

# Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque Maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras

*Fragmentation and regeneration dynamics of the Maulino forest: present status and  
future prospects*

RAMIRO O. BUSTAMANTE, JAVIER A. SIMONETTI, AUDREY A. GREZ Y JOSÉ  
SAN MARTÍN

## *Abstract*

*The fragmentation of native forests is one of the main threats to biodiversity. This chapter examines the effects of fragmentation on the regeneration dynamics of coastal Maulino forest in Los Queules National Reserve (LQNR, VII Región, Chile) and in small forest fragments in the same area. We conducted a comparative analysis of tree species richness and abundance, considering both adult and juvenile stages in LQNR and small fragments. We used simulations to make inferences about the future dynamics of small fragments and continuous forest in LQNR. Results indicate that small fragments of coastal Maulino forest present a greater diversity of native tree species than LQNR. From this perspective, forest fragments should be considered valuable components of the landscape, which need to be protected. Furthermore, results suggest that successional dynamics in LQNR differs significantly from vegetation changes of remanent forest patches. In LQNR, the forest will become dominated by sclerophyllous tree species, whereas the dynamics of small fragments will be governed by colonization processes, resulting in a greater tree species richness, because of the coexistence of early and late successional tree species.*

## *Introducción*

Los bosques naturales del mundo han sufrido un proceso de deforestación sin precedentes en la última mitad del siglo XX. A nivel mundial, durante la década de los 90, la pérdida de bosques nativos alcanzó a 16 millones de ha por año. Esto representa la pérdida del 4% de los bosques nativos en la década entre 1990 y 2000 (FAO, 2002). Al mismo tiempo, las plantaciones forestales aumentaron en unos 3 millones de ha por año, estimándose que la mitad de este aumento proviene de la deforestación y conversión de bosques nativos (FAO, 2002). Además de la pérdida de superficie forestal, los bosques remanentes han sido intensamente fragmentados. La fragmentación de bosques nativos es la disrupción de un área continua de bosque en fragmentos más pequeños con distintos grados de aislamiento. Tanto la deforestación como la fragmentación del bosque nativo son fenómenos que ocurren a escala global y constituyen problemas ambientales apremiantes por su impacto sobre la biodiversidad (Myers, 1988; Groom y Schumaker, 1993; FAO, 2002).

La fragmentación de un bosque puede provocar cambios significativos en las condiciones abióticas y bióticas en los fragmentos remanentes en comparación con las que existían en el bosque continuo (Saunders *et al.*, 1991; Murcia, 1995). Por ejemplo, la luz, la humedad y temperatura del aire aumentan en los fragmentos, mientras que la humedad del suelo decrece significativamente (Kapos, 1989; Murcia, 1995). Estos cambios pueden afectar las condiciones para la regeneración de las plantas. Ambientes más secos, luminosos y calurosos, como los que prevalecen en los fragmentos más pequeños, pueden inhibir la germinación de semillas y crecimiento de plántulas de las especies de bosque (Chen *et al.*, 1992). Con ello, la fragmentación alteraría significativamente el reclutamiento arbóreo (Laurence *et al.*, 1998).

Entre sus efectos bióticos, la fragmentación puede reducir o cambiar la diversidad y abundancia de especies herbívoras, granívoras, polinizadoras y dispersoras de semillas, alterando la intensidad de las interacciones planta-animal (Aizen y Feinsinger, 1994a). Por ejemplo, una reducción en la abundancia de polinizadores puede acarrear una menor cantidad de flores fertilizadas y con ello, una reducción en el éxito reproductivo de las plantas en los fragmentos (Aizen y Feinsinger, 1994a). Por otro lado, si el grado de aislamiento entre fragmentos es muy alto, el movimiento de organismos entre fragmentos puede verse limitado, disminuyendo el intercambio genético y la diversidad genética de las poblaciones de plantas y animales (Couvét, 2002). Esto implicará un incremento en las probabilidades de extinción (Goodman, 1987; Kareiva, 1987; Fahrig y Grez, 1997). Esta cascada de efectos bióticos puede alterar los procesos de regeneración arbórea y, junto a los cambios abióticos, podrían determinar cambios de largo plazo en composición y estructura de los fragmentos remanentes (Laurence *et al.*, 1997).

