

Relación entre riqueza de especies y diversidad funcional de atributos foliares en dos ensamblajes de especies siempreverdes de un bosque templado lluvioso

Relationship between species richness and functional diversity of leaf traits in two evergreen species assemblages in a temperate rainforest

ALFREDO SALDAÑA

Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.
asaldana@udec.cl

RESUMEN

El bosque templado lluvioso (sur de Chile) está conformado por tipos forestales que difieren en composición y dominancia de las especies. Estas diferencias deberían determinar cambios en componentes de la diversidad que presentan correlación entre ellos. Este estudio buscó determinar si existe un vínculo entre la riqueza de especies leñosas (S) y la diversidad funcional de sus atributos foliares, en dos ensamblajes forestales que difieren en composición florística: tipos forestales Valdiviano y Coihue. Se postuló que: *i*) existe una relación global positiva entre la diversidad funcional y la S ; *ii*) y que como los ensamblajes difieren en composición, la magnitud de la relación entre diversidad funcional y S diferirá entre los dos tipos forestales. Se describió la diversidad funcional a partir de los índices media-comunitaria-ponderada (CWM) y divergencia funcional ($FDvg$), de los atributos masa foliar específica (LMA) y contenido relativo de clorofila (Chl_r). Estos atributos fueron medidos, junto con la abundancia, en todas las especies leñosas presentes en los dos ensamblajes (10 parcelas de 225 m² por ensamblaje). Se encontró una relación global positiva sólo entre $FDvg$ -LMA y S , y el mismo patrón emerge cuando se evalúa esta relación dentro de cada tipo forestal, independiente de que estas comunidades presenten diferentes especies dominantes, o que además difieran en el valor promedio de la $FDvg$ -LMA. Sin embargo, al comparar la magnitud de esta relación entre los dos ensamblajes no se encontraron diferencias significativas. La riqueza de especies leñosas puede ser un buen predictor de la diversidad funcional en las comunidades forestales del bosque templado lluvioso, dependiendo del atributo funcional utilizado para inferir dicho componente de la diversidad. A partir de esto, es posible inferir que cuando hay mayor número de especies leñosas en una comunidad del bosque estudiado, también habría una mayor probabilidad de encontrar que las especies difieran en atributos funcionales como LMA.

PALABRAS CLAVE: Bosque-templado-lluvioso, diversidad-funcional, riqueza-especies, siempreverdes, LMA.

ABSTRACT

The temperate rainforest (southern Chile) consists of several forest types that differ in composition and species dominance. These differences should determine changes in biodiversity components that are correlated among them. This study determined whether there is a link between woody species richness (S) and functional diversity of leaf traits, in two forest assemblages that differ in floristic composition: Valdivian and Coihue forest types. It was tested: *i*) whether there is an overall positive relationship between functional diversity and S ; and *ii*) given that both assemblages differ in woody species composition, whether the magnitude of the relationship between functional diversity and S differ among the two forest types. The indexes community-weighted-mean (CWM) and functional divergence ($FDvg$) of the leaf traits leaf mass area (LMA) and relative chlorophyll content (Chl_r), were used to describe the functional diversity. These leaf traits and species abundances were measured in all woody species occurring in both forest types (10 plots 225 m² per forest type). There was an overall positive relationship only between $FDvg$ -LMA and S . The same pattern emerged when this relationship was evaluated within each forest type, independent of the fact that these communities have different dominant species, and also differ in average $FDvg$ -LMA. However, when comparing the magnitude of this relationship between the two forest assemblages no significant differences were found. Woody species richness can be a good surrogate of functional diversity in forest communities in the temperate rainforest, depending on the functional trait selected to infer this diversity component. Hence, it is possible to infer that the greater woody species richness in these forest communities, the greater is the likelihood to find species that differ in functional leaf traits as LMA.

KEYWORDS: Temperate-rainforest, functional-diversity, species-richness, evergreens, LMA.

INTRODUCCIÓN

Es importante reconocer que la diversidad tiene varios componentes correlacionados, entre los cuales se encuentran el más ampliamente reconocido, medido por el número de especies presentes en un hábitat, al cual llamamos riqueza o diversidad de especies, y un segundo componente llamado diversidad funcional, el cual es medido por el rango de atributos de las especies en un hábitat dado (Tilman *et al.* 1997, Tilman 2001).

La diversidad funcional de la vegetación es importante en la comprensión de la relación entre los cambios ambientales, la composición comunitaria y los procesos ecosistémicos (Díaz & Cabido 2001, Hooper *et al.* 2005, Grime 2006). La hipótesis que subyace a esta aproximación es que la diversidad de especies incrementa el espacio de nicho para las diferencias funcionales entre las especies (Petchev *et al.* 2004). Un atributo funcional es cualquier expresión fenotípica, ya sea morfológica, fisiológica o fenológica, que impacta indirectamente a la adecuación biológica del individuo, a través de su efecto sobre el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de éste (Violle *et al.* 2007). En términos generales, la diversidad funcional puede ser definida como el tipo, rango y abundancia relativa de los atributos funcionales presentes en un determinado ensamble, comunidad o ecosistema (Díaz & Cabido 2001, Hooper *et al.* 2005, Díaz *et al.* 2007a). Por ejemplo, dos ensambles con similar cantidad de especies pueden diferir en el grado de diversidad funcional que presentan, dependiendo de qué tan similar/diferente sean los atributos funcionales de las especies en la comunidad (De Bello *et al.* 2006). Si la diversidad de especies covaría con la diversidad funcional en diferentes ecosistemas naturales, es aún una pregunta abierta (Hooper *et al.* 2005, De Bello *et al.* 2006, Lavorel *et al.* 2008). Esta relación podría ser variable, considerando que se cree que distintos mecanismos serían los que sustentan la coexistencia de especies funcionalmente similares y/o distintas a lo largo de gradientes ambientales (Huston 1994).

La mayoría de los estudios empíricos en este ámbito se han realizado en condiciones experimentales, mediante manipulación directa de la composición del ensamble o comunidad vegetal (Tilman *et al.* 1997, Naeem 2001, Hooper *et al.* 2002). Sin embargo, en una comunidad natural la estrategia ecológica de cada especie vegetal se puede cuantificar directamente en terreno mediante estimaciones de atributos funcionales que reflejan la captura y utilización de recursos por parte de estas (Cornellissen *et al.* 2003, Westoby & Wright 2006). Combinando esta información con datos de las abundancias de las especies que coexisten en una comunidad, es posible desarrollar estimaciones de la distribución de un determinado atributo funcional en dicha comunidad (Kraft *et al.* 2008).

