meses) las hojas de *Luma apiculata* han perdido ca. del 90% del peso seco inicial, mientras que *Laurelia philippiana* y *Aextoxicon punctatum* entre un 60% y 50%.

DISCUSION

Considerando el bajo contenido de fósforo foliar de las especies estudiadas (0,10–

0,19%), todas ellas pueden clasificarse como esclerófilas, de acuerdo a la escala de valores propuesta por Loveless (1966), siendo aún inferiores a los encontrados para las especies esclerófilas de Chile central (Oechel & Lawrence 1981). Loveless constata una mayor esclerofilia en las hojas de las plantas que crecen en suelos con bajos contenidos de fósforo. En base a esta observación postula que una disminución en la absorción de fósforo traería como consecuencia una disminución en la síntesis

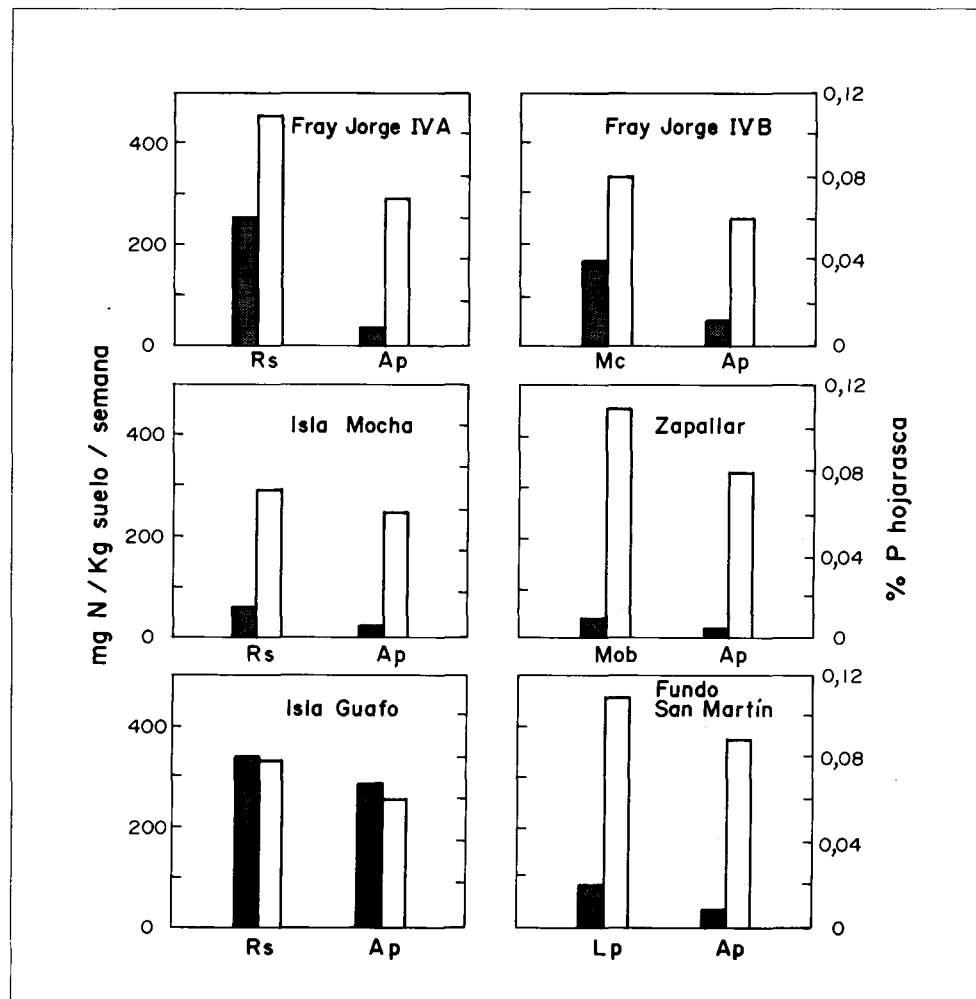


Figura 3: Mineralización potencial del nitrógeno en ensayos de incubación del suelo superficial (barras negras) y % de fósforo de la hojarasca (barras blancas) de muestras colectadas bajo agrupaciones monoespecíficas en los distintos sitios de estudio. Rs: *Rhaphithamnus spinosus*, Ap: *Aextoxicon punctatum*, Mp: *Myrceugenia planipes*, Mob: *Myrceugenia obtusa* y Lp: *Laurelia philippiana*.