Existe evidencia creciente de que los fragmentos serán incapaces de mantener la estructura original de la vegetación arbórea (e.g., Turner y Corlett, 1996; Tabarelli *et al.*, 1999). En general, no todas las especies que actualmente sobreviven en los fragmentos se estarían reproduciendo exitosamente y, además, los fragmentos podrían ser invadidos por nuevas especies (Brothers y Spingarn, 1992; Laurence *et al.*, 1998; Simonetti *et al.*, 2001; Becerra y Simonetti, datos sin publicar). De esta forma, la fragmentación del bosque nativo, generada principalmente por la actividad humana, conlleva cambios en todos los componentes de la biodiversidad, esto es, en su composición, estructura y funcionamiento (sensu Noss, 1990).

En la medida que la modificación antropogénica del paisaje aumente, la conservación de la biodiversidad dependerá progresivamente de la protección de áreas pequeñas y de la biota fuera de las áreas protegidas (Simonetti, 1998). En este escenario, los fragmentos de bosque remanentes son particularmente importantes (Turner y Corlett, 1996; Scheellas y Greenberg, 1996), debido a que una red de fragmentos pequeños debidamente interconectados podrían sostener la biodiversidad a escala del paisaje (e.g., Acosta-Jamett *et al.*, 2003). Por ello, es relevante analizar la capacidad de regeneración de las especies arbóreas en los fragmentos de bosques, como una forma de evaluar sus perspectivas futuras y decidir las pautas de manejo recomendables para su conservación.

El bosque Maulino costero (sensu San Martín y Donoso, 1996) es un tipo de bosque templado, endémico de la zona central de Chile, ubicado en la Cordillera de

la Costa de la Región del Maule (VII Región), Chile, distribuido entre los 35°- 37° S (Fig. 1). La especie dominante de este tipo de bosque es el hualo (*Nothofagus glauca*), el cual forma asociaciones mixtas con otros árboles como lingue (*Persea lingue*) y avellano (*Gevuina avellana*) en laderas mésicas y fondos de quebradas, y con roble (*N. obliqua*) y ruil (*N. alessandrii*), en hábitats más secos (San Martín y Donoso, 1996; Arroyo *et al.*, San Martín, en este volumen). El interior del bosque incluye, además, especies de enredaderas, como copihue (*Lapageria rosea*) y pequeños arbustos como corontillo (*Escallonia pulverulenta*). Es un bosque florística y fisionómicamente diverso, que incluye además otras formaciones menos extensas de carácter caducifolio y/o siempreverde, como por ejemplo: bosques de coihue (*N. dombeyi*), bosques de ñirre (*N. antarctica*), bosques de ruil (*N. alessandrii*), y algunos rodales de queule (*Gomortega keule*) (San Martín y Donoso, 1996; Donoso, 1975).