La diversidad funcional puede ser cuantificada usando una variedad de índices que capturan diferentes aspectos

de la distribución de los valores de un atributo funcional dentro de una comunidad (Ricotta 2005, Petchev & Gaston 2006, Lavorel *et al.* 2008). Dos de las aproximaciones más ampliamente utilizadas para describir la diversidad funcional son la divergencia funcional de un atributo (en adelante *FDvg*) y la media ponderada-comunitaria de éste (Community-weighted mean, en adelante *CWM*) (Díaz *et al.* 2007b, Lavorel *et al.* 2008). La *FDvg* cuantifica la heterogeneidad en el valor del atributo dentro de la comunidad, representando esta la probabilidad de que dos especies tomadas al azar tengan distintos valores para un atributo dado. Si bien se considera que esta aproximación podría reflejar la complementariedad de nicho en una comunidad (Mason *et al.* 2005, Petchev & Gaston 2006), esto se ha evaluado muy pocas veces en estudios de campo (De Bello *et al.* 2006). El segundo índice, *CWM* de un atributo dado, es definido como la media de los valores de este atributo en la comunidad, ponderado por la abundancia relativa de los taxa que presentan cada valor para el atributo (Garnier *et al.* 2004). Se ha reportado que la *CWM* de los atributos es de gran utilidad en la evaluación de la dinámica comunitaria (Garnier *et al.* 2007, De Bello *et al.* 2005, Louault *et al.* 2005, Quétier *et al.* 2007). Atributos foliares tales como la masa foliar específica (masa foliar por unidad de área, LMA), concentración de nitrógeno foliar, contenido de clorofila y longevidad foliar, entre otros, han mostrado covariar con la asimilación de carbono (Chapin 1993, Reich *et al.* 1997, Santiago & Wright 2007), propiedades hidráulicas (Tyree *et al.* 1994, Ackerly 2004) y disponibilidad de nutrientes (Díaz *et al.* 2007b). A partir de esto, la medición de la diversidad de tales atributos funcionales y el escalamiento de sus relaciones dentro de la comunidad, son cruciales para entender mejor el valor adaptativo de estos atributos inferir cómo se ensamblan las especies y su influencia en los procesos ecosistémicos (Sandquist & Cordell 2007).

El objetivo de esta investigación fue determinar si existe un vínculo entre la riqueza de especies leñosas y la diversidad funcional de sus atributos foliares, en dos ensambles forestales del bosque templado lluvioso, que difieren en composición florística: Valdiviano y Coihue (*sensu* Muñoz-Schick 1980). Para describir la diversidad funcional se utilizaron dos aproximaciones: *i*) la *CWM* de los atributos foliares LMA y contenido relativo de clorofila; y *ii*) la *FDvg* de los mismos atributos. Estos atributos foliares fueron medidos en todas las especies leñosas presentes en los dos ensambles forestales (en adelante: tipos forestales). De acuerdo a esto se esperaría encontrar: *a*) que exista una relación global positiva entre la diversidad funcional y la riqueza de especies (*S*); y *b*) dado que las dos comunidades difieren en composición florística, que la magnitud de la relación entre diversidad funcional y *S* difiera entre los dos tipos forestales.

MATERIALES Y MÉTODOS

SITIO DE ESTUDIO Y MUESTREO

Esta investigación se desarrolló en un bosque templado lluvioso dentro del Parque Nacional Puyehue (40°39'S, 72°11'W), sur de Chile. El clima es marítimo templado, con una precipitación anual de aproximadamente 3.500 mm, y con temperaturas promedio máxima y mínima de 13,8° C y 5,4° C, respectivamente (Almeyda & Sáez 1958, Riveros & Smith-Ramírez 1996). Los suelos son derivados de cenizas volcánicas recientes, bien drenados y fértiles, pero ácidos (Subiabre & Rojas 1994). Los nutrientes presentan una baja disponibilidad debido a la baja mineralización y alta inmovilización (Saldaña & Lusk 2003, Lusk *et al.* 2003). El bosque templado lluvioso del PN Puyehue posee tres tipos forestales, distribuidos a lo largo de un gradiente altitudinal (Muñoz-Schick 1980), de los cuales se seleccionaron los tipos Valdiviano (350 a 750 m s.n.m.) y Coihue (750 a 950 m s.n.m.), por ser comparables al estar ambos dominados exclusivamente por especies siempreverdes latifoliadas, al contrario del tipo forestal Lengua (> 950 m s.n.m.) dominado por la especie caducifolia *Nothofagus pumilio*. Estos tipos forestales difieren en la contribución de los elementos leñosos que poseen, en relación con el total de sus floras, y también en la proporción de especies que corresponden a árboles (tanto coníferas como angiospermas), arbustos, trepadoras y epifitas (Muñoz-Schick 1980). A partir de esto, existen diferencias funcionales en los atributos de las especies que componen estos tipos forestales, que pueden estar determinando diferencias en la diversidad funcional de éstos. El tipo forestal Valdiviano está compuesto principalmente por especies siempreverdes latifoliadas, siendo las especies dominantes *Laureliopsis philippiana*, *Aextoxicon punctatum*, *Nothofagus dombeyi* y *Eucryphia cordifolia* (Saldaña & Lusk 2003). En el dosel de este tipo forestal también hay especies menos abundantes como *Myrceugenia planipes*, *Luma apiculata* y *Weinmannia trichosperma*, entre otras (Parada *et al.* 2003). El tipo forestal Coihue está dominado por las especies arbóreas *Nothofagus betuloides*, *N. dombeyi*, *Podocarpus nubigena*, *Dasyphyllum diacanthoides*, y las arbustivas *Desfontainea fulgens*, *Gaultheria phillyreifolia*, *Gaultheria poeppigii*, *Berberis darwinii* y *B. ilicifolia* (Muñoz-Schick 1980).

