



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Desacoplamiento del desarrollo del suelo y la sucesión vegetal a lo largo de una cronosecuencia de 60 mil años en el volcán Llaima, Chile

Decoupling of soil development and plant succession along a 60000 years chronosequence in Llaima Volcano, Chile

MARÍA-BELÉN GALLARDO*, CECILIA PÉREZ, MARIELA NÚÑEZ-ÁVILA & JUAN J. ARMESTO

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Alameda 340, Casilla 114-D, Santiago, Chile

Instituto de Ecología & Biodiversidad (IEB), Santiago, Chile

*Autor correspondiente: mbgallar@uc.cl

RESUMEN

Existen pocos estudios que describan la evolución de nutrientes en ecosistemas desarrollados sobre suelos volcánicos. Una forma de abordar este problema es a través del método de "sustitución de espacio por tiempo", en donde los sitios poseen los mismos factores de estado, excepto el tiempo transcurrido desde la perturbación. El bosque del Parque Nacional Conguillío en el sur de Chile se distribuye sobre suelos desarrollados a partir de lavas y cenizas de diferentes edades originadas por actividad del volcán Llaima. En este estudio se evaluaron los patrones de cambio en las concentraciones de carbono, nitrógeno y fósforo en suelos y hojas, junto a los cambios de la diversidad arbórea y área basal a lo largo de una cronosecuencia de sustrato volcánico entre 50 a 60 mil años (ocho sitios). También se analizó la evolución de la limitación por N y P en las plantas a través de la razón N/P foliar y la eficiencia en el uso de nutrientes a través de las relaciones C/N y C/P. Se encontró que el suelo poseía bajas concentraciones de C, N y P totales en los primeros 250 años de la sucesión, alcanzando un máximo en etapas intermedias (300-700 años), seguido por un decaimiento hacia etapas tardías, análogo a la cronosecuencia de Hawaii. Se encontró una disminución en el área basal y un aumento en la diversidad de especies leñosas deciduas y siempreverdes a lo largo de la cronosecuencia. Las concentraciones de N y P foliares aumentaron levemente tanto en especies deciduas como en siempreverdes a lo largo de la cronosecuencia. La relación N/P foliar se mantuvo constante a lo largo de la cronosecuencia tanto en especies deciduas como en siempreverdes. La relación N/P presentó diferencias entre deciduas y siempreverdes (angiospermas y coníferas). Además, el aumento en la diversidad arbórea a través del tiempo se explica por el aumento en la proporción y diversidad de angiospermas siempreverdes, con alta eficiencia en el uso del P. A pesar de que una fase regresiva, a escala milenial, es aparente en los suelos a través de una disminución de los contenidos de N y P, esta caída no se detectó en los contenidos foliares de N y P, sugiriendo que los nutrientes del suelo y de las hojas están desacoplados durante la sucesión.

Palabras clave: fósforo, relación N/P, retrogresión, sucesión primaria, suelos volcánicos.

ABSTRACT

Few studies have investigated the long-term evolution of nutrient limitation in ecosystems developed on volcanic soils. To approach the problem, we used "space for time substitution" to compare sites with the same state factors, except for the time elapsed since disturbance. Forests of Conguillío National Park in southern of Chile occur on volcanic soils that developed from lava flows and ash deposits of different ages originated from the activity of Llaima volcano. In this study we evaluate the patterns of change in carbon, nitrogen and phosphorus in soils and leaves, as well as changes in tree diversity and basal area along a chronosequence of volcanic substrates from 50 to 60,000 years AP (eight sites). We assessed the evolution of N and P limitation in plants by comparing foliar N/P ratios and the efficiency in the use of nutrients through foliar C/P and C/N ratios. Values of total C, N and P in surface soils were low in the first 250 years of succession, increasing up to a maximum concentration at intermediate stages of succession (300-700 yr), to decline in later successional stages, a pattern also observed in a volcanic chronosequence from Hawaii. We found a decrease in basal area and an increase in diversity of woody species in advanced stages of the chronosequence. Foliar N and P concentrations slightly increased through the chronosequence in both evergreen and deciduous tree species. The foliar N/P ratio did not change along the chronosequence in both deciduous and evergreen species, but differed between evergreen and deciduous trees. The successional increase in tree diversity is explicated by a greater proportion of evergreen angiosperms with efficient P use. Despite the retrogression phase documented by more the decrease in the total contents of N and P in soils, we did not detect a similar decline in the foliar contents of N and P, which suggests that plant and soil nutrient contents are decoupled.

Key words: N/P ratio, phosphorus, primary succession, retrogression, volcanic soils.

INTRODUCCIÓN

La disponibilidad de nutrientes del suelo afecta la composición, estructura y funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Richardson et al. 2004). En particular, las concentraciones de nitrógeno (N) y fósforo (P) inorgánico en el suelo son determinantes de la productividad primaria neta de los ecosistemas terrestres y limitan el proceso de fijación de carbono por las plantas. En una sucesión primaria, la disponibilidad de N y P varía considerablemente durante el desarrollo del suelo (Walker & Syers 1976, Crews et al. 1995). Aunque los factores que regulan la disponibilidad de nutrientes a corto plazo son bien conocidos (Richardson et al. 2005), existen escasos estudios que exploren cómo los macronutrientes N y P varían en el largo plazo durante la sucesión forestal y cuáles son los factores que determinan la variación de estos elementos en el suelo y las plantas en escalas de siglos o milenios.

El estudio de las cronosecuencias ofrece una gran oportunidad para entender cómo se desarrolla la limitación de nutrientes en el suelo a través del tiempo (Wardle et al. 2004, Walker et al. 2010). En el caso de una sucesión postperturbación catastrófica, donde el suelo orgánico y la vegetación son extirpados del sitio afectado, se establecen cronosecuencias conociendo el tiempo transcurrido desde la perturbación en sitios con el mismo clima y topografía. En suelos con distintas edades de desarrollo de vegetación desde la perturbación catastrófica, se puede sustituir el tiempo por el espacio, es decir, los distintos estados sucesionales definidos en el paisaje representarían distintas fases de una misma secuencia temporal (Stevens & Walker 1970). Sin embargo, encontrar sitios que formen una cronosecuencia inequívoca que incluya etapas muy diferentes de la misma pedogénesis es una tarea difícil (Crews et al. 1995). Walker et al. (2010) señalan que en escalas temporales extensas, las cronosecuencias suelen ser la única herramienta disponible para interpretar los cambios en el ecosistema, y que el desarrollo del suelo a largo plazo se relacionaría de manera más o menos predecible con cambios en las comunidades de plantas. Sin embargo, también afirman que las cronosecuencias no

deben utilizarse cuando los sitios no están temporalmente relacionados de una forma lineal o cuando tienen historias diferentes de vegetación debido a condiciones climáticas, paisajísticas o factores estocásticos (Walker & Del Moral 2003).