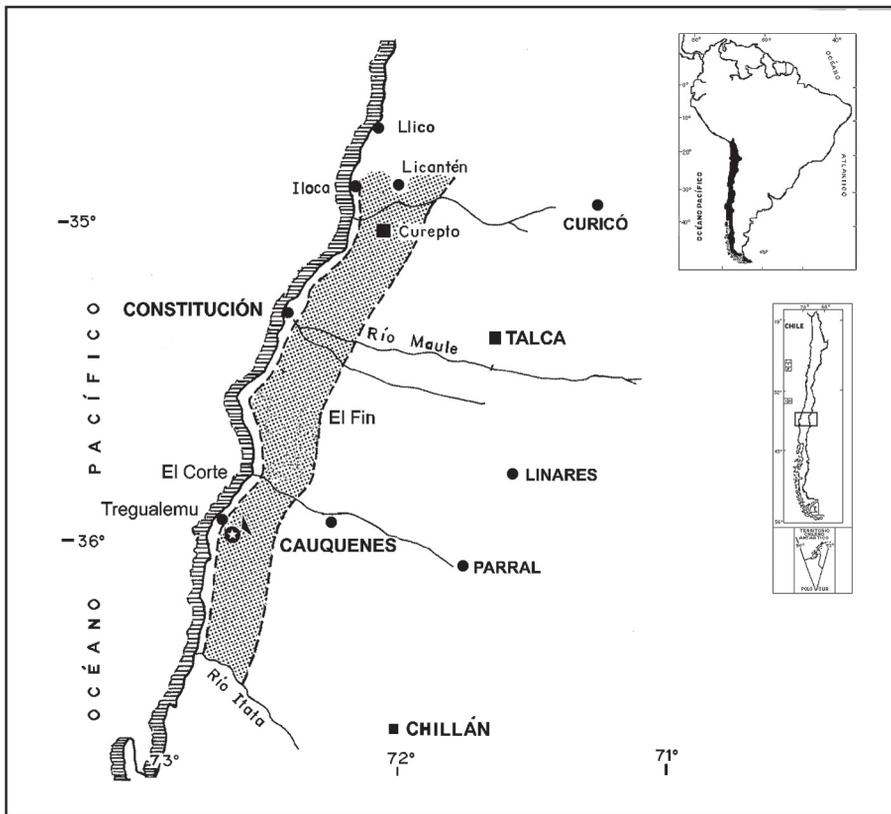


Fig. 1. Ubicación geográfica del bosque Maulino Costero (zonas achuradas) en la zona central de Chile y localización de la Reserva Nacional Lo Queules (estrella).

A partir del siglo XIX, el área del bosque Maulino costero ha declinado progresivamente debido a las actividades antrópicas (Donoso y Lara, 1996). En las últimas décadas, grandes áreas de bosque nativo han sido convertidas en plantaciones comerciales de pinos (*Pinus radiata*) (Lara y Veblen, 1993). Cerca del 18% del bosque Maulino costero fue sustituido por plantaciones entre los años 1978 y 1987 (Lara y Veblen, 1993). El paisaje de esta región es un mosaico en donde pequeños fragmentos de bosque nativo

persisten inmersos en un “océano” de plantaciones de pinos (Bustamante y Castor, 1998). Actualmente, el bosque Maulino costero está protegido sólo en dos Areas Silvestres Protegidas (ASP): Reserva Nacional Los RUILes y Reserva Nacional Los Queules (RNLQ), que en conjunto abarcan unas 190 ha. En consecuencia, para desarrollar una estrategia de conservación regional, será necesario proteger los fragmentos remanentes ubicados fuera de las ASP, usualmente de propiedad privada. En este capítulo, examinamos los efectos de la fragmentación sobre la dinámica regeneracional del bosque Maulino costero, comparando atributos florísticos, estructurales y dinámicos de la vegetación entre fragmentos pequeños de bosque y el bosque protegido en la RNLQ (VII Región). Primero, comparamos la composición y estructura comunitaria entre árboles adultos y plántulas (individuos con altura menor a 50 cm) en los fragmentos y en la Reserva. Segundo, simulamos la dinámica sucesional de los fragmentos y el bosque de la RNLQ, utilizando un modelo markoviano (véase Recuadro). Para ello, comparamos la estructura y composición del bosque actual con la estructura y composición proyectada para un bosque futuro. Finalmente, discutimos nuestros resultados en el marco de la conservación del bosque Maulino.

## RECUADRO 1

### *Prediciendo la dinámica del bosque mediante matrices markovianas*

Una matriz markoviana es un modelo matemático que permite predecir el estado futuro de un sistema cualquiera al llegar a un equilibrio, o sea cuando su tasa de cambio es igual a cero. Esta matriz está constituida por probabilidades de transición, esto es, la probabilidad que un componente  $i$  del sistema sea reemplazado por un componente  $j$  (Facelli y Pickett, 1990). En el caso de un bosque, la predicción de la estructura futura se realiza multiplicando la matriz de probabilidades de transición por un vector de estado  $V_0$ , que representa la estructura del dosel actual del bosque. El vector  $V_1$  resultante representaría la estructura del bosque al tiempo  $t = 1$ . A partir de un cierto número de iteraciones, por ejemplo 100, la matriz predice un vector de abundancias estable, es decir, la estructura del bosque en el equilibrio. Esta estructura puede ser utilizada como un modelo nulo (o de referencia) contra el cual comparar la composición y abundancias observadas en el dosel del bosque actual (Veblen, 1985). La matriz markoviana contiene las probabilidades de transición de todas las especies que componen el bosque, definidas como la probabilidad de que una especie  $j$  (e.g., estado plántula o juvenil) reemplace a una especie  $i$  (adulto en el dosel). Estas probabilidades se pueden estimar a partir de censos de plántulas que crecen bajo el dosel arbóreo, suponiendo que estas plántulas reemplazarán al árbol adulto cuando éste muera.