La riqueza y abundancia de especies leñosas se midió en diez parcelas de 15 x 15 m, seleccionadas al azar en cada tipo forestal. Dentro de cada parcela se identificaron y registraron todas las especies leñosas. La abundancia relativa de cada especie se obtuvo utilizando como proxy el área basal aditiva de cada especie, a partir de la medición del diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los tallos > 5 cm DAP. El área basal, que se define como el área de la sección transversal a la altura del pecho de todos los individuos de una especie leñosa dada por unidad de superficie muestreada, es un buen indicador de la biomasa

forestal (Lusk & Ortega, 2003). Dentro de cada parcela, se recolectaron 20 hojas frescas de cada una de las especies leñosas, desde distintas alturas de las copas en la distribución vertical de éstas, para medir los atributos foliares LMA y contenido relativo de clorofila (Chl_r). Esta toma de muestras se realizó mediante el uso de una escalera de 6 m y una tijera telescópica de 3 m. Para la estimación de LMA, las hojas frescas recolectadas fueron fotografiadas con una cámara digital, para luego estimar el área foliar con el programa de análisis de imágenes SigmaScan Pro 5.0 (Systat Software, USA). Posteriormente las hojas fueron secadas durante 48 h a 70° C para obtener la masa seca. Luego LMA se calcula como la razón entre la masa foliar seca (g) dividida por su área (cm²). El Chl_r se midió en hojas completamente expandidas, haciendo tres mediciones por hoja con un clorofilómetro manual (SPAD-502, Minolta Camera Co., Osaka, Japón). Posteriormente se usó el promedio de estas tres mediciones como el valor de este atributo para cada hoja. Este método óptico no invasivo provee estimaciones confiables del contenido relativo de clorofila de la hoja (Richardson *et al.* 2002).

ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE ATRIBUTOS FOLIARES

Se calculó la diversidad funcional de cada atributo (LMA y Chl_r) para el ensamble de especies leñosas presentes en cada parcela y tipo de bosque, siguiendo la metodología propuesta por Mason *et al.* (2005), utilizando dos índices. 1) Media-comunitaria-ponderada del atributo (CWM_{trait}), calculada para cada parcela usando las abundancias relativas de las especies (Garnier *et al.* 2004), según la ecuación:

$$CWM_{\text{trait}} = \sum_{i=1}^n p_i \times \text{atributo}_i$$

Donde p_i es la contribución relativa de la especie i a la máxima biomasa de la parcela, n es el número de especies, y atributo_i es el valor promedio de un atributo dado en la especie i . 2) Divergencia funcional ($FDvg$), cuantificada usando una modificación del índice de Rao, que integra la variabilidad intraespecífica de un atributo dado (Mason *et al.* 2005, Lepš *et al.* 2006), según la ecuación:

$$FDvg = 2 / \pi \arctan \left[5 \times \sum_{i=1}^N \left[(\ln Ci - \overline{\ln x})^2 \times Ai \right] \right]$$

Donde $FDvg$ es la divergencia funcional a través de los intervalos de clases de la distribución de frecuencia de un atributo funcional dado; Ci = el valor del atributo para el intervalo de clase i^{avo} de la distribución de éste; Ai = la abundancia proporcional de la especie i en el intervalo de clase i^{avo} del atributo; $\overline{\ln x}$ = la media ponderada por abundancia del logaritmo natural de los valores del atributo en cada intervalo de clase de su distribución de frecuencia de este. Es decir, la suma de las abundancias proporcionales

de cada intervalo de clase multiplicado por el logaritmo natural de los valores del atributo en cada intervalo de clase.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para evaluar si existe una relación general entre la diversidad funcional (CWM_{trait} y $FDvg$) y la riqueza de especies leñosas (S), se estimó el coeficiente de correlación de Pearson agrupando todas las parcelas de los dos tipos de bosque. El mismo análisis se utilizó para evaluar si dentro de cada tipo forestal existe una relación entre diversidad funcional y S . Para poner a prueba la hipótesis que los dos tipos de bosques difieren en el valor promedio de los indicadores de diversidad funcional, se usó ANOVA de una vía. Finalmente, para evaluar si la relación entre los índices de diversidad funcional (CWM_{trait} y $FDvg$) y la riqueza de especies difiere entre los dos tipos de bosque, se utilizaron análisis de covarianza (ANCOVA) donde el tipo de bosque corresponde al efecto principal y la riqueza de especies como covariable.

RESULTADOS

El número total de especies leñosas registradas en las parcelas del tipo forestal Coihue fue mayor que en el tipo forestal Valdiviano (27 spp v/s 23 spp, respectivamente; Tabla I). Sin embargo, no existen diferencias significativas en el valor promedio de la riqueza de especies entre ambos tipos de bosques (Tabla II). En el tipo forestal Valdiviano las cinco especies con mayor aporte en área basal, corresponden a angiospermas siempreverdes latifoliadas, mientras que en el tipo forestal Coihue, destacan dos especies de coníferas entre las que aportan con la mayor parte del área basal (Fig. 1, Tabla I). Al evaluar la diversidad funcional de los atributos foliares, sólo se encontraron diferencias entre los tipos forestales en la $CWM - LMA$, siendo este parámetro significativamente mayor en el tipo forestal Coihue (Tabla II). Al agrupar todos los datos de diversidad funcional de las parcelas de ambos tipos forestales, se encontró una relación global positiva solamente entre la $FDvg - LMA$ y la riqueza

