

ESTRUCTURA DE COMUNIDADES LIQUÉNICAS EN *EMBOTHRIMUM COCCINEUM* (PROTEACEAE) EN LAGUNA SAN RAFAEL, CHILE

WANDA QUILHOT¹, CECILIA RUBIO¹, MARIANO BERNAL² y MATS WEDIN³

¹Escuela de Química y Farmacia, Facultad de Medicina, ²Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad de Valparaíso; ³Departamento de Ecología y Ciencias Ambientales, Universidad de Umeå, Suecia.

RESUMEN

En un sitio forestal de Laguna San Rafael, en el sur de Chile, se estudió la composición, riqueza específica, diversidad y biomasa de líquenes epífitos en troncos de *Embothrium coccineum*. En un gradiente microclimático se establecieron tres sitios de muestreo; se seleccionaron 10 árboles por sitio en los cuales se removió completamente las especies líquénicas desde la base del tronco hasta 2 m de altura. Se registraron 45 especies líquénicas en noviembre de 1997. Se observaron diferencias significativas en los tres sitios seleccionados; el número de especies y la biomasa aumentaron con el incremento de la humedad del hábitat. Los árboles muestreados se identificaron con etiquetas plásticas con el propósito de monitorear las primeras etapas en la colonización de los troncos en un período de tres años y cuatro meses. Se observó una importante recuperación de la diversidad y biomasa líquénica; se registraron 16 especies en febrero del 2001 y la biomasa fluctuó entre 35.27 % y 49.86 %. Los mayores valores de biomasa correspondieron a *Lepolichen coccophorus*.

Palabras clave: Líquenes, Comunidades, Biomasa, *Embothrium coccineum*

ABSTRACT

The communities structure of lichens growing in *Embothrium coccineum* (Proteaceae) in Laguna San Rafael, Chile. Epiphytic lichen composition, richness, diversity and biomass on basal trunks of *Embothrium coccineum* were surveyed in a forestry site in Laguna San Rafael, southern Chile. Samples were taken from ten trees in three sites, in a microclimatic gradient, where lichens species were completely removed till 2 m height. 45 lichen species were recorded in November 1997. Significant differences were observed in the selected sites; the species number and biomass increased with the increasing moisture availability of the habitat. Sampled trees were identified with plastic labels and controlled three years and four months later. An important recovery of lichen diversity was observed, 16 species were recorded in February 2001, and biomass ranged between 35.27 % and 49.83 % in the selected sites. The highest biomass was recorded for *Lepolichen coccophorus*.

Key words: Lichens, Communities, Biomass, *Embothrium coccineum*.

INTRODUCCIÓN

En numerosos estudios realizados en zonas templadas y boreales (Culberson, 1955; Brodo, 1961; Adams y Risser, 1971; Essen, 1981; Kuusinen, 1994) se ha demostrado que existen diferencias significativas entre las especies arbóreas y su flora epífita. Se ha sugerido que es urgente contar con datos cuantitativos sobre las comunidades líquénicas en las principales especies forestales porque así será posible cuantificar la importancia de los habitats específicos para el mantenimiento de la diversidad epífita (Kuusinen, 1996) además porque estos estudios contribuyen al conocimiento de la biodiversidad local y al rol de los líquenes en los ciclos biogeoquímicos relacionados, principalmente, con la fijación de nitrógeno (Nash III, 1996).

En los bosques valdivianos del sur de Chile (36° - 49° Lat. S), la micobiota líquénica se caracteriza por su elevada diversidad y biomasa (Galloway, 1992); sin embargo los datos ecológicos cuantitativos sobre la estructura de las comunidades líquénicas son prácticamente inexistentes, con excepción de la descripción de algunas comunidades que crecen en *Nothofagus dombeyi* (Rundel, 1980) y *N. pumilio* (Bustamante *et al.*, 1989).

Laguna San Rafael, localizada en el Parque Nacional Laguna San Rafael, debido a las condicio-

nes climáticas que la caracterizan, es particularmente favorable para el crecimiento de los líquenes, siendo una de las regiones más productivas de Chile con alrededor de 150 especies registradas a la fecha (Galloway 1998).

En troncos de *Embothrium coccineum* G. Forster, uno de los principales forófitos del área, se estudiaron las comunidades de macrolíquenes epífitos en un gradiente microclimático con el propósito de conocer la riqueza específica y biomasa y la velocidad de recuperación de las especies en un período de tres años y cuatro meses (Noviembre 1997-Febrero 2001). Estos estudios son esenciales para obtener datos de línea base que harán posible la interpretación de las fluctuaciones naturales en el crecimiento y composición de las especies.

MÉTODOS

Laguna San Rafael está localizada en la provincia de Aisén (40°40'S, 74°00'W); el clima es típicamente oceánico, frío y húmedo, con precipitaciones anuales entre 4000 y 6000 mm. La flora líquénica ha sido descrita por Galloway (1992, 1998). Los principales sustratos arbóreos para los líquenes son *Embothrium coccineum*, *Escallonia alpina*, *Nothofagus betuloides*, *N. nitida*, *Podocarpus nubigena*, *Pseudopanax laetevirens* y *Ribes magellanica*.

El sitio de estudio está localizado en los alrededores de Laguna San Rafael, al Este del glaciar, en el Área de Desarrollo de CONAF. Una investigación preliminar en terreno demostró que el área accesible es de alrededor de 2,5 km de largo, desde el nivel del mar al límite superior del bosque, y de 2 km de ancho. Esta área discreta se caracteriza por habitats con condiciones diferentes de humedad y de radiación solar. *E. coccineum* es una de las especies forestales dominantes.