En nuestro estudio, las probabilidades de transición se estimaron a partir de la proporción relativa de plántulas de la especie  $j$  que crecían bajo el dosel de la especie  $i$ , simplemente dividiendo  $N_{ij}$  por el total de plántulas observadas bajo el dosel de la especie  $i$ . De esta manera, pudimos construir una matriz markoviana tanto para los fragmentos como para la Reserva. En el caso que una especie de árbol al estado adulto no tuviera plántulas bajo su dosel, supusimos una hipotética equidistribución de probabilidades de transición entre el total de plántulas observadas en el piso del bosque. El estado estacionario del bosque fue examinado luego de realizar 100 iteraciones (o multiplicaciones del vector  $V_0$  por la matriz de transición). No se realizaron correcciones por diferencias en longevidad entre las especies, ya que este parámetro es desconocido para las especies estudiadas.

### 43.1. Métodos

La Reserva Nacional Los Queules (RNLQ) está localizada en la VII Región, Chile (35°59' S - 72° 41' W, Fig. 1). Esta Reserva protege una extensión de 145 ha de bosque de hualo (*N. glauca*), inmerso en un parche continuo de bosque de 600 ha, rodeado por plantaciones de pino (*P. radiata*) y otros pequeños fragmentos de bosque de hualo. Trabajamos en el interior de la RNLQ, que en nuestro diseño consideramos un área de bosque continuo, y en cuatro fragmentos de bosque (2-4 ha de superficie) cercanos a la RNLQ. Para describir la composición y estructura del bosque, dispusimos 24 transectos (tres transectos por fragmento y 12 transectos en la RNLQ) de 50 m de largo y 2 m de ancho, cubriendo un total de 1.200 m<sup>2</sup>. En el área de los transectos, contamos todos los árboles adultos (DAP, diámetro a la altura del pecho,  $\geq 10$  cm). Bajo el dosel de cada adulto dispusimos un cuadrante de 1 m<sup>2</sup> y contamos e identificamos las plántulas arbóreas presentes (altura  $\leq 50$  cm). En total, evaluamos 284 cuadrantes dentro de la Reserva y 229 cuadrantes en los fragmentos de bosque.

Para predecir la dinámica futura del bosque maulino utilizamos matrices markovianas (Facelli y Pickett, 1990). En breve, esta es una metodología que permite proyectar la estructura futura del bosque bajo una condición teórica de equilibrio estable, a partir de la estimación de probabilidades de reemplazo de cada árbol del dosel actual. Esta estimación supone que las semillas, plántulas o juveniles de las diferentes especies que crecen bajo los árboles adultos, son los mejores candidatos para reemplazarlos en el futuro (para mayores detalles véase Recuadro). Las matrices markovianas han sido usadas como herramientas para predecir el ciclo de regeneración del bosque (Veblen, 1985; Bustamante y Armesto, 1995). De hecho, esta aproximación metodológica puede ser en algunos casos la única manera de examinar la dinámica de largo plazo de un bosque, considerando que no es posible conocer el destino de cada árbol debido a su extrema longevidad (varios siglos). Una de las limitaciones de estos modelos es que las probabilidades de transición son invariantes en el tiempo y no son afectadas por factores bióticos o abióticos. Además, es necesario incluir correcciones debido a diferencias en longevidad entre las especies. No obstante, las matrices de Markov han sido particularmente útiles por su valor predictivo en el estudio de la dinámica forestal de largo plazo (Facelly y Pickett, 1990; Veblen, 1992).

### 43.2. Composición y estructura

A lo largo de los transectos, registramos un total de 513 árboles adultos (284 en la RNLQ y 229 en los fragmentos) y 776 plántulas (581 en la RNLQ y 195 en los fragmentos). Registramos 18 especies arbóreas en total (Tabla 1). La similitud florística, evaluada por el índice de Sorensen (S), entre la RNLQ y los fragmentos en su conjunto, considerando todas las especies de plántulas y adultos, fue de  $S =$

0,8, un valor elevado, debido a que el índice varía entre 0 (máxima disimilitud) y 1 (similitud completa).