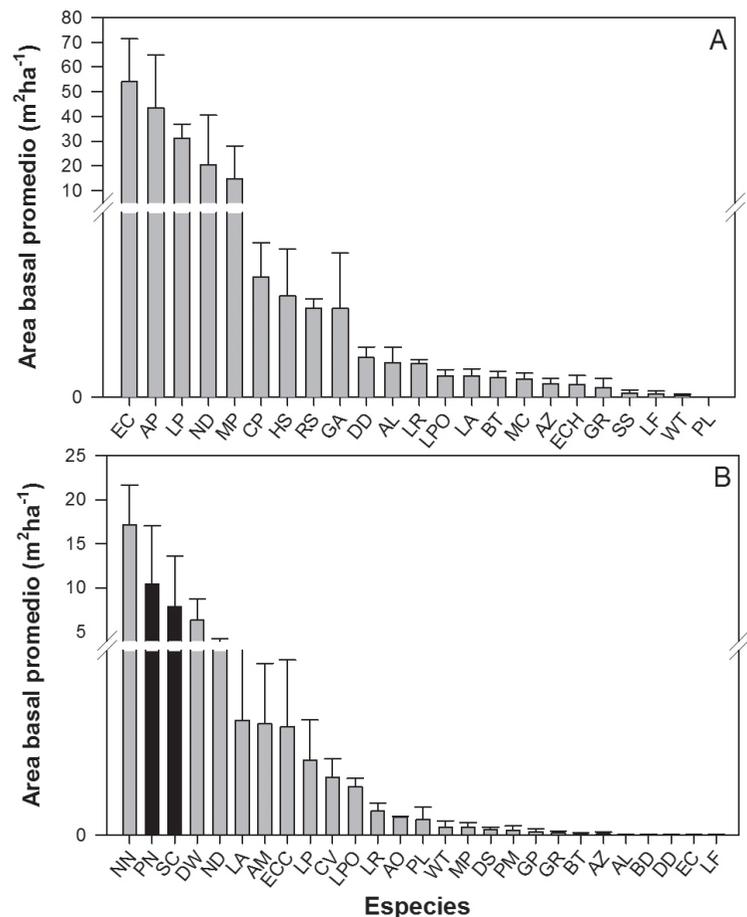


FIGURA 1. Valores promedio (\pm ES) de la abundancia de las especies leñosas (área basal, m^2ha^{-1}) presentes en el tipo forestal Valdiviano (A) y en el tipo forestal Coihue (B), en un bosque templado lluvioso. Angiospermas: barras grises; Coníferas: barras negras. Los códigos representan los nombres abreviados de las especies (ver Tabla I).

FIGURE 1. Mean values (\pm SE) of woody species abundance (basal area, m^2ha^{-1}) occurring in the Valdivian forest type (A) and Coihue forest type (B), in a temperate rainforest. Angiosperms: grey bars; Conifers: dark bars. Codes represent abbreviated names of species (see Table I).

de especies leñosas (Fig. 2). Al evaluar esta relación ($FDvg - LMA$ v/s S) dentro de cada tipo forestal por separado, se encontró también una relación positiva y significativa entre ambos parámetros (Correlación de Pearson; Valdiviano: $r^2 = 0.54$, $P = 0.015$; Coihue: $r^2 = 0.59$, $P = 0.021$). Sin embargo, la magnitud de la relación entre $FDvg - LMA$ y S no difiere entre ambos tipos forestales (Tabla III). Por otra

parte, aunque no existe una relación positiva global entre $FDvg - Chl_r$ y S (Fig. 2), estos parámetros presentaron una correlación débil solamente en el tipo forestal Coihue (Correlación de Pearson, $r^2 = 0.43$, $P = 0.048$). A su vez, esto tampoco determina que la magnitud de la relación entre $FDvg - Chl_r$ y S muestre diferencias entre ambos tipos forestales (Tabla III).

TABLA I. Especies presentes en los tipos forestales Valdiviano y Coihue (*sensu* Muñoz-Schick 1980). Forma de crecimiento: (A) árbol, (B) arbusto, (T) trepadora, (E) epífita.

TABLE I. Woody species occurring in the forest types Valdiviano and Coihue (*sensu* Muñoz-Schick 1980). Growth forms: (A) tree, (B) shrub, (T) vine, (E) epiphyte.

ESPECIE	ABREVIATURA	FORMA CREC.	TIPO FORESTAL	
			VALDIVIANO	COIHUE
<i>Aextoxicon punctatum</i>	AP	A	X	
<i>Amomyrtus luma</i>	AL	B	X	X
<i>Amomyrtus meli</i>	AM	B		X
<i>Asteranthera ovata</i>	AO	T		X
<i>Azara lanceolata</i>	AL	B	X	X
<i>Berberis darwinii</i>	BD	B		X
<i>Boquila trifoliolata</i>	BT	T	X	X
<i>Caldcluvia paniculata</i>	CP	A	X	
<i>Campsidium valdivianum</i>	CV	T		X
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	DD	A	X	X
<i>Desfontainea fulgens</i>	DS	B		X
<i>Drimys winteri</i>	DW	A		X
<i>Elytropus chilensis</i>	ECH	T	X	
<i>Embothrium coccineum</i>	ECC	A		X
<i>Eucryphia cordifolia</i>	EC	A	X	X
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	GP	B		X
<i>Gevuina avellana</i>	GA	A	X	
<i>Griselinia racemosa</i>	GR	T	X	X
<i>Hydrangea serratifolia</i>	HS	T	X	
<i>Laureliopsis philippiana</i>	LP	A	X	X
<i>Lomatia ferruginea</i>	LF	B	X	X
<i>Luma apiculata</i>	LA	A	X	X
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	LPO	T	X	X
<i>Luzuriaga radicans</i>	LR	T	X	X
<i>Myrceugenia planipes</i>	MP	B	X	X
<i>Mitraria coccinea</i>	MC	T	X	
<i>Nothofagus dombeyi</i>	ND	A	X	X
<i>Nothofagus nitida</i>	NN	A		X
<i>Philesia magellanica</i>	PM	T		X
<i>Podocarpus nubigena</i>	PN	A		X
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	PL	B	X	X
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	RS	B	X	
<i>Sarmienta scandens</i>	SS	E	X	
<i>Saxegothaea conspicua</i>	SC	A		X
<i>Weinmannia trichosperma</i>	WT	A	X	X