En cronosecuencias de largo plazo desarrolladas sobre morrenas glaciales (Walker & Syers 1976, Richardson et al. 2004), se ha encontrado que los contenidos de P total son máximos en estados tempranos de la sucesión (< 200 años) y disminuyen de manera rápida a medida que avanza la pedogénesis, y eventualmente los contenidos de P del suelo se pierden del ecosistema debido a erosión y lixiviación (Fig. 1A). De acuerdo a este modelo sucesional el N se acumula en la materia orgánica del suelo a través de fijación biológica, generalmente mediada por asociaciones

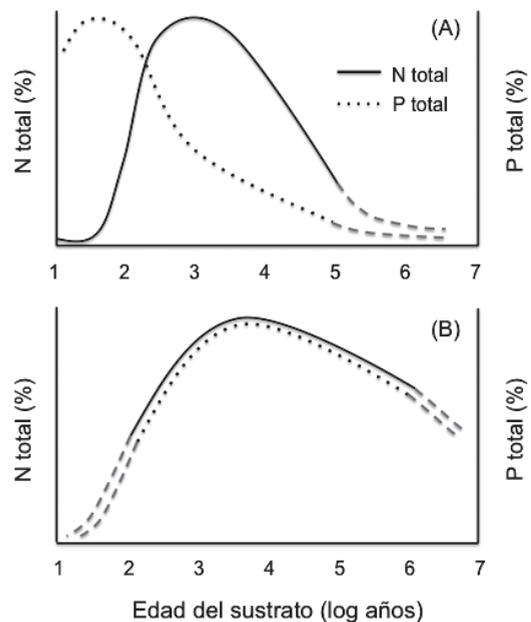


Fig. 1: Hipótesis sobre la evolución de nitrógeno y fósforo en cronosecuencias sucesionales de largo plazo según (A) Walker & Syers (1976); Richardson et al. (2004) y (B) Crews et al. (1995). Estas hipótesis han sido propuestas para sucesión postglacial y volcánica, respectivamente.

Hypotheses about the evolution of nitrogen and phosphorus in long-term chronosequences according to (A) Walker & Syers (1976) and Richardson et al. (2005) and (B) Crews et al. (1995). These hypotheses have been proposed for postglacial and volcanic succession, respectively.

simbióticas entre bacterias y plantas vasculares o criptógamas, alcanzando un máximo en etapas intermedias (Fig. 1A) y disminuyendo su concentración en el suelo hacia el final de la cronosecuencia (Richardson et al. 2004).

Aunque el modelo de Walker & Syers (1976) de las transformaciones de P a través del tiempo ha proporcionado un poderoso contexto teórico para la evaluación de los procesos que controlan la disponibilidad de nutrientes durante la pedogénesis, las pruebas empíricas del modelo en sí mismo han sido difíciles de aplicar a todos los ecosistemas, particularmente sobre suelos volcánicos donde los patrones a menudo difieren de los del modelo de Walker & Syers (Material Complementario, Tabla C1). Cronosecuencias de largo plazo sobre suelos volcánicos en las islas de Hawaii (Crews et al. 1995) muestran que durante los estados tempranos de la sucesión tanto en los suelos como en las plantas los contenidos de N y P son mínimos y los contenidos de N y P máximos se alcanzan en las fases intermedias de la sucesión (Fig. 1B). Durante los estados sucesionales tardíos, en la mayoría de las cronosecuencias de largo plazo (Crews et al. 1995, Richardson et al. 2004, Peltzer et al. 2010) se ha documentado un decaimiento en los contenidos totales de P, una fase regresiva de la sucesión que solo es posible de discernir en cronosecuencias de muy largo plazo en las que la productividad primaria neta y la acumulación de biomasa tenderían a disminuir (Wardle et al. 2004).

Es posible vincular los cambios en la disponibilidad de nutrientes en los suelos con los procesos de cambio vegetacional. En cronosecuencias desarrolladas sobre morrenas glaciales (Richardson 2004), a medida que disminuyó la disponibilidad de nutrientes en el suelo, la conservación de estos en la biomasa de la vegetación aumentó. Esto se puede manifestar en cambios de caracteres de las especies, como una menor concentración de nutrientes en las hojas o también a través de cambios en la composición de especies, llevando a dominancia de especies con mayor longevidad foliar y mayor eficiencia en la adquisición y retención de los nutrientes.

Con respecto al contenido de nutrientes foliares, tanto en suelos desarrollados a partir del desplazamiento de morrenas glaciales (Richardson 2004) como en suelos volcánicos de Hawaii (Crews et al. 1995) se ha encontrado

que este varía a través de la cronosecuencia de manera acoplada con el contenido de nutrientes del suelo. Además, diversos estudios han documentado que el contenido de nutrientes varía entre especies siempreverdes y deciduas (Sobrado 1991, Diehl et al. 2003, Pérez et al. 2003). Junto con evaluar el contenido de nutrientes totales de las hojas, la relación N/P foliar es considerada un importante indicador de la limitación de nutrientes en ecosistemas terrestres. Recientes estudios en bosques templados muestran que valores de la relación estequiométrica N/P foliar menores a 12.5 representan por lo general limitación por N y valores de la relación estequiométrica mayores a 12.5 sugieren que existe limitación por P (Tessier & Raynal 2003, Richardson et al. 2005). Sin embargo, en ecosistemas terrestres se ha documentado que este índice varía dependiendo de las especies, grupos funcionales, edad de las plantas, clima y fertilización (Aerts & Chapin 2000, Güsewell 2004), por lo que estos criterios deben usarse con cautela para interpretar el grado de limitación de nutrientes en ecosistemas.

Respecto a la cronosecuencia analizada en el presente trabajo, esperamos que el N y P de los suelos se comporten de forma similar a los resultados de la cronosecuencia volcánica estudiada por Crews et al. (1995), suponiendo que el origen del material parental del suelo es el factor determinante para el posterior desarrollo del mismo y del bosque. Esto tiene relación con la alta presencia de alófanos en los suelos volcánicos del mundo (Escudéy et al. 2001), que provocan una fuerte estabilización de la materia orgánica. La baja concentración de P inmediatamente después de una perturbación volcánica, en las etapas iniciales de la sucesión, determinaría que gran parte del P total del suelo de ecosistemas forestales templados del sur de Chile sobre sustratos volcánicos se encuentre en forma orgánica (Thomas et al. 1999, Borie & Rubio 2003) por lo que el reciclado de la materia orgánica del suelo sería el proceso clave en la disponibilidad de P para las plantas durante la sucesión forestal. El P orgánico del suelo es muy dinámico en los suelos forestales y puede estar disponible para las plantas a través de una variedad de mecanismos, incluyendo la síntesis de enzimas fosfatasa, la secreción de ácidos orgánicos y la

asociación con hongos micorrícicos (Attiwill & Adams 1993).

La declinación de un elemento limitante para las plantas con la edad del ecosistema ha sido considerada la causa principal de la fase regresiva de la sucesión que trae como consecuencia una declinación de la biomasa, la productividad y diversidad de especies arbóreas en etapas avanzadas de cronosecuencias a largo plazo (Wardle et al. 2004, Wardle et al. 2008, Peltzer et al. 2010). Sin embargo, en determinados ecosistemas tropicales, incluyendo la cronosecuencia de Hawaii se ha encontrado que la biomasa y la diversidad aumentan indefinidamente aun durante la fase regresiva, debido a un aumento en la diversidad de especies con una alta eficiencia en el uso de P (Kitayama 2005, Peltzer et al. 2010). Por lo tanto, los cambios de diversidad a través del desarrollo del ecosistema a largo plazo son difíciles de predecir (Walker & Del Moral 2003). Nuestra hipótesis para el presente estudio es que durante la fase regresiva se esperaría una disminución en el área basal, pero dada la importancia de la diversidad de especies de angiospermas siempreverdes a nivel regional (Armesto 1995), esperamos un aumento en la diversidad de especies leñosas con alta capacidad de retención de P a lo largo de la cronosecuencia (Mason et al. 2012).