Potential nitrogen mineralization in incubation essays at the laboratory of surface soils (black columns) and % of phosphorus in litter (white columns) of samples collected from monospecific groups at the different study sites. The symbols for the species are: Rs: *Rhaphithamnus spinosus*, Ap: *Aextoxicon punctatum*, Mp: *Myrceugenia planipes*, Mob: *Myrceugenia obtusa* y Lp: *Laurelia philippiana*.

sis de proteínas, y, por lo tanto, una mayor proporción de carbono (fibra) en relación al nitrógeno. Esta hipótesis es plausible ya que este mismo autor encuentra una correlación positiva entre el % de proteína en la hoja y el contenido de fósforo foliar. Por otro lado, al aumentar la dureza de la hoja (mayor proporción de fibra), se inhibiría la transpiración y, por lo tanto, la salida de agua y nutrientes de la planta. Este proceso implica un uso más eficiente de los nutrientes en los suelos con baja disponibilidad de ellos. En favor de esta hipótesis, Loveless (1966) encuentra altos valores osmóticos en las hojas de las especies esclerófilas. Aún cuando todas las especies analizadas en este estudio son esclerófilas de acuerdo a sus bajos contenidos de P foliar, los otros índices de esclerofilia em-

pleados (relaciones C/N y Ca/K), muestran al "olivillo" como la especie más fuertemente esclerófila de la comunidad. ¿Cómo se explica entonces que el "olivillo", una especie característica del bosque templado lluvioso del sur de Chile presente marcas características esclerófilas?. A partir de las observaciones y los resultados encontrados en este trabajo y, a los datos disponibles en la literatura, esta pregunta se puede responder, por ahora, en forma más bien especulativa. Si se considera la distribución preferentemente costera de esta especie, la fuerte influencia oceánica, con ingresos atmosféricos dominados por aerosoles de sales marinas y bajos niveles de los nutrientes limitantes para las plantas, (Hedin & Campos 1992), se explicaría el reforzamiento de la

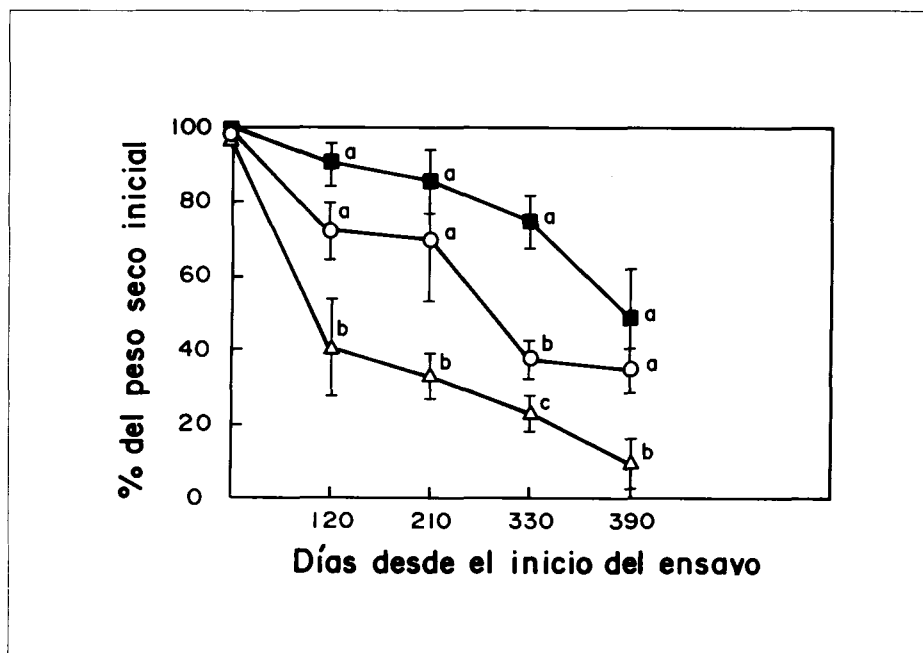


Figura 4. Pérdidas de peso (% del peso seco inicial) de las hojas de 3 especies arbóreas durante los 12 meses de duración del ensayo, en los suelos de un bosque de "olivillo" situado en el sector Cole-Cole del Parque Nacional Chiloé, Chile. Los puntos representan valores promedio de cuatro muestras por especie y las barras verticales las desviaciones estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre especies, en cada fecha de muestreo, de acuerdo a la prueba de Tukey para una fecha de muestreo. Los cuadrados negros corresponden a *Aextoxicon punctatum*, círculos blancos a *Laurelia philippiana* y los triángulos blancos a *Luma apiculata*.