En la RNLQ, encontramos un total de 12 especies de árboles, sumando adultos y plántulas. Todas las especies se encontraron en estado adulto, mientras que sólo ocho especies arbóreas presentaron plántulas (Tabla 1). En los fragmentos de bosque, encontramos 18 especies de árboles, sumando adultos y plántulas. En estado adulto encontramos 12 especies, mientras que se registraron plántulas de 14 especies arbóreas, de las cuales sólo ocho estaban presentes en el dosel de los fragmentos. En la RNLQ, cuatro especies del dosel, corcolén (*Azara sp.*), arrayán rojo (*Luma apiculata*), laurel (*Laurelia sempervirens*) y boldo (*Peumus boldus*), no presentaron plántulas. Por otro lado, no encontramos plántulas de especies que no fueran parte del dosel de este bosque, lo cual sugiere que durante en el período de estudio, no se ha producido colonización de especies nativas o introducidas desde la matriz o desde los fragmentos adyacentes. En los transectos del interior de la RNLQ no encontramos plántulas ni adultos de pino, aunque otras observaciones indican que los pinos se encuentran en los bordes de la Reserva (Bustamante y Simonetti, datos no publicados).

En los fragmentos de bosque, cuatro especies del dosel no presentaron plántulas: laurel, hualo, pino y quillay (Quillaja saponaria) (Tabla 1). Ocho especies, en cambio, se encontraban presentes sólo como plántulas, como por ejemplo maqui (*Aristotelia chilensis*), olivillo (*Aextoxicon punctatum*) y arrayán rojo (*L. apiculata*) (Tabla 1). De acuerdo a los censos, en el período de estudio algunas especies parecen tener problemas de regeneración (e.g., laurel, hualo) y otras podrían estar colonizando los fragmentos. Estos datos sugieren posibles cambios futuros en composición y estructura de los fragmentos que exploraremos a continuación.

Tabla 1. Composición y abundancia de adultos y plántulas de árboles en la Reserva Nacional Los Queules (VII Región) y en cuatro fragmentos de bosque circundante (sumados). Se muestra el número de individuos adultos en un área de 1,200 m<sup>2</sup> y el número de plántulas presentes en 284 cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> dentro de la Reserva y 228 cuadrantes de idéntica área en los fragmentos. Entre paréntesis las abundancias relativas de las especies expresadas en porcentaje.

Taxón	Reserva		Fragmentos	
	Adultos	Plántulas	Adultos	Plántulas
<i>Aristotelia chilensis</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	37 (19)
<i>Aextoxicon punctatum</i>	96 (33,8)	65 (11,2)	0 (0)	11(5,6)
<i>Azara sp.</i>	2 (0,7)	0 (0)	1 (0,4)	8 (4,1)
<i>Cryptocarya alba</i>	54 (19)	460 (79,1)	7 (7,4)	54 (27,7)
<i>Citronella mucronata</i>	5 (1,8)	2 (0,3)	0 (0)	1 (0,5)
<i>Gevuina avellana</i>	39 (13,7)	14 (2,4)	29 (12,7)	11 (5,6)
<i>Luma apiculata</i>	1 (0,4)	0 (0)	0 (0)	14 (7,2)
<i>Lithraea caustica</i>	0 (0)	0 (0)	6 (2,6)	4 (2,1)
<i>Lomatia dentata</i>	9 (3,2)	3 (0,5)	0 (0)	1 (0,5)
<i>Laurelia sempervirens</i>	7 (2,5)	0 (0)	1 (0,4)	0 (0)
<i>Maytenus boaria</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (0,5)

Continuación Tabla 1

Taxón	Reserva		Fragmentos	
	Adultos	Plántulas	Adultos	Plántulas
<i>Myrceugenia obtusa</i>	0 (0)	0 (0)	4 (0,4)	24 (12,3)
<i>Nothofagus glauca</i>	25 (8,8)	16 (2,8)	58 (25,3)	0 (0)
<i>Nothofagus obliqua</i>	13 (4,6)	3 (0,5)	100 (43,7)	3 (1,5)
<i>Peumus boldus</i>	1 (0,4)	0 (0)	1 (0,4)	7 (3,6)
<i>Persea lingue</i>	25 (8,8)	17 (2,9)	6 (2,6)	19 (9,7)
<i>Pinus radiata</i> *	0 (0)	0 (0)	5 (2,2)	0 (0)
<i>Quillaja saponaria</i>	0 (0)	0 (0)	1 (0,4)	0 (0)
N	284	581	229	195
Número de especies	12	8	12	14