El trabajo de campo se realizó en dos etapas, en noviembre de 1997 (campana 1) y en febrero del 2001 (campana 2).

En un gradiente microclimático, desde la vecindad de la playa al interior del bosque, se realizaron muestreos en tres zonas identificadas como sitios A, B y C. El sitio A se caracteriza por especímenes aislados de *E. coccineum* con los troncos completamente expuestos al viento y a la radiación solar; la vegetación arbustiva apenas cubre la base de algunos troncos. En el sitio B, una zona intermedia, la vegetación arbustiva alcanza aproximadamente 1 m de altura, protegiendo la base de los troncos de la acción del viento y de la radiación solar. El sitio C, al interior del bosque, es un área muy húmeda debido a la densidad de la vegetación y los troncos de *E. coccineum* se encuentran protegidos por arbustos y otras especies arbóreas. Los factores ambientales se determinaron empíricamente.

Los datos de líquenes epífitos se tomaron de 30 árboles, 10 árboles por sitio seleccionados al azar. En cada árbol se midió el diámetro altura de pecho (DAP), que fluctuó entre 30 y 49 cm indicando que no existían diferencias considerables en la edad de los árboles seleccionados. Las especies líquénicas se removieron de los troncos hasta 2 m de altura. Los árboles se identificaron con etiquetas plásticas.

En febrero del año 2001 se realizó un monitoreo para conocer la velocidad de recuperación de la flora líquénica epífita. Se identificaron 7 árboles en el sitio A, 8 árboles en el sitio B y 3 árboles en el sitio C. No se localizó el total de los árboles debido a la pérdida de las etiquetas plásticas que resultaron frágiles para las condiciones ambientales del área de muestreo.

Los líquenes, por árbol y por sitio, se secaron a temperatura ambiente y se guardaron en bolsas plásticas. En el laboratorio, las muestras líquénicas se secaron a 60°C durante 24 horas y se pesaron. Colecciones representativas se encuentran depositadas en el Herbario de Líquenes de la Escuela de Química y Farmacia de la Universidad de Valparaíso.

Análisis de los datos

La estructura de las comunidades en los sitios A, B, y C, en las dos campañas, se analizó utilizando como atributo la biomasa estandarizada por especie, para lo cual se dividió la biomasa específica por el total de árboles muestreados por sitio. Con el propósito de determinar diferencias significativas en los

valores de biomasa estandarizada entre sitios y entre especies, se realizó un análisis de varianza bifactorial de efectos fijos (ANOVA) agrupando las campañas 1 y 2 en una única matriz de entrada; los datos de biomasa por especie se transformaron logarítmicamente, el valor crítico para F se determinó a partir de $\alpha = 0.05$ (Montgomery, 1991). Se calculó el índice de diversidad específica de Shannon Weaver (H') y la uniformidad específica (J') (Pielou, 1975) y, para determinar diferencias significativas en los valores de diversidad entre sitios y fecha de las campañas, se utilizó la prueba t (Zar, 1990). Para el análisis multivariado, los datos de biomasa por especie se transformaron logarítmicamente, $Y = \log(X + 1)$ (Cassie y Michael, 1968). Para el análisis clasificatorio, como método de agrupación, se utilizó el índice de similitud de Bray Curtis, empleando la técnica de agrupación jerárquica de la media ponderada (Legendre y Legendre, 1983), programa Biodiversity Professional, 1997 (MacAleece *et al.*, 1997). Para el análisis de ordenación se utilizó la técnica de componentes principales (PCA), programa Statistical 5.1, 1997.

RESULTADOS

Se registraron 45 especies líquénicas en los troncos de *E. coccineum* en el muestreo realizado en 1997 (Cuadro 1). El sitio C presentó el mayor número de especies, de las cuales el 47 % presentó frecuencia de ocurrencia 1 porque estaban presentes sólo en este sitio e incluyen a especies que toleran bajas intensidades luminosas y que crecen en hábitats muy húmedos como, por ejemplo, *Pseudocyphellaria encoensis*, *P. pluviialis* (Galloway 1992) y el total de taxa de *Sticta* registrados en el área de estudio (Galloway 1994). En los sitios A y B, el 80 % y el 54 % de las especies, respectivamente, presentó frecuencia de ocurrencia 3 y corresponden a: *Erioderma leylandii*, *Hypotrachyna oostinguii*, *Lepolichen coccophorus*, *Menegazzia albida*, *M. fumarprotocetrarica*, *M. hollermayeri*, *M. norsorediata*, *Pannoparmelia angustata*, *Parmelia cunninghamii*, *P. protosulcata*, *Pseudocyphellaria coriifolia* y *P. dubia* (Cuadro 1) que corresponderían a especies generalistas.

CUADRO 1. Composición de especies y biomasa (g/árbol) de líquenes en los sitios A1, B1 y C1 registradas en 1997 (campaña 1).