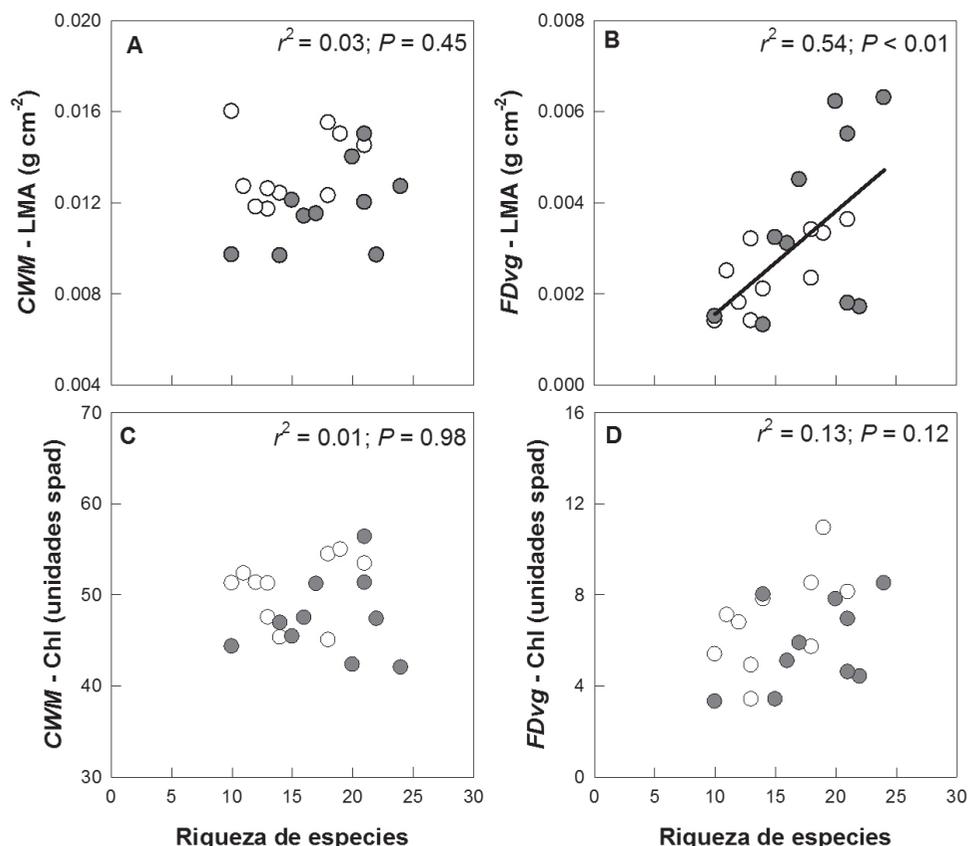


FIGURA 2. Componentes de la diversidad funcional (*CWM* y *FDvg*) de los atributos foliares LMA (A y B, respectivamente) y Chl_r (C y D, respectivamente) en función de la riqueza de especies leñosas, al agrupar las parcelas de los tipos forestales Valdiviano (círculos blancos) y Coihue (círculos grises). Valores de r^2 y P corresponden a la correlación lineal de Pearson.

FIGURE 2. Functional diversity components (*CWM* and *FDvg*) of the leaf traits LMA (A and B, respectively) and Chl_r (C and D, respectively) as a function of woody species richness, by pooling plots of both Valdivian (open circles) and Coihue (grey circles) forest types. Values of r^2 and P correspond to Pearson's linear correlation.

TABLA II. Valores promedio (\pm ES) de la riqueza de especies (S) y de los índices de diversidad funcional -*CWM* (media comunitaria ponderada) y *FDvg* (divergencia funcional)- de los atributos LMA (masa foliar específica, $gr\ cm^{-2}$) y Chl_r (contenido relativo de clorofila, unidades spad), en cada tipo forestal ($n = 10$ parcelas \times 2 tipos forestales = 20 parcelas). * $P < 0,05$, ANOVA de una vía.

TABLE II. Mean values (\pm SE) of species richness (S) and functional diversity components -*CWM* (community weight mean) and *FDvg* (functional divergence)- of the leaf traits LMA (leaf mass area, $gr\ cm^{-2}$) and Chl_r , (relative chlorophyle content, spad units) in each forest type ($n = 10$ plots \times 2 forest types = 20 plots). * $P < 0.05$, one way ANOVA.

	TIPO FORESTAL	
	VALDIVIANO	COIHUE
S	14,9 \pm 1,27	18,0 \pm 1,28
<i>CWM</i> - LMA*	0,011 \pm 0,001	0,013 \pm 0,001
<i>FDvg</i> - LMA	0,003 \pm 0,001	0,002 \pm 0,001
<i>CWM</i> - Chl_r	50,66 \pm 1,32	47,44 \pm 1,33
<i>FDvg</i> - Chl_r	6,85 \pm 0,64	5,78 \pm 0,65

TABLA III. ANCOVA de la divergencia funcional de LMA ($FDvg - LMA$, $g\ cm^{-2}$) y Chl_r ($FDvg - Chl_r$, unidades $spad$) del tipo forestal Valdiviano y Coihue en un bosque templado lluvioso. Efecto principal: Tipo forestal; covariable: Riqueza de especies.

TABLE III. ANCOVA of functional divergence LMA ($FDvg - LMA$, $g\ cm^{-2}$) and $FDvg - Chl_r$ ($spad$ units) of Valdiviano and Coihue forest types in a temperate rainforest. Main factor: Forest type; covariate: Species richness.

	g.l.	SS	F	P
<i>FDvg - LMA</i>				
Tipo forestal	1	0,60 x 10 ⁻⁶	0,34	0,568
Riqueza especies (<i>S</i>)	1	12,19 x 10 ⁻⁶	6,94	0,018
T. forestal x <i>S</i>	1	0,50 x 10 ⁻⁶	0,28	0,602
<i>FDvg - Chl_r</i>				
Tipo forestal	1	15,33	4,55	0,052
Riqueza especies (<i>S</i>)	1	20,35	6,04	0,026
T. forestal x <i>S</i>	1	1,08	0,32	0,579

DISCUSIÓN

En este estudio se encontró que la riqueza de especies leñosas puede ser un buen predictor de la diversidad funcional en las comunidades forestales del bosque templado lluvioso, dependiendo del atributo funcional utilizado para inferir dicho componente de la diversidad. Los resultados muestran una relación global positiva entre la divergencia funcional del atributo LMA y la riqueza de especies (Fig. 2), y el mismo patrón emerge cuando se evalúa esta relación dentro de cada tipo forestal, independiente de que estas comunidades presenten diferentes especies dominantes (Fig. 1), o que además difieran en el valor promedio de la $FDvg - LMA$ (Tabla II). A partir de este resultado es posible inferir que cuando hay mayor número de especies en una comunidad del bosque estudiado, también habría una mayor probabilidad de encontrar que las especies difieran en atributos funcionales como LMA. La variación de este atributo está estrechamente vinculada a las diferencias interespecíficas en la tasa de captura y utilización de recursos, a la mayor o menor longevidad foliar, al mayor o menor retorno de la inversión de nutrientes, a la tasa de crecimiento, a la sombratolerancia, y en general LMA refleja las respuestas funcionales de las especies frente a la heterogeneidad ambiental (Givnish 1988, Reich *et al.* 1997, Lusk 2002, Wright *et al.* 2004). Este patrón de aumento en la $FDvg - LMA$ con la *S* muestra el grado al cual la distribución de abundancias de las especies en un espacio de nicho dado, maximizaría la divergencia en este atributo funcional dentro de la comunidad (*sensu* Mason *et al.* 2005), sustentando la idea de que las especies del bosque templado lluvioso coexisten, en este caso en rodales maduros, por un alto grado de diferenciación de nicho y probablemente una relativamente baja competencia por los recursos. Esto concuerda con lo reportado en estudios anteriores, que muestran una estrecha relación entre la