\* especie arbórea introducida

### 43.3. Estructura futura del bosque

Una primera forma de examinar si un bosque tiene el potencial de mantener su actual composición de especies es correlacionar las abundancias de las plántulas (bosque futuro) con las abundancias de los adultos (bosque presente). Si las especies más abundantes en el dosel fueran también las más abundantes como plántulas, existe el potencial para mantener la estructura del bosque (Armesto y Figueroa, 1987; Bustamante y Armesto, 1995). En la RNLQ (Tabla 1) las especies del dosel son también las más abundantes como plántulas (correlación de Spearman,  $r_s = 0,91$ ,  $P < 0,001$ ), mientras que en los fragmentos de bosque no hubo correlación entre la abundancia de plántulas y árboles adultos ( $r_s = -0,004$ ,  $P = 0,98$ ). Por ejemplo, en los fragmentos, el roble es la especie más abundante en el dosel, sin embargo, el sotobosque es dominado por plántulas de peumo (*Cryptocarya alba*). En consecuencia, la RNLQ podría mantener la composición del dosel en el largo plazo, mientras que los fragmentos de bosque podrían llegar a ser dominados por árboles de peumo.

Una segunda forma de evaluar posibles cambios en el dosel del bosque Maulino costero es simular su dinámica de largo plazo usando matrices markovianas. En la RNLQ, las abundancias relativas actuales de especies arbóreas y las abundancias relativas proyectadas según el modelo se correlacionaron positivamente ( $r_s = 0,94$ ,  $P < 0,01$ , Tabla 2). Este resultado apoyaría la sugerencia que el dosel del bosque mantendría su composición de especies en el largo plazo, en coherencia con la correlación positiva entre la abundancia de plántulas y adultos del bosque actual. Sin embargo, al analizar las predicciones del modelo a nivel de cada especie, el modelo predice una disminución significativa de algunas especies como el olivillo, un incremento significativo de otras, como el peumo (Tabla 2).

Más importante aún, el modelo predice la eventual extinción de cinco especies: corcolén, laurel, piñol (*Lomatia dentata*), arrayán rojo y boldo (Tabla 2). Estos resultados sugieren cambios importantes en el dosel del bosque en la RNLQ, tanto en composición arbórea (disminución en el número de especies), como en estructura (cambios en las dominancias). No obstante, la RNLQ retendría su carácter de bosque Maulino costero, con presencia de elementos típicos, como el hualo y roble, aun cuando su abundancia relativa declinaría.

En los fragmentos de bosque en tanto, las abundancias relativas del dosel actual no se correlacionaron con las predicciones futuras del modelo markoviano ( $r_s = -0,18$ ,  $P = 0,47$ , Tabla 3). Es decir, los fragmentos no podrían mantener su composición específica y estructura en el largo plazo, lo cual es coherente con la ausencia de correlación entre la abundancia de plántulas y adultos en los censos. Sin embargo, el modelo predice además, la incorporación al dosel de siete nuevas especies arbóreas, las cuales actualmente se encuentran sólo como plántulas (Tabla 1). Se destacan entre éstas, el maqui que alcanzaría un 11,4%, el olivillo con un 5,3% y arrayán rojo con un 4,8% del dosel futuro según el modelo markoviano (Tabla 3). El modelo predice además la casi desaparición del hualo (desde un 25,3% actual a un 0,1%) y del roble (desde un 43,5% a un 0,4%) (Tabla 3). Ambas especies son actualmente las dominantes de fragmentos de bosque presentes en los alrededores de la RNLQ (Tabla 1).

Tabla 2. Predicción de la dinámica sucesional de largo plazo en el bosque continuo de la Reserva Nacional Los Queules, VII Región, Chile. Se indican las abundancias relativas actuales en el dosel de acuerdo al censo de este trabajo y las esperadas, de acuerdo con la matriz markoviana, después de 100 iteraciones.