En relación a las plantas, proponemos evaluar si los contenidos de nutrientes foliares varían de manera similar a los nutrientes del suelo a lo largo de la cronosecuencia de desarrollo de bosques en suelo volcánico, junto con determinar si existen diferencias en los contenidos de nutrientes entre los grupos de árboles deciduos y siempreverdes que cambian a través de la sucesión. Se espera que las especies siempreverdes ($n = 7$ especies) presenten menores contenidos de N y P, y menor variabilidad a través de la cronosecuencia que las especies deciduas ($n = 3$ especies), debido a que el follaje siempreverde ayudaría a la retención de nutrientes y a su uso más eficiente en el ecosistema (Reich et al. 1999).

Finalmente, evaluaremos qué nutriente (N o P) es el limitante más probable para las especies siempreverdes (angiospermas y coníferas) y deciduas. Se esperaría que las especies deciduas tengan una relación N/P foliar mayor que las especies angiospermas

siempreverdes y estas a su vez mayores que las coníferas (Diehl 2008). Nuestros resultados aportarán a entender los procesos de largo plazo de desarrollo forestal sobre sustratos volcánicos, que son dominantes en los Andes del sur de Sudamérica, y establecer los mecanismos que regulan la disponibilidad de nutrientes del suelo y la eficiencia en el uso de los nutrientes a través de la sucesión y en los diversos grupos funcionales de plantas.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en el Parque Nacional Conguillío (PNC), ubicado en la Región de La Araucanía, 38°40' S y 71°45' O, en la precordillera de los Andes de Chile. Presenta un clima húmedo y templado con meses secos en verano (enero-marzo). La precipitación media anual para el área es de 2500 a 3000 mm (Pollmann 2003) y la temperatura media anual es de 8.6 °C con medias de 15.1 °C para enero (mes más cálido) y 1.9 °C para julio (mes más frío). El relieve del PNC y su paisaje están fuertemente influidos por la presencia del volcán Llaima (3125 msnm). Los bosques han sido clasificados por métodos fitosociológicos como de tipo *Nothofagetum dombeyi-alpinae* (Pollman 2003). Debido a la continua actividad volcánica, los suelos derivan de la meteorización de lavas, toba y ceniza sobre los depósitos basálticos, originando generalmente suelos profundos y de drenaje rápido en las partes altas y lomajes suaves denominados Andisoles (Peralta 1975).

La cronosecuencia

Un estudio acabado de la geología y datación de las distintas coladas de lavas del volcán Llaima, publicado por Naranjo & Moreno (2005), nos permite fundamentar el establecimiento de esta cronosecuencia sucesional con distintas edades del sustrato geológico. La metodología utilizada por estos autores comprendió antecedentes geológicos, geoquímicos y registros de actividad del volcán Llaima. Se efectuaron determinaciones de edades radiométricas C^{14} a trozos de madera carbonizada en depósitos de flujos piroclásticos, así como a fragmentos ubicados bajo o sobre coladas de lava. Otras muestras se dataron con el método de K-Ar (tasa de decaimiento de isótopos de potasio a argón), que es utilizado especialmente en minerales de origen volcánico. La mayor parte de los suelos en el Parque Nacional Conguillío se originan a partir de coladas de lavas derivadas de erupciones de distinta intensidad, que van desde el tipo hawaiano, stromboliano y plineanas menos frecuentes, que cubren una área elíptica de unos 500 km² y tiene un volumen de alrededor de 400 km³. Según diversos criterios geomorfológicos, se han distinguido tres unidades evolutivas de los sustratos geológicos. La primera, Llaima Ancestral, comprende una secuencia de lavas andesítico-basálticas. Una segunda unidad, Llaima Fisural, se compone de numerosos centros eruptivos adventicios. La tercera unidad, el cono volcánico principal, tiene una edad aproximada de 3000 años. El Llaima es uno de los volcanes más activos de Sudamérica, con 49 erupciones documentadas

desde 1640 hasta el 2003 (Naranjo & Moreno 2005). Su actividad se ha desarrollado principalmente durante el Pleistoceno Superior y Holoceno, pero su inicio, aunque se desconoce, habría ocurrido con anterioridad a la última glaciación. Uno de los procesos básicos de formación del suelo es el grado de meteorización de los minerales primarios y su transformación a minerales secundarios. En el tiempo, el clima gatilla procesos de intemperización física y química, por lo que suelos más antiguos han sufrido mayores efectos del clima a escala geológica. En nuestra cronosecuencia, han sido afectados por glaciaciones durante el Pleistoceno (> 10000 años AP) y deglaciaciones durante el Holoceno (< 10000 años AP). La composición química del material parental de los suelos se ha mantenido relativamente constante en el tiempo (Naranjo & Moreno 2005). La selección de los sitios de estudio se realizó en un radio reducido, de 10 km, en la ladera de exposición este-noreste del volcán y un nivel altitudinal intermedio (830-1200 m). De esta forma se controlan los efectos de la lluvia de cenizas reciente y de la capa de nieve durante los meses del invierno. Asimismo, se seleccionaron sitios de estudio que no presentaron evidencias de perturbaciones históricas ni recientes de gran escala, que pudieran reiniciar el desarrollo de los suelos independientemente de la edad del sustrato, como es el caso de aludes, avalanchas, incendios forestales e inundaciones por crecida de los torrentes. De esta forma, los sitios varían fundamentalmente en la edad del suelo, constituyendo así una cronosecuencia de largo plazo (60000 años AP), todos ellos ubicados en el Parque Nacional Conguillío. Los ocho sitios seleccionados presentaron sustratos geológicos con edades de: 50, 230, 260, 320, 770, 3470, 40000 y 60000 años AP, es decir, abarcan el Holoceno y el último período glacial (Fig. 2, Tabla 1).

Vegetación sucesional

La vegetación que se desarrolla sobre los distintos tipos de sustrato geológico, a lo largo de la cronosecuencia en el PNC, es la siguiente: Llaima Histórico 3 (edad del sustrato, 50 años) corresponde a un estado sucesional pionero con vegetación arbustiva y herbácea abierta, dominada por el musgo *Racomitrium* sp. y el líquen *Sterocaulon* sp. adheridos a la lava volcánica. También están presentes arbustos aislados y gramíneas cespitosas, incluyendo *Cortaderia araucana*, distintas especies de *Gaultheria* (Ericaceae), y herbáceas como *Senecio chilensis* y *Senecio trifurcatus*. Llaima Histórico 1 (edad del sustrato, 260 años) corresponde a un estado sucesional temprano de establecimiento del bosque, con individuos aislados de especies arbóreas pioneras, como *Nothofagus antarctica*, *Nothofagus dombeyi*, *Lomatia hirsuta*, *Austrocedrus chilensis* y *Araucaria araucana*, pero sin formar un dosel continuo. En el suelo se encuentran presentes las criptógamas *Racomitrium* sp. y *Sterocaulon* sp., aunque con menor cobertura que en el sustrato más joven. Llaima Fisural 3 (edad del sustrato, 320 años) representa un estado sucesional intermedio, conformado por un renouveau denso dominado exclusivamente por *Nothofagus alpina*; las criptógamas *Racomitrium* sp. y *Sterocaulon* sp. ya no están presentes. Llaima Fisural 2 (edad del sustrato, 770 años) corresponde a un bosque mixto con *Araucaria araucana* en el estrato emergente y *Nothofagus antarctica* en el sotobosque. Llaima Fisural 1 (edad del sustrato, 3470 años) representa la fase de desarrollo máximo del bosque primario, con *Araucaria araucana* y *N. dombeyi* en el estrato emergente, con individuos que superan los 40 m de altura y 1 m de diámetro. Llaima Ancestral 2 y 1 (edad del sustrato 40000 y 60000 años, respectivamente) están cubiertos por bosques antiguos

TABLA 1

Cronosecuencia de sustratos geológicos de origen volcánico en el volcán Llaima. Se indica la edad de la roca sobre la base de estudios realizados por Naranjo & Moreno (2005).