disponibilidad de luz y las diferencias interespecíficas en la distribución de nicho lumínico que presentan las leñosas del bosque templado lluvioso (Saldaña & Lusk 2003, Lusk & Kelly 2003, Lusk *et al.* 2008).

Aunque se encontró una relación general positiva entre $FDvg - LMA$ y *S* (Fig. 2), y a su vez ésta se cumple dentro de cada tipo forestal por separado, al comparar la magnitud de esta relación entre los dos ensamblajes no se encontraron diferencias (Tabla III). Ambos ensamblajes difieren en composición florística, y además en el tipo forestal Coihue dos de las especies dominantes son coníferas (Tabla I, Fig. 1), y ambos factores podrían haber determinado tanto diferencias en la identidad funcional de las especies como una diferencia en la magnitud de la relación $FDvg - LMA$ v/s *S*. Esta diferencia pudo no haberse dado por distintas razones: *i*) Por el peso que puede tener en la relación el grado de variabilidad funcional de las especies compartidas (Tabla I), que aún siendo menos abundantes podrían estar aportando con una gran divergencia funcional, y de modo similar en ambos tipos forestales. *ii*) Por un patrón de convergencia en atributos funcionales que puede darse en los estadios tardíos de las comunidades vegetales, determinada por las condiciones ambientales, las cuales a su vez tienden a disminuir en heterogeneidad durante la sucesión (Fukami *et al.* 2005). De esta forma, independiente de la composición florística de los ensamblajes estos tipos forestales pertenecientes al bosque templado lluvioso se estarían comportando funcionalmente de manera semejante, dentro de sus rangos de divergencia funcional, al menos para el atributo LMA. Las especies que comparten características fisiológicas, morfológicas y/o fenológicas forman grupos funcionales diferenciados (Naeem *et al.* 1999), y dentro de estos grupos se puede decir que las especies son funcionalmente redundantes. En este caso, la pérdida de una o unas pocas especies dentro de un grupo dado puede ser compensada por otras especies funcionalmente similares

(Wardle *et al.* 1999), y como resultado, las funciones del ecosistema se pueden mantener a causa de tal redundancia funcional (Díaz & Cabido 2001, Balvanera *et al.* 2006). *iii*) Por efecto del muestreo, en términos del número y tamaño de las parcelas, lo cual pudo dejar fuera algunos elementos florísticos importantes, tanto en su aporte a la diversidad funcional como a la riqueza de especies leñosas.

Varios autores han planteado que la riqueza de especies vegetales es un buen indicador de la diversidad funcional (Lawton *et al.* 1998, Tilman 1999, Tilman 2001, Hooper *et al.* 2005, Díaz *et al.* 2007a). Esto se basa principalmente en el supuesto de que el aumento de la riqueza de especies conduce a una mayor riqueza o variación de las posibles respuestas funcionales de las especies (Díaz & Cabido 2001). Sin embargo, aunque es esperable una relación positiva entre ambos componentes de la diversidad, sobre todo si se asume que el ensamblaje de especies de una comunidad ocurre al azar, se ha planteado que dicha relación podría no ser suficientemente universal como para justificar el uso de la riqueza de especies como un sustituto confiable de la diversidad funcional (Díaz & Cabido 2001). Aún así, Petchey & Gaston (2002) encontraron un patrón similar de relación positiva entre la diversidad funcional y la riqueza de especies, pero en dos comunidades naturales dominadas por herbáceas. La relación entre estos indicadores de la diversidad funcional se ha estudiado principalmente en pastizales y campos abandonados, pero poco se sabe acerca de la importancia funcional de la diversidad en comunidades forestales (Scherer-Lorenzen *et al.* 2007, Kraft *et al.* 2008). Los pocos estudios que se han desarrollado en los bosques naturales se han realizado principalmente en bosques tropicales (Kraft *et al.* 2008) y boreales (Hollingsworth *et al.* 2008). Sin embargo, los bosques templados apenas se han mencionado en el debate sobre la importancia funcional de la diversidad biológica, debido a la dificultad de llevar a cabo experimentos en estos ecosistemas con dinámica lenta (Caspersen & Pacala 2001, Scherer-Lorenzen *et al.* 2007). Se ha discutido que la importancia funcional de las comunidades forestales es difícil de evaluar debido a que presentan una estructura espacial compleja y alta longevidad de los organismos dominantes (Leuschner *et al.* 2009).

Por otro lado, las evidencias de vínculos entre la riqueza de especies y la diversidad funcional son muy escasas para bosques templados de América del Sur (Armesto *et al.* 1996a, Millennium Ecosystem Assessment 2005). En este contexto, este estudio es pionero en la región en determinar si existe un vínculo entre la diversidad funcional de atributos foliares y la riqueza de especies leñosas, primero, por ser desarrollado en una comunidad natural y, segundo, por tratarse de un ecosistema de bosque templado lluvioso. La variación encontrada en los atributos funcionales evaluados (LMA y Chl_r) podría reflejar las diferencias en las estrategias ecológicas de las plantas, frente a los gradientes de disponibilidad de recursos asociados al ecosistema

forestal estudiado (principalmente luz y nutrientes, *sensu* Saldaña & Lusk 2003). No obstante, no se puede perder de vista que también las interacciones bióticas, tales como la competencia, la facilitación y la herbivoría, pueden modificar el nicho de las poblaciones, alterando el espacio del biotopo y las respuestas funcionales asociadas (Díaz & Cabido 2001; Salgado-Luarte & Gianoli 2011). Esto último debiera ser considerado en futuras investigaciones, que busquen inferir patrones y procesos ecológicos a partir de la diversidad funcional de una comunidad forestal. Finalmente, la presente evaluación de la diversidad y sus componentes (riqueza de especies y diversidad funcional) puede también contribuir a dilucidar los mecanismos detrás de la relación diversidad/ensamblaje de especies y diversidad/funcionamiento ecosistémico.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a M. Pérez, F. Carrasco, M.J. Herrera, T. Flores, N. Fuentes y a CONAF (Parque Nacional Puyehue). Esta investigación fue financiada por el Proyecto Fondecyt de Iniciación N° 11090133.