Taxón	Estructura	
	Actual (%)	Proyectada (%)
<i>Aextoxicon punctatum</i>	33,8	6,1
<i>Azara</i> sp.	0,7	0
<i>Citronella mucronata</i>	1,8	1,8
<i>Cryptocarya alba</i>	9,0	86,3
<i>Gevuina avellana</i>	13,7	1,0
<i>Kageneckia oblonga</i>	0	0,8
<i>Laurelia sempervirens</i>	2,5	0
<i>Lomatia dentata</i>	3,2	0
<i>Luma apiculata</i>	0,4	0
<i>Myrceugenia obtusa</i>	0	0
<i>Nothofagus glauca</i>	8,8	1,8
<i>Nothofagus obliqua</i>	4,6	0,8
<i>Peumus boldus</i>	0,4	0
<i>Persea lingue</i>	8,8	1,5
Número de especies	12	8

Tabla 3. Predicción de la dinámica sucesional en cuatro fragmentos de bosque ubicados en los alrededores de la Reserva Nacional Los Queules, VII Región, Chile. Se indican las abundancias relativas actuales en el dosel y esperadas de acuerdo con la matriz markoviana después de 100 iteraciones.

Taxón	Estructura	
	Actual (%)	Proyectada (%)
<i>Aristotelia chilensis</i>	0	11,4
<i>Aextoxicon punctatum</i>	0	5,3
<i>Azara sp.</i>	0,4	1,9
<i>Citronella mucronata</i>	0	1,4
<i>Cryptocarya alba</i>	7,4	14,6
<i>Gevuina avellana</i>	12,7	2,8
<i>Laurelia sempervirens</i>	0,4	0,1
<i>Lithraea caustica</i>	2,6	1,7
<i>Lomatia dentata</i>	0	0,2
<i>Luma apiculata</i>	0	4,8
<i>Maytenus boaria</i>	0	0,1
<i>Myrceugenia obtusa</i>	0,4	37,4
<i>Nothofagus glauca</i>	25,3	0,1
<i>Nothofagus obliqua</i>	43,7	0,1
<i>Peumus boldus</i>	0,4	15,0
<i>Persea lingue</i>	2,6	2,6
<i>Pinus radiata</i>	2,2	0,1
<i>Quillaja saponaria</i>	0,4	0,3
Número de especies	12	18

#### 43.4. Consecuencias

Nuestros análisis y simulaciones sugieren que las dinámicas sucesionales de los bosques de la RNLQ y de los fragmentos aledaños son diferentes. En la RNLQ la matriz de proyección markoviana predice reducciones significativas de la abundancia de al menos cuatro especies de árboles y un incremento significativo de la dominancia del peumo. Este incremento futuro sería consecuencia de la masiva producción de semillas de esta especie esclerófila (Simonetti *et al.*, datos no publicados) y de su abundante “banco” de plántulas tolerantes a la sombra. Sin embargo, no existen datos sobre la sobrevivencia de estas plántulas en el área. Actualmente, estamos registrando la sobrevivencia de más de mil plántulas debidamente marcadas, información que nos permitirá determinar el potencial de establecimiento de esta especie en el largo plazo.

En los fragmentos de bosque, la composición de especies de plántulas sugiere que la composición del dosel cambiará en el futuro. Por ejemplo, seis especies bien

representadas a nivel de plántulas, pero ausentes hoy del dosel de los fragmentos (Tabla 1), sugieren un activo proceso de colonización desde los hábitats circundantes. Este resultado coincide con la matriz markoviana, la cual predice un incremento desde 12 a 18 especies arbóreas, siendo maqui, arrayán (*Myrceugenia obtusa*) y peumo las especies que dominarían los fragmentos de bosque en el futuro próximo (Tabla 3), relegando a las especies actualmente dominantes, el hualo y el roble. Las tres especies que pasarían a ser dominantes, comparten atributos biológicos que favorecen su dispersión a escala de paisaje: son dispersadas por aves y zorros, vectores cuyos movimientos no son afectados negativamente por la fragmentación del bosque y expansión de plantaciones (Acosta-Jamett y Simonetti, 2003; Vergara, 2001; Estades y Temple, 1999; Estades y Escobar, en este volumen).

Los cambios sucesionales al interior de la Reserva representarían “rearreglos” de las dominancias de las especies arbóreas actuales, en cambio en los fragmentos de bosque, esta dinámica estaría gobernada más bien por la colonización de nuevas especies.