Chronosequence of volcanic geological substrates in the Llaima volcano. Substrate age, based on studies by Naranjo & Moreno (2005).

Sitio	Edad del sustrato (años) (\pm DE)	Altura (m)	Área de la unidad geológica del sitio de estudio (ha)	U.T.M. (19H)
Llaima Histórico 3	50 (\pm 0)	830	500	272807 5715115
Llaima Histórico 2	230 (\pm 0)	909	2400	269355 5709362
Llaima Histórico 1	260 (\pm 0)	875	170	269345 5710972
Llaima Fisural 3	320 (\pm 50)	1002	600	269019 5719104
Llaima Fisural 2	770 (\pm 70)	1148	800	269883 5718929
Llaima Fisural 1	3470 (\pm 70)	1196	1100	272307 5714985
Llaima Ancestral 2	40000 (nd)	1016	70	270502 5707097
Llaima Ancestral 1	60000 (\pm 100)	940	40	270188 5706985

sobre suelos forestales de desarrollo avanzado sobre lavas ancestrales, con una alta diversidad de especies arbóreas, incluyendo *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* en el estrato emergente y distintas especies arbóreas siempreverdes en el sotobosque tales como *Lomatia dentata*, *Lomatia hirsuta*, *Dasyphyllum diacanthoides*, *Escallonia alpina* y varias especies del género *Azara*.

Muestreo y análisis químicos de suelos y hojas

Durante la primavera del año 2009, en cada sitio de estudio con vegetación arbórea (seis sitios, Tabla 2) se establecieron tres parcelas circulares de 13 m de radio (0.053 ha), separadas entre sí por más de 100 m cada una. Dentro de cada parcela todos los árboles mayores a 5 cm de diámetro de tronco, fueron identificados a nivel de especies y se les midió el diámetro a la altura del pecho (dap, 1.3 m sobre el suelo). A partir de estos datos se obtuvo el área basal (que se utiliza como "proxy" de la biomasa arbórea), la diversidad de especies leñosas de acuerdo al índice de Shannon y la proporción de individuos de cada especie separadas en tres grupos funcionales: angiospermas siempreverdes, angiospermas deciduas y coníferas. También se estimó la frecuencia relativa de cada especie por sitio de estudio (Material Complementario, Tabla C2). Al interior de cada parcela se eligieron dos puntos de muestreo de suelo localizados al azar y separados a más de 10 m entre sí, correspondientes al horizonte superficial A_h (primeros 10 cm), obteniéndose así seis muestras de suelo por sitio de estudio. Las muestras se colectaron durante octubre de 2009 y noviembre de 2010. Adicionalmente, en cada sitio de la cronosecuencia se tomaron muestras de hojas verdes del año de tres individuos de las especies leñosas dominantes. Para los casos de los sitios más jóvenes solo fue posible obtener muestras de árboles juveniles aislados (Llaima Histórico 3, edad del sustrato 50 años),

mientras que en el sitio Llaima Histórico 2 (edad del sustrato 230 años) no fue posible obtener una muestra representativa de follaje arbóreo debido a la escasa presencia de individuos. Las muestras de suelo fueron tamizadas (2 mm de trama), y tanto las de suelo como las de hojas fueron secadas y molidas para la determinación de los contenidos totales de C, N y P. La determinación del pH y contenidos de N y P disponibles se realizaron en muestras tamizadas, conservando las condiciones hídricas del terreno.

Los contenidos de C y N totales fueron determinados por combustión instantánea en un analizador de elementos Carlo Erba NA 2500 (Pérez et al. 2003). La extracción del P total se realizó mediante ácido sulfúrico y agua oxigenada en un digestor Hach Digesdahl y posterior determinación colorimétrica con el método del molibdeno azul. El pH se determinó en forma electrométrica, el P disponible por lactación con el método CAL (Calcio-Acetato-Lactato) y posterior determinación fotométrica con el método del molibdeno-azul. El N disponible con extracción de $KAl(SO_4)_2$ y determinación por microdestilación fraccionada (Pérez et al. 2003).

Para estimar la limitación por N o P en las plantas de cada estado sucesional, se evaluó la relación estequiométrica N/P de las hojas (Tessier & Raynal 2003, Güsewell 2004) y la eficiencia en el uso de N y P (en relación a la cantidad de C fijado por las hojas) se estimó a partir de las relaciones estequiométricas C/N y C/P foliares, debido a que se ha documentado una alta correlación entre los índices de retranslocación y las relaciones foliares C/N y C/P (Pérez et al. 2003).

Análisis estadísticos

El efecto del sitio (e.g., edad del sustrato geológico) sobre el área basal, diversidad y proporciones de grupos funcionales de árboles (angiospermas siempreverdes, deciduas y coníferas) se evaluó mediante un ANDEVA

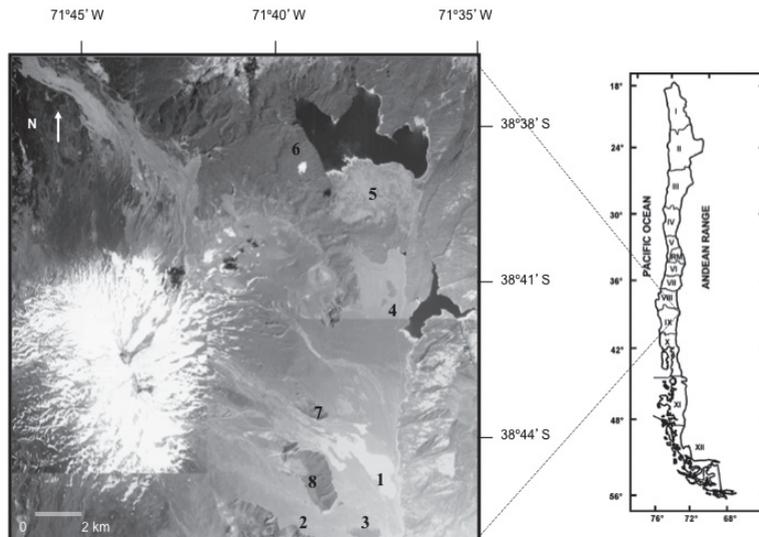


Fig. 2: Mapa de ubicación del volcán Llaima, 38°40' S y 71°45' O, Parque Nacional Conguillío, Chile. Los números corresponden a los ocho sustratos de diferentes edades que forman la cronosecuencia analizada en este trabajo: 1) 50 años, 2) 230 años, 3) 260 años, 4) 320 años, 5) 770 años, 6) 3470 años, 7) 40000 años y 8) 60000 años, AP.