REFERENCIAS

- ACKERLY, D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* 74: 25-44.
- ALMEYDA, E. & F. SÁEZ. 1958. Recopilación de datos climáticos y mapas sinópticos respectivos. Ministerio de Agricultura, Santiago, Chile.
- ARMESTO, J.J., P.M. LEÓN-LOBOS & M.T.K. ARROYO. 1996a. Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: una isla biogeográfica. En: J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo (eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile*, pp. 23-28. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- ARMESTO, J.J., R. ROZZI & P.M. LEÓN-LOBOS. 1996b. Ecología de los bosques chilenos: síntesis y proyecciones. En: J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo (eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile*, pp. 405-421. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- BALVANERA, P., A.B. PFISTERER, N. BUCHMANN, J.S. HE, T. NAKASHIZUKA, D. RAFFAELLI & B. SCHMID. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146-1156.
- CASPERSEN, J.P. & S. PACALA. 2001. Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research* 16: 895-903.
- CHAPIN III, F.S. 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: J.R. Ehleringer & C.B. Field (eds.), *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*, pp. 287-312. Academic Press, San Diego, CA.
- CORNELISSEN, J.H.C., S. LAVOREL, E. GARNIER, S. DÍAZ, N. BUCHMANN, D.E. GURVICH, P.B. REICH, H. TER STEEGE,

- H.D. MORGAN, M.G.A. VAN DER HEIJDEN, J.G. PAUSAS & H. POORTER. 2003. Handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- DE BELLO, F., J. LEPSŠ & M.T. SEBASTIÀ. 2005. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology* 42: 824-833.
- DE BELLO, F., J. LEPSŠ & M.T. SEBASTIÀ. 2006. Variations in species and functional diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography* 29: 801-810.
- DÍAZ, S. & M. CABIDO. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- DÍAZ, S., S. LAVOREL, F.S. CHAPIN III, P.A. TECCO, D.E. GURVICH & K. GRIGULIS. 2007a. Functional diversity - at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. In: J. Canadell, L.F. Pitelka & D. Pataki (eds.), *Terrestrial ecosystems in a changing world*, pp. 81-91. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- DÍAZ, S., S. LAVOREL, F. DE BELLO, F. QUÉTIER, K. GRIGULIS & T.M. ROBSON. 2007b. Incorporating plant functional Diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS* 104: 20684-20689.
- FUKAMI, T., T.M. BEZEMER, S.R. MORTIMER & W.H. VAN DER PUTTEN. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters* 8: 1283-1290.
- GARNIER, E., J. CORTEZ, G. BILLÈS, M.L. NAVAS, C. ROUMET, M. DEBUSSCHE, G. LAURENT, A. BLANCHARD, D. AUBRY, A. BELLMANN, C. NEILL & J.P. TOUSSAINT. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630-2637.
- GARNIER, E., S. LAVOREL, P. ANSQUER, H. CASTRO, P. CRUZ, J. DOLEZAL, O. ERIKSSON, C. FORTUNEL, H. FREITAS, C. GOLODETS, K. GRIGULIS, C. JOUANY, E. KAZAKOU, J. KIGEL, M. KLEYER, V. LEHSTEN, J. LEPS, T. MEIER, R. PAKEMAN, M. PAPADIMITRIOU, V. PAPANASTASIS, H. QUESTED, F. QUÉTIER, T.M. ROBSON, C. ROUMET, G. RUSCH, C. SKARPE, M. STERNBERG, A. THEAU, J.P. THÉBAULT, D. VILE & M.P. ZAROVALI. 2007. A standardized methodology to assess the effects of land use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands. *Annals of Botany* 99: 967-985.
- GIVNISH, T.J. 1988. Adaptation to Sun and Shade: a Whole-Plant Perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.
- GRIME, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in the plant community: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255-260.
- HOLLINGSWORTH, T.N., E.A.G. SCHUUR, F.S. CHAPIN III & M.D. WALKER. 2008. Plant Community Composition as a Predictor of Regional Soil Carbon Storage in Alaskan Boreal Black Spruce Ecosystems. *Ecosystems* 11: 629-642.
- HOOPER, D.U., M. SOLAN, A. SYMSTAD, S. DÍAZ, M.O. GESSNER, N. BUCHMANN, V. DEGRANGE, P. GRIME, F. HULOT, F. MERMILLOD-BLONDIN, J. ROY, E.M. SPEHN & L. VAN PEER. 2002. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives*, pp. 195-208. Oxford University Press, Oxford, New York.
- HOOPER, D.U., F.S.I. CHAPIN, J.J. EWEL, A. HECTOR, P. INCHAUSTI, S. LAVOREL, J.H. LAWTON, D. LODGE, M. LOREAU, S. NAEEM, B. SCHMID, H. SETÄLÄ, A.J. SYMSTAD, J. VANDERMEER & D.A. WARDLE. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research. *Ecological Monographs* 75: 3-36.
- HUSTON, M.A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species in changing landscape*. Cambridge Univ. Press. 681 pp.
- KRAFT, N.J.B., R. VALENCIA & D.D. ACKERLY. 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science* 332: 580-582.
- LAVOREL, S., K. GRIGULIS, S. MCINTYRE, N.S.G. WILLIAMS, D. GARDEN, J. DORROUGH, S. BERMAN, F. QUÉTIER, A. THÉBAULT & A. BONIS. 2008. Assessing functional diversity in the field - methodology matters! *Functional Ecology* 22: 134-147.
- LAWTON, J.H., S. NAEEM, L.J. THOMPSON, A. HECTOR & M.J. CRAWLEY. 1998. Biodiversity and ecosystem function: getting the Ecotron experiment in its correct context. *Functional Ecology* 12: 848-852.
- LEPSŠ, J., F. DE BELLO, S. LAVOREL & S. BERMAN. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78: 481-501.
- LEUSCHNER, C., H.F. JUNGKUNST & S. FLECK. 2009. Functional role of forest diversity: Pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. *Basic and Applied Ecology* 10: 1-9.
- LOUAULT, F., V.D. PILLAR, J. AUFRÈRE, E. GARNIER & J.F. SOUSSANA. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a seminatural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16: 151-160.
- LUSK, C.H. 2002. Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. *Oecologia* 132: 188-196.
- LUSK, C.H., F. MATUS, M. MORENO-CHACÓN, A. SALDAÑA & M. JIMÉNEZ-CASTILLO. 2003. Seasonal variation in leaf litter nutrient concentrations of Valdivian rainforest trees. *Gayana Botánica* 60: 35-39.
- LUSK, C.H. & C.K. KELLY. 2003. Interspecific variation in seed size and safe sites in a temperate rain forest. *New Phytologist* 158: 535-541.
- LUSK, C.H., D.S. FALSTER, C.K. JARA-VERGARA, M. JIMÉNEZ-CASTILLO & A. SALDAÑA. 2008. Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. *Functional Ecology* 22: 454-459.
- LUSK, C.H. & O. CONTRERAS. 1999. Foliage area and crown nitrogen turnover in temperate rain forest juvenile trees of differing shade tolerance. *Journal of Ecology* 87: 973-983.
- MASON, N.W.H., D. MOUILLOT, W.G. LEE & J.B. WILSON. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC. 86 pp.
- MUÑOZ-SCHICK, M. 1980. *Flora del Parque Nacional Puyehue*,