ESPECIES	Biomasa (g/árbol)		
	Sitios		
	A1	B1	C1
<i>Coccocarpia palmicola</i> (Spreng.) Arv. & D.J. Galloway	0,0000	0,0000	0,0140
<i>Degelia gayana</i> (Mont.) Arv. & D.J. Galloway	0,0450	0,0000	0,0130
<i>Degelia duplmarginata</i> (P. James & Henssen) Arv. & D.J. Galloway	0,0000	0,0000	0,0680
<i>Dictyonema glabratum</i> (Spreng.) D. Hawksw.	0,0000	0,1250	0,0660
<i>Erioderma leylandii</i> (Taylor) Müll. Arg.	0,1170	0,0030	1,2400
<i>Hypogymnia subphysodes</i> (Kremp.) Filson	0,0000	1,5940	0,3740
<i>Hypotrachyna oostinguii</i> (Dey) Hale	0,2980	0,0090	0,5210
<i>Hypotrachyna sinuosa</i> (Sm.) Hale	0,0000	0,0000	0,0450
<i>Leifidium tenerum</i> (Laurer) Wedin	0,0000	0,0410	0,0000
<i>Lepolichen coccophorus</i> (Mont.) Trevis.	1,6500	31,8000	13,2300
<i>Leptogium coralloideum</i> (Meyen & Flot.) Vain.	0,0000	0,0080	0,1430
<i>Menegazzia albida</i> (Zahlbr.) R. Sant.	0,0670	0,9560	0,2100
<i>Menegazzia chrysogaster</i> Bjerke & Elvebakk	0,0000	0,0000	0,2510
<i>Menegazzia cincinnata</i> (Ach.) Bitter	0,0000	0,0300	0,0000
<i>Menegazzia dispersa</i> (Nyl.) R. Sant.	0,0000	0,0300	0,0000
<i>Menegazzia fumarprotocetrarica</i> Calvelo & Adler	0,1160	0,2570	0,1590
<i>Menegazzia globulifera</i> R. Sant.	0,0000	0,0000	0,0220
<i>Menegazzia hollermayeri</i> (Räsänen) R. Sant.	0,2300	1,7220	0,8600

ESPECIES	Biomasa (g/árbol)		
	Sitios		
	A1	B1	C1
<i>Menegazzia magellanica</i> R. Sant.	0,0000	0,0000	0,0760
<i>Menegazzia norsorediata</i> Adler & Calvelo	0,1160	0,3590	0,2390
<i>Nephroma antarcticum</i> (Jacq.) Nyl.	0,0000	0,0090	0,1530
<i>Nephroma plumbeum</i> (Mont. Mont.	0,0000	0,0000	0,0730
<i>Normandina pulchella</i> (Borrer) Nyl.	0,0000	0,0000	0,0010
<i>Pannaria</i> sp.	0,0000	0,0000	0,1100
<i>Pannoparmelia angustata</i> (Pers.) Zahlbr.	0,0250	0,3130	0,1530
<i>Parmelia cunninghamii</i> Cromb.	1,7480	1,7060	2,0090
<i>Parmelia protosulcata</i> Hale	1,9140	1,5330	3,9050
<i>Parmelia saxatilis</i> (L.) Ach.	0,0000	0,0190	0,0200
<i>Peltigera didactyla</i> (With.) J.R. Laundon	0,0100	0,0000	4,6000
<i>Pseudocyphellaria berberina</i> (G. Forster) D.J. Galloway & P. James	0,0000	0,0000	7,8720
<i>Pseudocyphellaria crocata</i> (L.) Vain.	0,0200	0,0090	0,2470
<i>Pseudocyphellaria dubia</i> Du Rietz	0,0070	0,0030	0,1620
<i>Pseudocyphellaria encoensis</i> R. Sant.	0,0240	0,0000	0,4700
<i>Pseudocyphellaria piloselloides</i> (Räsänen) H. Magn.	0,0000	0,0000	0,5290
<i>Pseudocyphellaria pluviialis</i> R. Sant.	0,0000	0,0000	0,1400
<i>Pseudocyphellaria scabrosa</i> R. Sant.	0,0000	0,0000	0,5470
<i>Psoroma calophyllum</i> Müll. Arg.	0,0000	0,0000	1,7000
<i>Sticta caulescens</i> De Not	0,0000	0,0000	0,3480
<i>Sticta fuliginosa</i> (Hoffm.) Ach.	0,0000	0,0000	0,2290
<i>Sticta gaudichaldia</i> Delise	0,0000	0,0000	0,2000
<i>Sticta hypochra</i> Vain.	0,0000	0,0580	0,1100
<i>Sticta limbata</i> (Sm.) Ach.	0,0000	0,0000	0,0690
<i>Sticta sublimbata</i> (Steiner) Swinscow & Krog	0,0000	0,0000	0,1000
<i>Sticta weigellii</i> (Ach.) Vain.	0,0000	0,0000	1,3130
<i>Usnea</i> sp.	0,0000	0,1550	0,1450
Total	6,387	40,739	42,736

En el monitoreo realizado en el año 2001 se registró un total de 16 especies (Cuadro 2). En los tres sitios, sobre el 50 % de las especies presentó frecuencia de ocurrencia 3 y corresponden a especies generalistas registradas en el muestreo de 1997.

La mayor biomasa se concentró en los sitios B y C en la primera campaña (Cuadro 3). En el sitio A se registró una biomasa total seis veces menor que en los sitios B y C. En la segunda campaña, a pesar que la biomasa se redujo a 42 % en el sitio C, se observó la misma tendencia con valores similares de biomasa en los sitios B y C y menor biomasa en el sitio A.

El análisis ANOVA (Cuadro 4) demostró que la biomasa por especie y por sitio fue significativamente diferente para la campaña de 1997. En el muestreo del año 2001 se encontraron diferencias significativas sólo en la biomasa media de las especies.

El Cuadro 5 incluye los valores de diversidad (H') y de uniformidad (J') específicas para las dos campañas. La mayor diversidad se observó en el sitio C (1.048) en la primera; en el sitio B, debido a la dominancia de *L. coccophorus*, la diversidad específica fue significativamente inferior a la de los sitios A y C. En la segunda campaña; la menor diversidad se observó en el sitio B; el sitio A presentó la mayor desviación estándar debido a la pobreza en especies y al amplio rango de biomasa encontrado (Cuadro 2). La uniformidad específica (J') fue relativamente elevada en los sitios A y C en el muestreo de 1997 y en el sitio B en la campaña del 2001; la baja uniformidad observada en los sitios B, (en el primer muestreo), y A y C (segundo muestreo), inferior a 0.35, se debió a la alta dominancia de *L. coccophorus*.