Losses of mass (% of the initial dry weight) of leaves of 3 species during 12-months of field incubation, on the floor of a "olivillo" forest located at the Cole-Cole sector of Chiloé National Park, Chile. 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. Black squares belong to *Aextoxicon punctatum* leaves, white circles to *Laurelia philippiana*, and white triangles to *Luma apiculata*.

esclerofilia del "olivillo". El alto contenido de sales en suspensión determinaría un potencial hídrico bajo, pese a la alta humedad atmosférica. Es decir, de no existir la característica esclerófila se generaría en el dosel un ambiente de sequía fisiológica que favorecería la transpiración en las copas de los árboles. Características tales como presencia de tricomas estrellados muertos en el envés de la hoja del "olivillo" (Alberdi & Oyarse 1976), que limitan el contacto del aire circulante con los estomas, pueden también considerarse como adaptaciones que inhiben la transpiración. Asimismo, la flora epifítica asociada al "olivillo" costero también presenta adaptaciones en el mismo sentido, como el fuerte desarrollo de tejidos suculentos en las hojas de *Sarmienta repens* y las distintas especies de *Peperomia* y *Griselinia*.

Además de disminuir la transpiración, la esclerofilia puede considerarse como una adaptación de las plantas para un uso más eficiente de los nutrientes en el ecosistema. Efectivamente, en este trabajo se muestra que las especies esclerófilas originan hojarasca de baja calidad, lo cual retarda el proceso de descomposición de la materia orgánica en el suelo (Fig. 4). La hojarasca con bajos contenidos de P disminuye la tasa de mineralización de nutrientes, como el N y el P, hacia el suelo, actuando así como un mecanismo de retroalimentación positiva a través de la intensificación del stress de P en sitios con baja disponibilidad de P (Vitousek 1982). Efectivamente los suelos de los sitios estudiados presentan niveles muy bajos de fósforo disponible para las plantas, con valores que fluctúan entre 0,111–0,016 mg/100 g suelo (Pérez & Villagrán, en prensa).

Las diferencias significativas en los contenidos de P en la hojarasca que se registran entre las distintas especies, no se observan en las hojas. Ello sugiere un mecanismo de reabsorción de este elemento en algunas especies previamente a la caída de las hojas. Este mecanismo de compensación funcionaría en árboles que absorben bajos niveles de P, manteniendo sin embargo los niveles internos promedios de P en sus hojas, a pesar de la baja disponibilidad en el suelo. Este proceso contribuiría así a

una utilización más eficiente del recurso. Otro mecanismo de conservación de P del ecosistema que puede estar actuando en los bosques de "olivillo" es la presencia de endomicorrizas ericoides que ha sido detectada para esta y otras especies del bosque templado lluvioso de Chile (Garrido 1988).

Por otra parte, se ha postulado que la esclerofilia, condicionada por la acumulación de lignina en las hojas puede desarrollarse también como un tipo de adaptación en contra de la herbivoría (Rhoades & Cates 1976).

En resumen, a pesar de la alta variabilidad en las características químicas de los suelos del bosque de "olivillo" a lo largo de Chile, (Pérez & Villagrán, en prensa), la especie dominante, *Aextoxicon punctatum* presenta hojas con contenidos muy similares de P y N a lo largo del gradiente latitudinal. Esto, gracias a los mecanismos de conservación de nutrientes que habría desarrollado esta especie y que le permitirían un uso más eficiente de los mismos en los suelos pobres en nutrientes y con un dosel sometido a sequía fisiológica. Uno de los mecanismos desarrollados por el "olivillo" es la esclerofilia. En los ambientes costeros, a lo largo del ámbito distribucional del "olivillo", la esclerofilia es eficiente al inhibir la transpiración en ambientes sujetos a sequía fisiológica en el dosel. Asimismo, las hojas esclerófilas generan una hojarasca de baja calidad, de tal forma que se inhibe la descomposición, impidiendo la lixiviación potencialmente alta en los suelos del bosque templado lluvioso del sur de Chile.