- Editorial Universitaria S.A., Santiago de Chile. 557 pp.
- NAEEM, S. 2001. How changes in biodiversity may affect the provision of ecosystem services. In: G. Chichilnisky, G.C. Daily, P. Ehrlich, G. Heal & J. Miller (eds.), *Managing Human dominated Ecosystems*, pp. 3-33. Missouri Botanical Garden, St Louis.
- NAEEM, S., F.S. CHAPIN III, R. COSTANZA, P.R. EHRLICH, F.B. GOLLEY, D.U. HOOPER, J.H. LAWTON, R.V. O'NEILL, H.A. MOONEY, O.E. SALA, A.J. SYMSTAD & D. TILMAN. 1999. Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. *Ecology* 4: 1-12.
- PARADA, T., C. JARA & C.H. LUSK. 2003. Distribution of maximum heights of tree species in an old-growth Chilean rain forest. *Bosque* 24: 63-67.
- PETCHEY, O.L. & K.J. GASTON. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.
- PETCHEY, O.L. & K.J. GASTON. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-748.
- PETCHEY, O.L., A. HECTOR & K.J. GASTON. 2004. How do different measures of functional diversity perform. *Ecology* 85: 847-857.
- QUÉTIER, F., A. THÉBAULT & S. LAVOREL. 2007. Linking vegetation and ecosystem response to complex past and present land use changes using plant traits and a multiple stable state framework. *Ecological Monographs* 77: 33-52.
- REICH, P.B., M.B. WALTERS & D.S. ELLSWORTH. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 13730-13734.
- RICOTTA, C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6: 479-486.
- RICHARDSON, A.D., S.P. DUIGAN, & G.P. BERLYN. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytology* 153: 185-194.
- RIVEROS, M. & C. SMITH-RAMÍREZ. 1996. Patrones de floración y fructificación en bosques del Sur de Chile. En: J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo (eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile*, pp. 235-245. Editorial Universitaria, Santiago.
- SALDAÑA, A. & C.H. LUSK. 2003. Influencia de las especies del dosel en la disponibilidad de recursos y regeneración avanzada en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 639-650.
- SALGADO-LUARTE, C. & E. GIANOLI. 2011. Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light demanding tree species. *Functional Ecology* 25: 492-499.
- SANDQUIST, D.R. & S. CORDELL. 2007. Functional diversity of carbon-gain, water-use, and leaf-allocation traits in trees of a threatened lowland dry forest in Hawaii. *American Journal of Botany* 94: 1459-1469.
- SANTIAGO, L.S. & S.J. WRIGHT. 2007. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology* 21: 19-27.
- SCHERER-LORENZEN, M., E.D. SCHULZ, A. DON, J. SCHUMACHER & E. WELLER. 2007. Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 53-70.
- SUBIABRE, A. & C. ROJAS. 1994. *Geografía física de la región de los Lagos*. Ediciones Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 118 pp.
- TILMAN, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474.
- TILMAN, D. 2001. Functional diversity. In: S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (Vol. 3), pp. 109-120, Academic Press.
- TILMAN, D., J. KNOPS, D. WEDIN, P. REICH, M. RITCHIE & M. SIEMANN. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- TYREE, M.T., S. DAVIS & H. COCHARD. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution-is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal* 15: 335-360.
- VIOLLE, C., M.L. NAVAS, D. VILE, E. KAZAKOU, C. FORTUNEL, I. HUMMEL & E. GARNIER. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- WARDLE, D.A., K.I. BONNER, G.M. BARKER, G.W. YEATES, K.S. NICHOLSON, R.D. BARDGETT, R.N. WATSON & A. GHANI. 1999. Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monographs* 69: 535-568.
- WESTOBY, M. & I.J. WRIGHT. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 261-268.
- WRIGHT, I.J., P.B. REICH, M. WESTOBY, D.D. ACKERLY, Z. BARUCH, F. BONGERS, J. CAVENDER-BARES, T. CHAPIN, J.H.C. CORNELISSEN, M. DIEMER, J. FLEXAS, E. GARNIER, P.K. GROOM, J. GULIAS, K. HIKOSAKA, B.B. LAMONT, T. LEE, W. LEE, C. LUSK, J.J. MIDGLEY, M.L. NAVAS, Ü. NIINEMETS, J. OLEKSYN, N. OSADA, H. POORTER, P. POOT, L. PRIOR, V.I. PYANKOV, C. ROUMET, S.C. THOMAS, M.G. TJOELKER, E.J. VENEKLAAS & R. VILLAR. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.

Recibido: 23.05.13
Aceptado: 28.05.13