CUADRO 2. Composición de especies y biomasa (g/árbol) en los sitios A2, B2 y C2 registradas en el año 2001 (campaña 2).

ESPECIES	Biomasa (g/árbol)		
	Sitios		
	A2	B2	C2
<i>Anzia afromontana</i> R. Sant.	0,0316	0,0000	0,0736
<i>Erioderma leylandii</i> (Taylor) Müll. Arg.	0,0045	0,0000	0,1233
<i>Hypogymnia subphysosdes</i> (Kremp.) Filson	0,0000	0,4938	0,0000
<i>Leifidium tenerum</i> (Laurer) Wedin	0,0000	5,5695	0,0000
<i>Lepolichen coccophorus</i> (Mont.) Trevis.	2,4414	4,8300	15,7900
<i>Menegazzia albida</i> (Zahlbr.) R. Sant.	0,0056	2,6250	0,2633
<i>Menegazzia chrysogaster</i> Bjerke & Elvebakk	0,0021	0,0000	0,0107
<i>Menegazzia fumarprotocetrarica</i> Calvelo & Adler	0,0414	0,0300	0,0622
<i>Menegazzia hollermayeri</i> (Räsänen) R. Sant.	0,0199	0,0474	0,2967
<i>Menegazzia norsorediata</i> Adler & Calvelo	0,0000	0,0000	0,1962
<i>Pannoparmelia angustata</i> (Pers.) Zahlbr.	0,3139	0,1388	0,1833
<i>Parmelia cunninghamii</i> Cromb.	0,3029	0,6338	0,4433
<i>Pseudocyphellaria crocata</i> (L.) vain.	0,0000	0,0032	0,0000
<i>Santessonniella sp</i>	0,0130	0,0000	0,0000
<i>Sticta weigeli</i> (Ach.) Vain.	0,0000	0,0000	0,1098
<i>Usnea sp.</i>	0,0006	0,0000	0,0000
Total	3,177	14,371	17,552

CUADRO 3. Biomasa total y promedio de especies líquénicas registradas en los sitios A, B y C en las campañas 1 y 2.

Sitios	Total especies	Biomasa (g/árbol)				
		Media	Total	Mínima	Máxima	DS
A1	15	0,4258	6,3870	0,0070	1,9140	0,7027
B1	22	1,8518	40,7390	0,0030	31,8000	6,7182
C1	42	1,0175	42,7360	0,0010	13,2300	2,4331
A2	11	0,2888	3,1767	0,0006	2,4414	0,7237
B2	9	1,5968	14,3713	0,0032	5,5695	2,2068
C2	11	1,5957	17,5525	0,0107	15,7900	4,7093

CUADRO 4. Resultados del análisis de varianza ANOVA en las campañas 1 y 2.

Campaña 1

Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media de cuadrados	Fo	p	Valor crítico para F
Especies	4,413	44	0,100	4,77	2E-10	1,515
Sitios	0,402	2	0,201	9,56	2E-04	3,100
Error	1,850	88	0,021			
Total	6,665	134				

Campaña 2.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media de cuadrados	Fo	p	Valor crítico para F
Especies	2,025	15	0,135	5,02	9E-05	2,015
Sitios	0,103	2	0,051	1,91	0,166	3,316
Error	0,806	30	0,027			
Total	2,934	47				

CUADRO 5. Principales parámetros funcionales de las comunidades líquénicas en los sitios A, B y C en las campañas 1 y 2.

Sitios	Riqueza de especies (S)	Diversidad		Uniformidad (J')
		H'	Desviación estándar	
A 1	15	0,742	0,173	0,631
B 1	22	0,429	0,098	0,319
C 1	42	1,048	0,090	0,646
A 2	11	0,364	0,293	0,35
B 2	9	0,598	0,090	0,626
C 2	11	0,231	0,139	0,222

El análisis de componentes principales (Fig. 1) permitió formar 2 agrupaciones: A1 - C1 y B1-A2-C2. Los sitios A1 y C1 presentaron los mayores valores de diversidad y uniformidad del total de sitios en ambos muestreos. El segundo grupo, formado por los sitios B1-A2-C2, se observaron los menores valores de diversidad y uniformidad; en estos sitios se registraron los mayores valores de biomasa de *L. coccophorus*. B2, en el que estaban presentes especies de los sitios A2 y C2, con frecuencia de ocurrencia 3 (Cuadro 4); por la cercanía al punto de convergencia de los ejes principales demuestra que es un sitio con baja variabilidad específica.