Location map of Llaima Volcano, 38°40' S y 71°45' O. Conguillío National Park, Chile. Numbers belong to the eight successional stages: 1) 50 years, 2) 230 years, 3) 260 years, 4) 320 years, 5) 770 years, 6) 3470 years, 7) 40000 years and 8) 60000 years, BP.

y una prueba de Tukey a posteriori ($\alpha = 0.05$). Para evaluar los cambios de los contenidos de nutrientes en el suelo a lo largo de la cronosecuencia, se calculó una diferencia entre el contenido máximo y mínimo en la cronosecuencia y luego se expresaron como porcentajes. Para evaluar las tendencias en los contenidos de N, P y la relación N/P para los grupos funcionales de árboles deciduos y siempreverdes a lo largo de la cronosecuencia, se realizó una correlación de Pearson para cada uno de estos grupos con distribución normal. Para evaluar si existían diferencias significativas en los contenidos foliares totales de N, P y la relación estequiométrica N/P de las hojas entre los grupos funcionales de árboles angiospermas deciduos, angiospermas siempreverdes y coníferas, se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis a través del programa R para Windows y una prueba de Wilcoxon a posteriori ($\alpha = 0.05$).

RESULTADOS

Características químicas del suelo

En las etapas tempranas de la sucesión primaria sobre suelos volcánicos (entre 50 y 260 años de edad del sustrato) las concentraciones totales

de C (Fig. 3A), N (Fig. 3B) y P fueron muy bajas (Fig. 3C). Durante etapas posteriores de desarrollo del suelo en formaciones boscosas, estos nutrientes aumentaron hasta llegar a un máximo en los sustratos con edades entre 320 y 770 años. Finalmente, en sustratos volcánicos con edades iguales o superiores a los 3470 años, las concentraciones de los tres elementos decrecieron, con una retención de 57 % del C, el 60 % del N y el 60 % del P (con respecto al máximo) en sustratos geológicos con una edad estimada de 60 mil años.

Los contenidos de N y P disponibles variaron a través de la cronosecuencia entre promedios (± 1 EE) de 4.5 ± 1.1 y 172.7 ± 32.3 para N y 2.5 ± 0.14 y 32.8 ± 3.1 para P ($n = 6$ en todos los casos). Los valores mínimos se presentaron en los estados más tempranos de la sucesión (edad < 260 años), con máximos en los estados intermedios (edad 320 años) y disminuyendo hacia etapas posteriores de la

TABLA 2

Caracterización estructural y funcional de la sucesión vegetal a lo largo de la cronosecuencia del volcán Llaima. Diferentes superíndices indican diferencias significativas entre sitios (prueba de Tukey, $P < 0.05$).

Structural and functional characterization of plant succession along the chronosequence of the Llaima volcano. Different superscripts represent significant differences among sites (Tukey's test, $P < 0.05$).

Edad del sustrato (años)	Área basal ($m^2 \ 0.05 \ ha^{-1}$)	Índice de Shannon	Deciduas (%)	Siempreverdes (%)	Coníferas (%)
260	0.23 ^a (± 0.03)	0.54 ^a (± 0.06)	0 ^a (± 0)	62.19 ^{ab} (± 38.27)	37.81 ^a (± 38.26)
320	3.94 ^b (± 0.38)	0.08 ^b (± 0.07)	98.68 ^b (± 1.44)	1.32 ^b (± 1.44)	0.87 ^a (± 0.64)
770	2.36 ^c (± 0.29)	0.48 ^a (± 0.13)	79.97 ^b (± 8.6)	0 ^{ab} (± 0)	20.03 ^a (± 8.6)
3470	7.87 ^d (± 0.6)	0.51 ^a (± 0.18)	0 ^a (± 0)	52.94 ^a (± 35.15)	47.05 ^a (± 35.15)
40000	2.36 ^c (± 0.1)	1.40 ^c (± 0.21)	30.74 ^c (± 21.66)	69.26 ^a (± 21.66)	0 ^a (± 0)
60000	4.93 ^c (± 0.27)	1.56 ^c (± 0.14)	39.39 ^c (± 6.32)	60.71 ^{ab} (± 6.32)	0 ^a (± 0)

cronosecuencia, al igual que los contenidos totales (Tabla 3). El pH se mantuvo en el rango ácido a lo largo de toda la cronosecuencia, variando entre medias (\pm EE) de 5.3 ± 0.05 ($n = 6$) y 5.8 ± 0.05 ($n = 6$) (Tabla 3).

Área basal y diversidad

Se registró una tendencia creciente ($F_{5,12} = 183.4$; $P < 0.0001$) en el área basal total hacia estadios avanzados de la sucesión vegetal (3470 años AP) con una declinación en los sustratos más antiguos (> 40000 años AP, Tabla 2). El índice de Shannon mostró una tendencia a aumentar ($F_{5,12} = 51.4$; $P < 0.0001$) en las fases más avanzadas de la sucesión (> 40000 años AP, Tabla 2). Se encontró la mayor proporción de especies deciduas ($F_{5,12} = 51.17$; $P < 0.0001$) en la fase intermedia de la sucesión, mientras que las angiospermas siempreverdes aumentaron ($F_{5,12} = 5.64$; $P = 0.0066$) su representación en el bosque durante las fases avanzadas de la sucesión. La proporción de coníferas no mostró diferencias significativas ($F_{5,12} = 2.85$, $P > 0.05$), aun cuando estas especies están ausentes en los estadios más antiguos de la cronosecuencia (Tabla 2; Material complementario, Tabla C2).

Contenidos de elementos en hojas

Las concentraciones de N y P foliares fueron mayores en árboles deciduos que en especies siempreverdes (considerando tanto coníferas como angiospermas) a lo largo de toda la cronosecuencia (Figs. 4A y 4B). El contenido de N foliar aumentó levemente, pero en forma estadísticamente significativa en ambos grupos de árboles a lo largo de la cronosecuencia, pero la tendencia fue más marcada en las especies deciduas ($r = 0.498$; g.l. = 37, $P = 0.0012$) que en las especies siempreverdes ($r = 0.396$; g.l. = 70; $P = 0.0006$). Con respecto al P (Fig. 4B), tanto en especies deciduas como en siempreverdes se registró un leve aumento de la concentración en correspondencia con la edad del sustrato geológico en forma estadísticamente significativa (deciduas: $r = 0.454$; g.l. = 37; $P = 0.0036$ y siempreverdes: $r = 0.243$; g.l. = 70; $P = 0.0393$). En cuanto a la relación estequiométrica N/P de las hojas (Fig. 4C), no hubo diferencias significativas entre siempreverdes y deciduas, las que presentaron

valores de N/P relativamente constantes a través de la cronosecuencia.