De estos resultados se desprende que la similitud en las características químicas de los suelos superficiales de los extremos distribucionales relictos del "olivillo" en Chile, a pesar de diferir en sustrato geológico, no están determinadas exclusivamente por las características microclimáticas (Pérez y Villagrán, en prensa). También la calidad esclerófila de la hojarasca del "olivillo", la especie dominante de los relictos, al inhibir el proceso de mineralización del nitrógeno del suelo superficial, determina la similitud edáfica de estos relictos. Por el contrario, en las zonas

central-sur de Chile, la entremezcla florística del "olivillo" con distintas especies arbóreas permitiría que una calidad de hojarasca diferente ingrese a los suelos, enfatizando aún más la diferenciación edáfica determinada por el gradiente climático (Pérez & Villagrán, en prensa).

AGRADECIMIENTOS

La autora agradece a la Dra. Carolina Villagrán por permitir el desarrollo de mi tesis de doctorado, del cual es parte este trabajo. También deseo agradecer a la Dra. Barbara Ruthsatz, quién a través del Servicio Alemán de Intercambio Académico permitió el análisis químico de las muestras de suelo y hojas en la Universidad de Trier, Alemania. También agradezco a la CONAF, por facilitarnos el ingreso a los Parques Nacionales de Fray Jorge y Chiloé, y a los hermanos Aguila de Chiloé por su valiosa ayuda en el terreno. Este trabajo fue financiado parcialmente por FONDECYT 91-0860 y la redacción del manuscrito se realizó con el auspicio de FONDECYT 91-0844.

LITERATURA CITADA

- ALBERDI M & G OYARSE (1976) Morfología y ecofisiología de hojas de sol y sombra de *Aextoxicon punctatum*. R. et Pav. Medio Ambiente 2(1):35-43.
- GALINDO G, C OLGUIN & E SCHLASCHA (1971) Phosphate-sorption capacity of clay fractions of soils derived from volcanic ash. Geoderma 7:225-232.
- GARRIDO (1988) Agaricales s.l. und ihre Mykorrhizen in den *Nothofagus*-Wäldern Mittelchiles. Bibliotheca Mycologica 120.
- HAAS W & W KAUSCH (1966) Die quotienten Calcium/Kalium und Rohlignin/Hollocellulose bei Sonnen- und Schattenblättern der Blutbuche. Naturwissenschaften 4:112.
- HEDIN L & H CAMPOS (1991) Importance of small streams in understanding and comparing watershed ecosystem processes. Revista Chilena de Historia Natural 64:583-596.
- ILLIES H (1960) Geologie der Gegend von Valdivia. Neues Jahrbuch fuer Geologie und Paläontologie 111:30-110.
- LOVELESS A (1961) A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves. Annals of Botany 25:168-184.
- LOVELESS A (1962) Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly. Annals of Botany 26:551-561.
- MUÑOZ J (1960) Contribución al conocimiento geológico de la Cordillera de la Costa de la zona central. Minerales (Chile) 69:1-20.
- OECHEL W & W LAWRENCE (1981) Carbon Allocation and Utilization. En: Resource use by Chaparral and Matorral. Ed.: PC MILLER. Ecological Studies 39:185-257.
- PEREZ C & C VILLAGRAN (1994). Influencia del clima en el cambio florístico, vegetacional y edáfico de los bosques de "olivillo" (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) de la Cordillera de la Costa de Chile: Implicancias Biogeográficas. Revista Chilena de Historia Natural. (en este número).
- RHOADES DF & RG CATES (1976) Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Recent Advances in Phytochemistry 10: 168-213.
- SACHS L (1984) 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.
- STEUBING L (1965) Pflanzensökologische Praktikum. Paul Parey Verlag, Berlin.
- STEVENSON FJ (1986) Cycles of soils. John Wiley & Sons, New York.
- VITOUSEK P (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. American Naturalist 119:552-572.
- WATTERS WA & CA FLEMING (1972) Contributions to the geology and paleontology of Chiloé Island, southern Chile. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 263:369-408.
- WEINBERGER P, M ROMERO & M OLIVA (1973) Untersuchungen über die Dürresistenz patagonischer immergrüner Gehölze. Vegetatio 28:75-98.
- ZÖTTL H (1958) Die Bestimmung der Stickstoffmineralization in Waldhumus durch Brutversuch Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde 81:35-50.