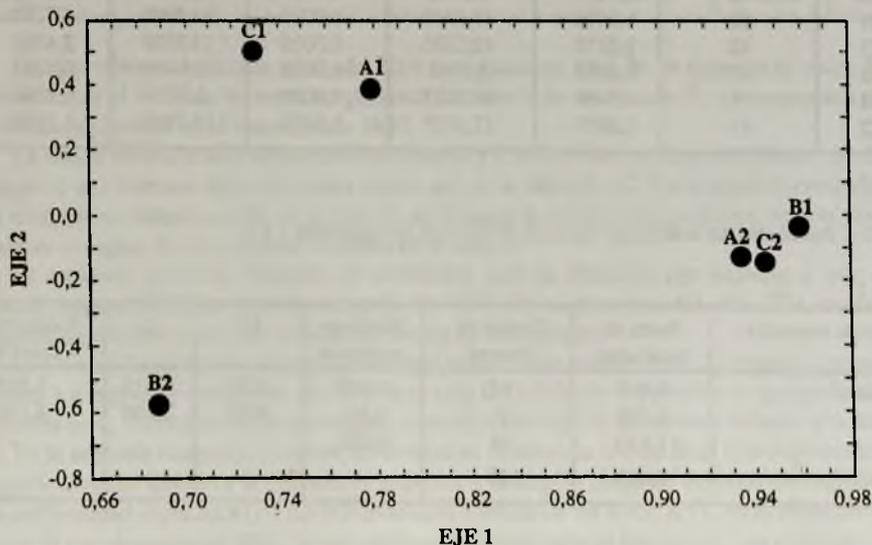


FIGURA 1. Análisis de componentes principales para los sitios A, B y C en las campañas 1 y 2.

El análisis de clasificación de Bray Curtis para los sitios estudiados (Fig. 2) permitió identificar agrupaciones con un porcentaje de similitud de 34.0 % y 61.8 % con el resto de las agrupaciones. La primera agrupación corresponde al sitio C1, con un porcentaje de similitud de 34 %; el porcentaje de similitud en la segunda agrupación, integrada por los sitios A2, B2 y C2, fue de 45 % en relación a los sitios A1 y B1. La similitud entre los tres sitios, en la campaña 2, fue de 51 % y del 61.8 % entre A2 y C2. El porcentaje de similitud entre A1 y B1 fue de 56 %.

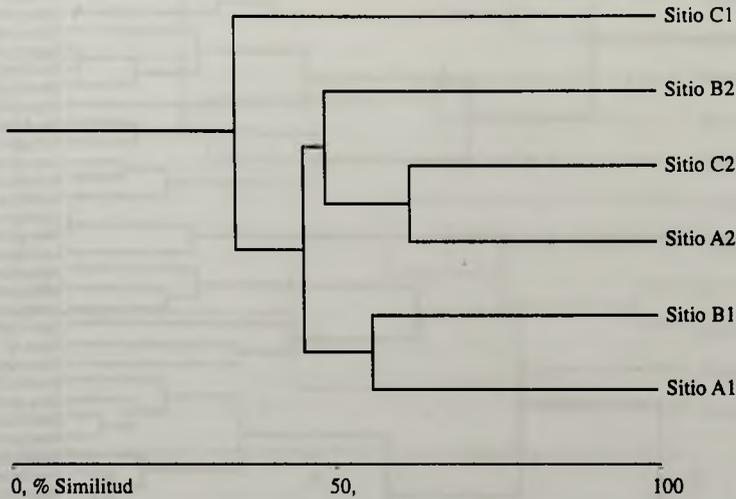


FIGURA 2. Análisis de clasificación para los sitios A, B y C en las campañas 1 y 2.

En el análisis de clasificación para las especies registradas en la campaña 1 (Fig. 3) se observa que *Normandina pulchella* presentó el porcentaje de similitud más bajo en relación al resto de las agrupaciones debido a su menor biomasa y a que se registró sólo en el sitio C1. Un segundo grupo, cuyos límites corresponden a *Parmelia protosulcata* y *Erioderma leylandii*, se caracteriza por especies de frecuencia de ocurrencia 2 y 3 y por incluir especies que presentaron la mayor biomasa como, por ejemplo, *L. coccophorus*. El tercer grupo está formado mayoritariamente por especies presentes sólo en el sitio C1 que incluyen, entre otras, a *Sticta gaudichaldia* y *Coccocarpia palmicola*.

En el monitoreo del año 2001, el porcentaje de similitud fue superior al observado en la campaña de 1997 (Fig. 4). *Usnea* sp., *Santessonella* sp, *Menegazzia chrysogaster* y *Pseudocyphellaria crocata* presentan el porcentaje de similitud más bajo. Un segundo grupo incluye desde *L. coccophorus* a *Hypogymnia subphysodes*; la mayoría de estas especies presenta frecuencia de ocurrencia 3 y corresponden a las de mayor biomasa. Un tercer grupo, cuyos límites están dados por *Menegazzia hollermayeri* y *Anzia afromontana*, se caracteriza por una baja biomasa y frecuencia 1 a 3, los valores de biomasa son mayores en el sitio C.