Las relaciones estequiométricas, C/N y C/P de las hojas de los árboles presentes disminuyeron más drásticamente en las especies arbóreas deciduas que en las especies arbóreas

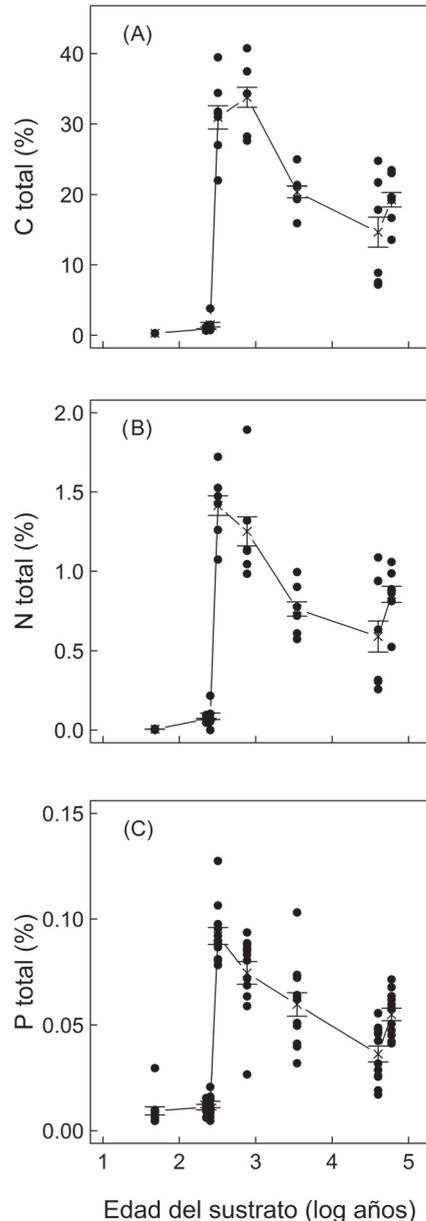


Fig. 3: Contenido total de carbono (A), nitrógeno (B) y fósforo (C) en la cronosecuencia de sustratos derivados de erupciones del volcán Llaima.

Total contents of carbon (A), nitrogen (B) and phosphorus (C) in the chronosequence of surface soils derived from Llaima volcano's eruptions.

siempreverdes a lo largo de la cronosecuencia (Material Complementario, Tabla C3).

Al clasificar las especies de árboles en los grupos funcionales angiospermas deciduas, angiospermas siempreverdes y coníferas, se encontraron diferencias en las concentraciones

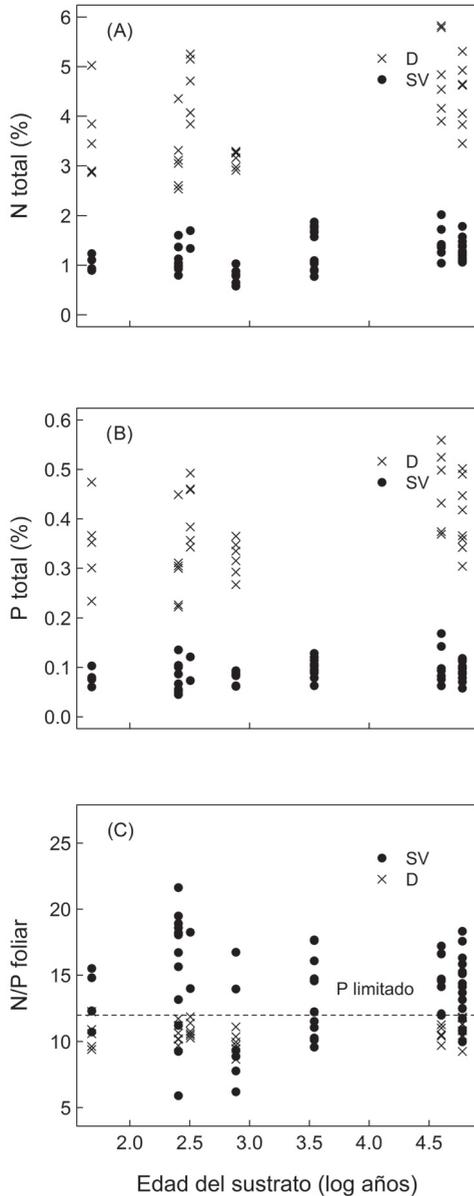


Fig. 4: Contenidos totales de nitrógeno (A), fósforo (B) y relación N/P (C) de hojas deciduas y siempreverdes del Parque Nacional Conguillío.

Total contents of nitrogen (A), phosphorus (B) and N/P relation (C) in deciduous and evergreen leaves of Conguillío National Park chronosequence.

de N y P foliares entre los tres grupos (Kruskal-Wallis Chi-cuadrado = 85.3; g.l. = 2; $P < 0.0001$ y Kruskal-Wallis Chi-cuadrado = 75.4; g.l. = 2; $P < 0.0001$, respectivamente), con concentraciones más altas de nutrientes en el follaje de las deciduas (Figs. 5A y 5B). En cuanto a la relación N/P foliar, el mayor valor correspondió a las angiospermas siempreverdes (Kruskal-Wallis Chi-cuadrado = 60.1; g.l. = 2, $P < 0.0001$). Este resultado sugiere que al considerar toda la cronosecuencia, las angiospermas siempreverdes estarían limitadas por P (relación estequiométrica N/P foliar >12.5), en tanto que las especies deciduas y coníferas lo estarían por N (relación estequiométrica N/P foliar < 12.5) (Fig. 5C).

Al analizar la relación estequiométrica N/P de cada especie durante la secuencia sucesional completa (Tabla 4) se observó que las tres especies deciduas dominantes o codominantes del género *Nothofagus*: *N. alpina*, *N. obliqua* y *N. antarctica* presentaron promedios (\pm EE) de la relación N/P foliar similares entre 10.3 ± 0.84 ($n = 12$) y 10.6 ± 0.73 ($n = 29$). Los valores sugieren que estarían limitadas por N. Respecto a las angiospermas siempreverdes: *Lomatia hirsuta*, *N. dombeyi*, *Lomatia dentata* y *Dasyphyllum diacanthoides* las relaciones N/P foliares fueron más variables entre especies, pero en promedio fueron siempre mayores a 12.5, sugiriendo una fuerte limitación por P a través de la sucesión. En cuanto a las coníferas, en promedio parecen más limitadas por N que por P. El menor valor de la relación N/P foliar correspondió a *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae) con 8.8 ± 0.98 ($n = 6$) y el mayor valor fue el de *Prumnopitys andina* (Podocarpaceae) con 12.1 ± 0.21 ($n = 4$). Por otro lado, la especie arbustiva *Colletia spinosa* presentó la mayor relación N/P foliar de toda la cronosecuencia, con un promedio de 29.1 ± 1.3 ($n = 6$).

DISCUSIÓN

Características químicas del suelo a lo largo de la cronosecuencia

Luego de una perturbación volcánica, como es el caso de las coladas de lava incandescentes del volcán Llaima, la materia orgánica del suelo es volatilizada y el perfil del suelo original es completamente reemplazado por el nuevo sustrato mineral de origen volcánico. Los