El caso del pino, cuyas plantaciones rodean tanto los fragmentos como la Reserva, merece un análisis especial. Esperábamos detectar un avance del proceso de colonización masivo hacia los bosques nativos, debido a que esta especie exótica es un invasor muy agresivo en otras zonas del mundo (Rejmánek, 1996). El pino, regenera preferentemente en hábitats abiertos y/o perturbados (Richardson y Bond, 1991; Richardson *et al.*, 1994), con una masiva lluvia anual de semillas (“efecto de masa” *sensu* Richardson y Cowling, 1992). Sin embargo, los censos no corroboraron estas expectativas: sólo en los fragmentos pequeños se encontraron pinos como plántulas y adultos, lo cual sugiere fuertes restricciones bióticas o abióticas a su invasión. Es posible que, la elevada concentración de roedores en los fragmentos de bosque (véase Saavedra y Simonetti, en este volumen) consuman las semillas de pino, tal como ocurre con otras especies arbóreas nativas (Donoso *et al.*, 2003). Podría ser también que el denso sotobosque de los fragmentos restrinja los niveles de luz por debajo de los umbrales para estimular la germinación del pino. Actualmente, estamos realizando ensayos de germinación y depredación de semillas que nos ayudarán a dilucidar la existencia de tales restricciones.

Uno de los resultados más interesantes es la constatación que los fragmentos, en su conjunto, contienen un mayor número de especies arbóreas que el bosque de mayor área de la RNLQ, aún cuando el área sumada de los cuatro fragmentos fue mucho menor que el área de la Reserva. Esto refuerza la idea que los fragmentos remanentes son valiosos para la conservación de la biodiversidad (Turner y Corlett, 1996). Esto se debería a la coexistencia en el dosel de especies arbóreas pertenecientes a diferentes estados sucesionales (Laurence *et al.*, 1998), por ejemplo, especies colonizadoras como el maqui, coexistiendo con especies sucesionales tardías sombra-tolerantes como el peumo, el olivillo y el hualo (San Martín y Donoso, 1996). Esto puede ser particularmente importante para especies con problemas de conservación, tales como el queule, el hualo y el laurel, pues en este mosaico de bosques fragmentados, las extinciones locales dentro de fragmentos pequeños pueden

ser compensadas por colonización de especies desde fragmentos más grandes que aún sostienen poblaciones viables.

Una de las especies más importantes del bosque Maulino costero, el queule, especie endémica en Peligro de Extinción, no fue analizada en este estudio debido a que presentó una estructura espacial muy agregada, por lo que tiene una baja probabilidad de ser detectada en los censos. Hemos observado plántulas y adultos, tanto en la RNLQ como en los fragmentos adyacentes, los cuales producen semillas periódicamente. Son necesarios estudios más detallados para aclarar el destino de esta especie en el paisaje actual.

En este capítulo hemos examinado la dinámica del bosque Maulino costero a partir de atributos estructurales del bosque y modelos de sucesión. Es necesario avanzar hacia el conocimiento de los mecanismos que subyacen a estos patrones (Debinsky y Holt, 2000). De hecho, los factores que determinan cambios en las tasas de establecimiento de especies arbóreas en bosques fragmentados son poco conocidos (Laurence *et al.*, 1997; Debinski y Holt, 2000). Por ejemplo, aún cuando la fragmentación altera procesos relevantes para la reproducción de árboles, entre estos la polinización y producción de semillas (Aizen y Feinsinger, 1994a), procesos post-dispersión tales como germinación (Bruna, 1999) y herbivoría (Didham *et al.*, 1996), no han sido estudiados. En esta línea, estamos desarrollando actualmente una serie de estudios experimentales sobre interacciones biológicas en el bosque Maulino costero, tales como depredación de semillas (Donoso *et al.*, 2003), herbivoría sobre plántulas (Vega, 2001). Mediante estos experimentos esperamos aclarar los factores que controlan la regeneración de especies arbóreas y disponer de antecedentes para la conservación del bosque Maulino en el largo plazo.

### *Agradecimientos*

Agradecemos el apoyo y permisos otorgados por CONAF (VII Región) y Sociedad Forestal Millalemu para trabajar en sus terrenos. Nuestro trabajo en ecología y conservación de bosques es financiado por FONDECYT, a través de sus proyectos 1981050 y 1010852.