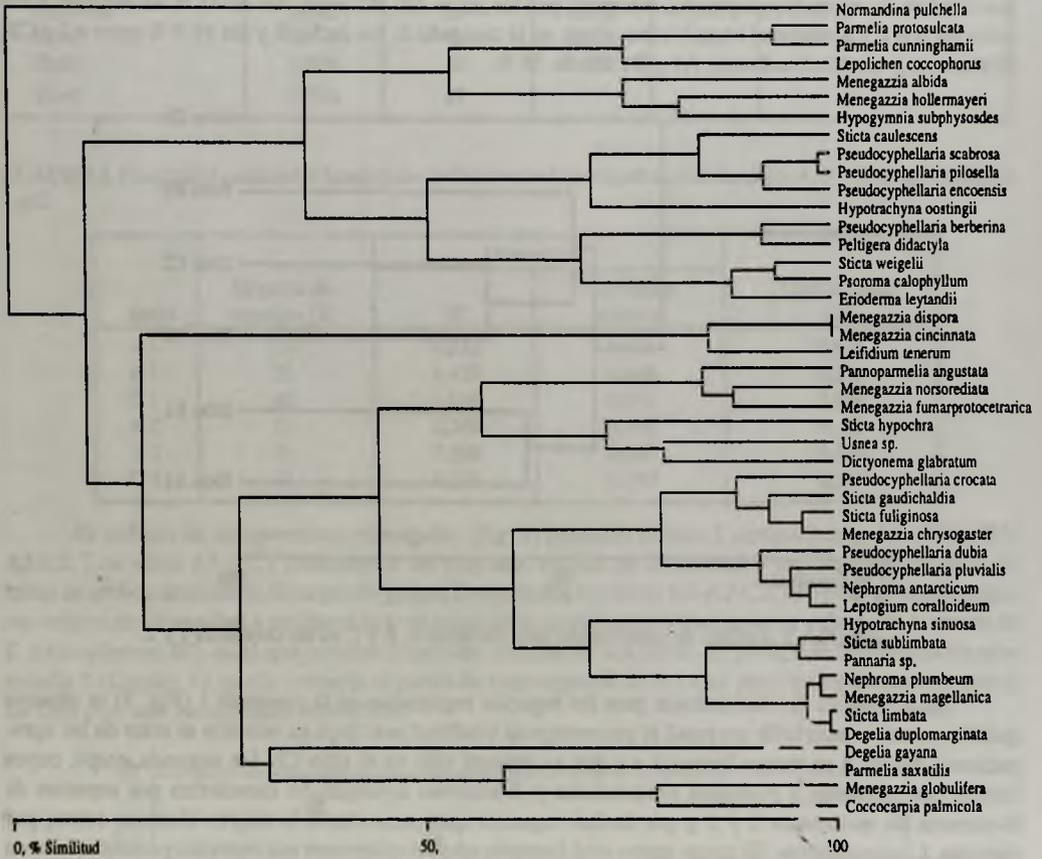


FIGURA 3. Análisis de clasificación para los sitios A, B y C en la campaña 1.

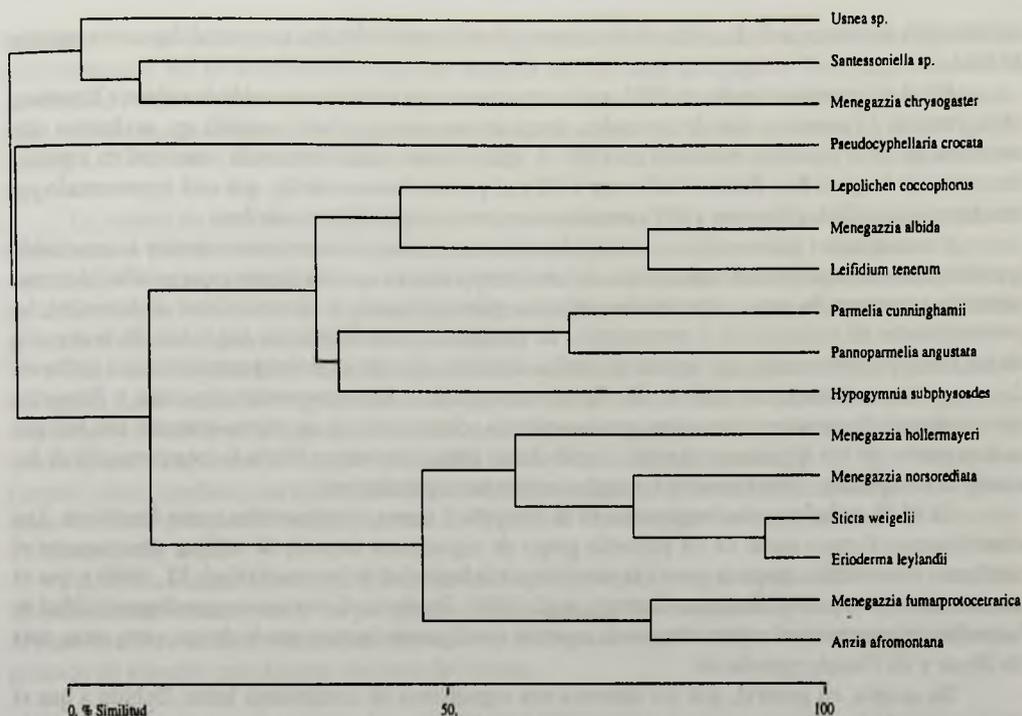


FIGURA 4. Análisis de clasificación para los sitios A, B y C en la campaña 2.

DISCUSIÓN

Se ha sugerido que los troncos de los árboles tienen, generalmente, la riqueza específica más elevada (Kuusinen, 1996); las especies líquénicas registradas en los troncos de *E. coccineum* corresponden al 52 % de los epífitos informados para el área de estudio (Galloway, 1998).

Dentro de un área geográfica discreta pueden ocurrir considerables diferencias en la estructura de las comunidades líquénicas, en un determinado tipo de sustrato, debido a que la microtopografía determina variaciones microclimáticas también considerables (Yarrington y Basleigh, 1968). Estudios previos en áreas templadas han mostrado relaciones significativas entre la exposición a factores climáticos del medio y la estructura de las comunidades, porque las relaciones con el agua varían en función de la radiación solar, de la temperatura y del viento (Link y Nash III, 1984). En el muestreo realizado en 1997, se encontraron diferencias significativas en la diversidad específica y la biomasa en los tres sitios. En el sitio C, donde se registró la mayor riqueza específica, el número de especies específicas fue elevado y se relaciona, probablemente, a la combinación de la heterogeneidad de microhábitats en los troncos, a la estructura favorable de la corteza para la colonización y a la mayor humedad debido a que los troncos se encontraban protegidos por la densa vegetación del lugar. La menor diversidad específica y biomasa se registraron en el sitio A, más expuesto al viento y a la radiación solar, factores que disminuyen la humedad disponible. El viento, además de regular las tasas de humedad, es un factor que determina las posibilidades de fijación de los propágulos al sustrato (Orwin 1972).