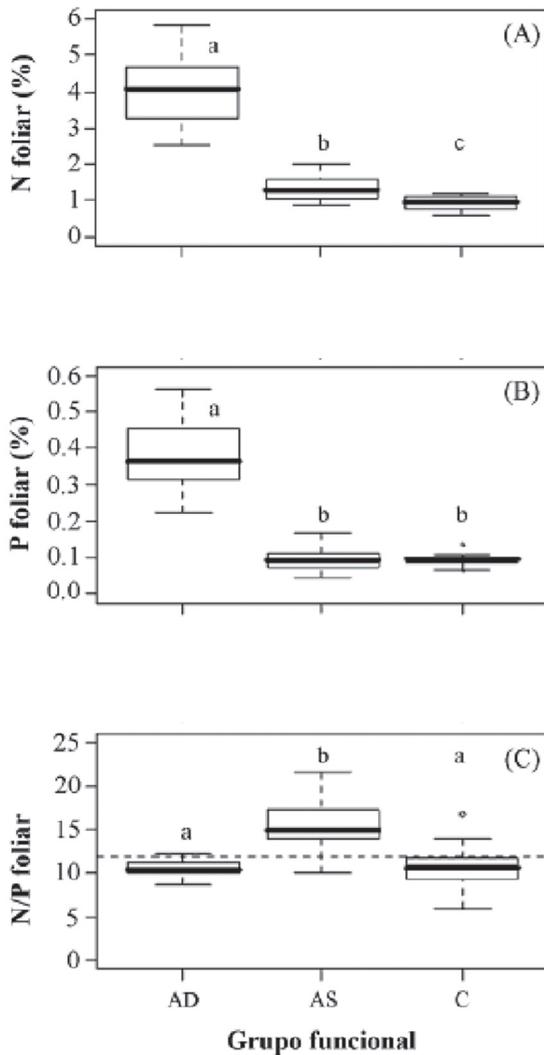


Fig. 5: Box plot de los contenidos totales de nitrógeno (A), fósforo (B) y relación N/P (C) de las hojas por grupos: AD = angiospermas deciduas, AS = angiospermas siempreverdes y C = coníferas, en los distintos sitios de la cronosecuencia del Parque Nacional Conguillío. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre grupos funcionales, de acuerdo a la prueba de Wilcoxon.

Box plot of the contents of nitrogen (A), phosphorus (B) and N/P relation (C) in leaves for groups: AD = deciduous angiosperms, AS = evergreen angiosperms and C = conifers in Conguillío National Park chronosequence. Different letters indicated significant differences ($P < 0.05$) among functional groups, according to Wilcoxon's test.

sustratos más jóvenes de la sucesión primaria (50-260 años AP) presentaron concentraciones mínimas de C y N en los suelos. Con respecto al P en el suelo volcánico, tanto su forma orgánica (P_o) como inorgánica (P_i) pueden ser descomponibles en diversas fracciones químicas, que varían desde las más fácilmente utilizables por las plantas hasta estados resistentes a la mineralización (Thomas et al. 1999). Las transformaciones desde formas orgánicas a inorgánicas están estrechamente relacionadas, mientras que el P_i es una fuente de este elemento para los microorganismos y las plantas, la mineralización del P_o a partir de restos vegetales y animales repone el P en la solución del suelo. El aumento de la materia orgánica sobre el suelo con la edad del sustrato incrementa el contenido total de P del suelo, cuya mayor proporción está en forma orgánica en los suelos forestales de Chile (Borie & Rubio 2003). En las etapas tempranas de la sucesión primaria, la incorporación de N al ecosistema terrestre del volcán Llaima sería fundamentalmente a través de asociación simbiótica del musgo *Racomitrium* sp. con bacterias diazotrofas, que poseen la capacidad de fijar N atmosférico (Segura 1999, Pérez et al., datos no publicados). En etapas intermedias de esta cronosecuencia de largo plazo, se observan concentraciones totales máximas de C, N y P sobre sustratos establecidos entre 770-3440 años AP. Patrones similares, con un aumento en los contenidos de P del suelo en estados intermedios del desarrollo de suelos volcánicos se han descrito en una escala regional más amplia, que incluye un transecto desde la Cordillera de los Andes a la Cordillera de la Costa en donde los suelos rojos arcillosos más antiguos de la vertiente oriental de la Cordillera de la Costa, presentaron menores niveles de P que los suelos de edad intermedia en el valle central (Pinochet et al. 2001).

Otras cronosecuencias de largo plazo establecidas sobre suelos volcánicos de Hawaii (Crews et al. 1995) y de morrenas glaciales en Franz Josef, Nueva Zelanda (Richardson et al. 2004), que abarcan escalas de miles a millones de años, en ausencia de perturbaciones que "rejuvenezcan" la sucesión, han revelado que los procesos ecosistémicos, tales como productividad primaria neta, descomposición de materia orgánica y tasas de reciclaje interno de nutrientes experimentan una reducción

TABLA 3

Características del suelo por sitio: pH y contenido disponible de nutrientes (N y P) a lo largo de una cronosecuencia sucesional de sustratos derivados de erupciones del volcán Llaima. Los datos se muestran como media (\pm EE).

Soil characteristics per site: pH and nutrients availability (N and P) along a successional chronosequence from substrates derived from Llaima volcano's eruptions. Data are presented as mean (\pm SE).

Edad del sustrato (años)	pH (H ₂ O) Media (\pm EE)	N disponible (μ gN/g peso seco) Media (\pm EE)	P disponible (μ gP/g peso seco) Media (\pm EE)
50	5.7 (\pm 0.13)	4.5 (\pm 1.1)	2.5 (\pm 0.14)
230	5.3 (\pm 0.05)	19.9 (\pm 3.7)	6.5 (\pm 0.14)
260	5.8 (\pm 0.05)	10.1 (\pm 2.2)	5.8 (\pm 0.3)
320	5.8 (\pm 0.05)	172.7 (\pm 32.3)	32.8 (\pm 3.1)
770	5.3 (\pm 0.06)	16.2 (\pm 4.2)	24.2 (\pm 5.2)
3470	5.8 (\pm 0.18)	27.9 (\pm 6.9)	12.5 (\pm 1.6)
40000	5.7 (\pm 0.09)	64.4 (\pm 4.5)	13.3 (\pm 0.76)
60000	5.7 (\pm 0.11)	108.1 (\pm 25.1)	16.2 (\pm 1.3)

sustancial en los sustratos más antiguos, denominada regresión del ecosistema (Wardle et al. 2004). Las causas de este fenómeno de regresión se asocian con la reducción en la disponibilidad de nutrientes en el suelo, principalmente de P. Los cambios mineralógicos que ocurren durante el desarrollo del suelo serían una de las principales causas de la disminución de la disponibilidad de nutrientes. En el presente estudio, registramos decrecimientos mayores al 40 % para el C, N y P totales a partir de los 3440 años de edad del sustrato volcánico, junto a una disminución de aproximadamente un 50 % para el P disponible. El hecho de que la etapa regresiva se presente para los tres elementos en forma conjunta en el ecosistema ecológico del volcán Llaima, se atribuye a que los alófanos presentes en el material volcánico joven poseen una alta capacidad de inmovilizar componentes del humus y P (Borie & Zunino 1983). Además, Zehetner et al. (2003) encontraron que la inmovilización de P en los alófanos estaba asociada directamente con la concentración de C orgánico en el suelo, por lo que cuando la acumulación de C en los suelos alcanza su máximo durante la sucesión forestal,

el P disponible disminuye producto de la inmovilización. A ello se agrega que parte del P del suelo comienza a perderse como consecuencias de la erosión y lixiviación.

Por lo tanto, la cronosecuencia del volcán Llaima seguiría un patrón similar a la cronosecuencia sobre sustratos volcánicos en las islas de Hawaii (Crews et al. 1995), de lo cual se puede deducir que el proceso determinante de la evolución de los nutrientes durante la sucesión primaria y el progreso de la limitación de nutrientes es el tipo de sustrato original donde se desarrollará la sucesión.

Área basal y diversidad

Los patrones de acumulación de área basal en la sucesión del volcán Llaima concuerdan con otras cronosecuencias, tanto en suelos volcánicos como no volcánicos, mostrando una disminución en la fase regresiva (Wardle et al. 2008). Sin embargo, la tendencia de aumento en la diversidad de especies leñosas que continúa en las etapas regresivas, se asemeja a lo encontrado para ecosistemas tropicales continentales de alta diversidad (Kitayama 2005). Este incremento en la biodiversidad

durante la cronosecuencia se asocia a mayor presencia de especies arbóreas que poseen un uso más eficiente del P en los estados sucesionales tardíos pobres en P, como son las angiospermas siempreverdes, que aumentan gradualmente coexistiendo con las especies deciduas (Material Complementario, Tabla C2).