Otro factor que afecta la estructura de las comunidades es la competencia por el espacio y por la luz (Armstrong 1982). En sitio B, con diversidad específica menor que en el sitio C, la biomasa fue mayor

a causa de la dominancia de *L. coccophorus*, especie fotófila que coloniza, en general, las zonas apicales de los troncos.

En el muestreo realizado en 2001, en los troncos en que se había removido la cubierta líquénica, se registraron 16 especies, dos de las cuales, *Anzia afromontana*, y *Santessoniella* sp., no habían sido encontradas en el muestreo realizado en 1997. *A. afromontana* es de frecuencia ocasional en especies forestales de Laguna San Rafael (Galloway 1998); el género *Santessoniella*, que está representado por tres especies en Chile (Henssen 1997), constituye un nuevo registro para esta área.

Los resultados de los análisis de componentes principales y discriminativo avalan la conclusión que diferentes comunidades se encuentran en los distintos sitios y que los factores que estarían determinando la estructura de estas comunidades incluyen, principalmente, la disponibilidad de humedad, las probabilidades de colonización y permanencia en el sustrato y la competencia por la luz. En la mayoría de los árboles seleccionados, en las dos campañas, dominan algunas especies generalistas que incluyen: *L. coccophorus*, *Menegazzia albida*, *M. fumarprotocetrarica*, *Pannoparmelia angustata* y *Parmelia cunninghamii*. No existiendo estudios previos sobre la colonización de un mismo sustrato, una vez que se han removido los líquenes presentes, impide hacer comparaciones y limita la interpretación de los cambios observados, otros comentarios serían solamente especulativos.

El 42 % de las especies registradas en la campaña 1 tienen cianobacterias como fotobionte. Los cianolíquenes forman parte de un pequeño grupo de organismos capaces de utilizar directamente el nitrógeno atmosférico, proceso que es favorecido por la humedad del sustrato (Nash III, 1996) y que es común a otros bosques valdivianos (Guzmán *et al.*, 1990). En el sitio C, con una mayor disponibilidad de humedad, se encuentra el mayor número de especies que fijan nitrógeno y que incluyen, entre otras, taxa de *Stictia* y de *Pseudocyphellaria*.

Se acepta, en general, que los líquenes son organismos de crecimiento lento. Debido a que el crecimiento de los líquenes es un proceso tridimensional, generalmente se expresa como una medida lineal (mm año^{-1}). Para líquenes foliosos y costrosos, el crecimiento se expresa como incremento en el radio y, para líquenes fruticosos, como incremento en la longitud de los ápices (Nash III, 1996). En esta investigación se utilizó como criterio de crecimiento el incremento en masa seca de los talos. La recuperación de la biomasa total en troncos basales de *E. coccineum* es apreciable en el período de tres años y cuatro meses alcanzando valores de 49.86 % para el sitio A, 35.27 % para el sitio B y 41.07 % para el sitio C (Fig. 5). Estos resultados confirman lo propuesto por Galloway (1992) en relación a que Laguna

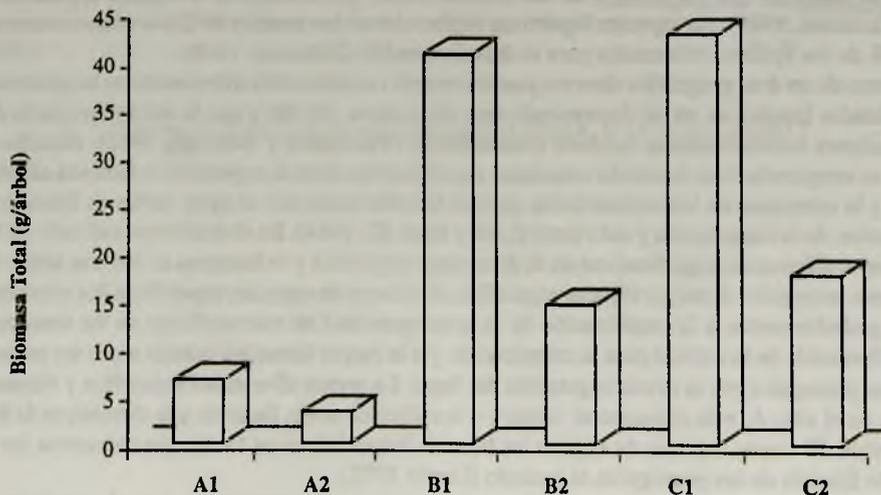


FIGURA 5. Biomasa total de las especies líquénicas registradas en los sitios A, B y C en las campañas 1 y 2.

San Rafael es una de las áreas más productivas en líquenes de Chile. Como los líquenes son organismos poikilohídricos, no es sorprendente que los factores ambientales de Laguna San Rafael - elevada pluviosidad y días nublados- controlen la hidratación del talo que activa el metabolismo y que, finalmente, se expresa en crecimiento. El crecimiento depende, además de los factores ambientales, de la especie líquénica, de su forma de crecimiento y de la rapidez de colonización en los estados iniciales de sucesión.

La corteza de los troncos de *E. coccineum* es relativamente lisa y no caediza. La recuperación de la biomasa es, probablemente una consecuencia de la exfoliación de la corteza al remover los líquenes con cuchillo de campo, produciéndose espacios propicios para la fijación de los propágulos, en particular de *L. coccophorus*, una de las especies dominantes en el área de estudio y que, a luz de los resultados, se caracteriza por su gran capacidad de colonización.

Este estudio preliminar sobre la velocidad de crecimiento de los líquenes en condiciones naturales, aporta datos sobre la competencia de las especies en la colonización de un determinado sustrato. *Lepolichen coccophorus* se aprecia como una especie invasiva, expresada en los elevados valores de biomasa, que compite por el espacio disponible en las secciones más apicales de los troncos basales. Permite inferir, también, que diferentes velocidades de crecimiento caracterizan a cada especie en particular. Un buen ejemplo lo constituyen taxa de *Sticta* y de *Pseudocyphellaria*, cuyas tasas de recuperación fueron muy bajas.

Estudios comparativos en poblaciones de *E. coccineum*, en otros bosques valdivianos y en otros tipos de sustrato, documentarán las principales comunidades de macrolíquenes epífitos y aportarán datos de línea base que harán posible la interpretación de las fluctuaciones naturales en el crecimiento y composición de especies para futuras acciones de manejo.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el Proyecto Iniciativa Darwin. Nuestros agradecimientos a Raleigh International Field Project 01A y a CONAF XI Región por su apoyo logístico. Especiales agradecimientos a Daniela Castro, coordinadora por Chile del Proyecto Biodiversidad Aisén, financiado por la Unión Europea, por permitir la recolección de material líquénico en Febrero 2001; a David J. Galloway (Nueva Zelanda) y Jarle W. Bjerke (Noruega) por su inestimable ayuda en el trabajo taxonómico. Agradecemos, también, a la Compañía Naviera NAVIMAG por transportar a uno de los investigadores desde Laguna San Rafael a Puerto Chacabuco. Finalmente, agradecemos a los aventureros de Raleigh International su inestimable ayuda en el trabajo de campo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, D.B. & RISSER, P.G.
1971 Some factors influencing the frequency of bark lichen in north central Oklahoma. *Amer. J. Bot.* 58: 752-757.
- ARMSTROG, R.A.
1982 Competition between three saxicolous species of *Parmelia* (lichens). *New Phytol.* 90: 67-72.
- BRODO, I.M.
1961 A study of lichen ecology in central Long Island, New York. *Amer. Midland Natur.* 65: 290-310.
- BUSTAMANTE, R., SEREY, I. & GUZMÁN, G.
1989 Distribution and abundance of epiphytes in lenga forest (*Nothofagus pumilio*) in Navarino Island, Region of Magallanes and the Chilean Antarctic. *Ser. Cient. INACH* 39: 59-68.
- CASSIE, R.M. & MICHAEL, A.D.
1968 Fauna and sediment of an intertidal mud flat, a multivariate analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2: 1-23.
- CULBERSON, W.L.
1955 The corticolous communities of lichens and bryophytes in the upland forests of Northern Wisconsin. *Ecological Monographs* 25: 215-231.

ESSEEN, P.A.

1981 Host specificity and ecology of epiphytic macrolichens in some central Swedish spruce forests. *Wahlenbergia* 7: 73-80.

GALLOWAY, D.J.

1992 Lichens of Laguna San Rafael, Parque Nacional Laguna San Rafael, southern Chile: indicators of environmental change. *Global Ecol. Biogeogr.* 2: 37-45.

GALLOWAY, D.J.

1994 Studies on the lichen genus *Sticta* (Schreb.) Ach. I, southern South American species. *Lichenologist* 26: 223-282.

GALLOWAY, D.J.

1998 Lichens of Laguna San Rafael National Park (no publicado).

GUZMÁN, G., QUILHOT, W. & GALLOWAY, D.J.

1990 Decomposition of species of *Pseudocyphellaria* and *Sticta* in a southern Chile forest. *Lichenologist* 22: 325-331.

HENSSEN, A.

1997 The genus *Zahlbrucknerella*. *Lichenologist* 9: 17-46.

KUUSINEN, M.

1994 Epiphytic lichen diversity on *Salix caprea* in old-growth southern and middle boreal forests of Finland. *Ann. Bot. Fenn.* 31: 77-92.

KUUSINEN, M.

1996 Epiphytic flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland. *Lichenologist* 28: 443-463.

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P.

1983 *Numerical Ecology*. Elsevier, New York.

LINK, S.O. & NASH III, T.H.

1984 Ecophysiological studies of the lichen *Parmelia praesignis* Nyl. Population variation and the effect of storage conditions. *New Phytol.* 96: 249-256.

MACALECEE, N.J., LAMBSHEAD, P., PATTERSON, G. & GAGE, J.

1997 Biodiversity Professional, 1997. The Natural History Museum.

MONTGOMERY, D.C.

1991 Diseño y análisis de experimentos. Grupo Editorial Iberoamericana.

NASH III, T.H.

1996 *Lichen Biology*. Cambridge University Press.

ORWIN, J.

1972 The effect of environment on assemblages of lichens growing on rock surfaces. *New Zealand J. Bot.* 10: 37-47.

PIELOU, E.

1975 *Ecological diversity*. Wiley-Interscience, New York.

RUNDEL, P.W.

1980 Corticolous lichen communities of *Nothofagus dombeyi* on Volcán Villarrica in southern Chile. *Bryologist* 83: 82-84.

YARRINGTON, G.A. & BASLEIGH, W.J.

1968 Towards a mathematical model of limestone pavement vegetation. I. Vegetation and microtopography. *Can. J. Bot.* 46: 1591-1599.

ZAR, J.

1990 *Bioestatistical Analysis*. Prentice-Hall Inc. London.