Debido a que en la fase regresiva aumenta el estrés ambiental por limitación de nutrientes, de acuerdo a Grime (2001) se esperaría un cambio de las interacciones entre plantas, desde facilitación en fases tempranas de la sucesión, hacia interacciones competitivas en las fases de máximo desarrollo, y un retorno

TABLA 4

Relación N/P foliar de las especies leñosas encontradas, considerando toda la cronosecuencia de sustratos derivados de las erupciones del volcán Llaima. Los datos se muestran como media (\pm EE).

Foliar N/P ratio of woody species found, considering the entire chronosequence from substrates derived from Llaima volcano's eruptions. Data are presented as mean (\pm SE).

Especies	N/P Media (\pm EE)
Angiospermas siempreverdes	
<i>Lomatia hirsuta</i>	17.3 (\pm 1.1)
<i>Nothofagus dombeyi</i>	15.3 (\pm 0.35)
<i>Lomatia dentata</i>	14.6 (\pm 2.2)
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	14.03 (\pm 0.61)
Coníferas	
<i>Prumnopitys andina</i>	12.1 (\pm 0.21)
<i>Araucaria araucana</i>	10.7 (\pm 0.81)
<i>Austrocedrus chilensis</i>	8.8 (\pm 0.98)
Angiospermas deciduas	
<i>Nothofagus alpina</i>	10.6 (\pm 0.14)
<i>Nothofagus obliqua</i>	10.5 (\pm 0.73)
<i>Nothofagus antarctica</i>	10.3 (\pm 0.24)
Arbustos	
<i>Colletia spinosa</i>	29.1 (\pm 1.3)
<i>Chusquea culeou</i>	18 (\pm 0.43)
<i>Senecio chilensis</i>	17.1 (\pm 1.8)
<i>Maytenus disticha</i>	14.6 (\pm 0.70)
<i>Gaultheria sp.</i>	14.5 (\pm 0.53)
<i>Baccharis linearis</i>	7.8 (\pm 0.36)
Hierbas perennes	
<i>Senecio trifurcatus</i>	12.4 (\pm 1.02)
<i>Cortaderia araucana</i>	11 (\pm 0.58)

a estados de menor competencia (e incluso facilitación) durante la regresión, resultando en un aumento de la diversidad de especies en suelos antiguos pobres en nutrientes. Los resultados del presente estudio, dan sustento a esta hipótesis. Durante la fase intermedia de incremento de nutrientes, en la cronosecuencia del volcán Llaima, especies deciduas de rápido crecimiento como *N. alpina* serían capaces de monopolizar los nutrientes, causando una reducción de la diversidad arbórea. Mientras que en suelos más pobres, especies más eficientes en el uso de nutrientes podrían repartirse en mejor forma los escasos recursos disponibles, utilizando diversas estrategias, como asociaciones micorrícicas y actinorrícicas. Especies como *Colletia spinosa*, que pueden fijar nitrógeno y distintas especies de Proteáceas con raíces proteoides y *Nothofagus* tanto deciduas como siempreverdes coexisten en los estados sucesionales tardíos, más pobres en nutrientes, revelando una mayor diferenciación de grupos funcionales.

Nutrientes en las plantas a lo largo de la cronosecuencia

La concentración de nutrientes foliares de las especies arbóreas dominantes aumentó muy levemente, pero de manera significativa durante la sucesión. Las tendencias de incremento son leves, pero significativas, por lo que no se observó una fase regresiva en los contenidos de nutrientes foliares. Por el contrario, las especies dominantes y codominantes fueron capaces de aumentar (o mantener) el contenido de N y P foliar, a pesar de las variaciones en su disponibilidad en el suelo, lo que sugiere un alto grado de asociación simbiótica de las especies de *Nothofagus*, tanto deciduas como siempreverdes con ectomicorrizas (Garrido 1988, Godoy & Mayr 1989). Asimismo, los contenidos de N y P foliares de las especies siempreverdes aumentaron con la edad del sustrato geológico en esta cronosecuencia, indicando que el incremento en longevidad de las especies permitiría mayor retención de nutrientes que serían limitantes para el crecimiento en sitios más pobres, como ocurre durante la fase regresiva de la sucesión postulada por Wardle et al. (2004). De la misma forma, las relaciones estequiométricas C/N y C/P de las hojas de las especies arbóreas

siempreverdes son mayores que en las especies deciduas, lo que denota un uso más eficiente de los nutrientes por unidad de carbono fijado en las especies de follaje siempreverde en bosques templados del sur de Chile y Argentina (Pérez et al. 2003, Satti et al. 2007).

La menor concentración de nutrientes foliares que se observa, en general, para las especies de mayor longevidad foliar, i.e. en especies siempreverdes, coníferas y angiospermas, es consistente con la hipótesis de "economía foliar" (Reich et al. 1999), que postula que la mayor longevidad foliar habría evolucionado como una estrategia para compensar la limitación de nutrientes en plantas sobre suelos pobres. Las condiciones edáficas y climáticas en que se desarrolla el bosque templado en Chile han favorecido la amplia distribución de las especies siempreverdes (Armesto et al. 1995), presumiblemente en relación a suelos con baja disponibilidad de nutrientes (Pérez et al. 2003).

En una comparación global de las variaciones de la relación N/P de las especies leñosas siempreverdes y deciduas, Güsewell (2004) no encontró mayores diferencias entre ambos grupos, con valores medios de N/P = 13.4 vs. 13.9 para siempreverdes y deciduas, respectivamente. Este resultado difiere de lo encontrado en las especies de nuestra cronosecuencia sobre sustratos volcánicos, donde las especies leñosas deciduas, incluyendo *N. alpina* y *N. obliqua*, presentaron valores promedios menores de la razón N/P foliar que las especies siempreverdes. Las relaciones N/P de las hojas para las especies deciduas de *Nothofagus* en el Llaima son mayores que los valores reportados para *Nothofagus* deciduos en suelos volcánicos de la zona del Maule, Chile (Hevia et al. 1999). Esta diferencia podría deberse a dos factores principalmente: en primer término, a que el rango altitudinal considerado en los sitios sucesionales del presente estudio es menor y, en segundo lugar, al hecho de que las hojas colectadas para el análisis químico en el presente estudio corresponden a las cohortes de la primavera temprana y no de la primavera tardía y verano, que fueron las consideradas en el estudio de Hevia et al. (1999). Estos autores documentaron una reducción significativa en los contenidos foliares de las especies deciduas a medida que avanza la estación de crecimiento y

por ende la edad de las hojas, llegando a su senescencia. Además, se ha encontrado que las especies leñosas de crecimiento lento poseen relaciones estequiométricas de N/P foliar más altas que las especies leñosas de crecimiento más rápido (Güsewell et al. 2004). Nuestros datos confirman que las especies siempreverdes de crecimiento relativamente lento, como *Nothofagus dombeyi* (Donoso 1994), poseen relaciones N/P foliares mayores que las especies de *Nothofagus* deciduas y de crecimiento más rápido, tales como *N. alpina* y *N. obliqua* (Donoso 1994). Respecto al valor inusualmente alto de la relación N/P foliar encontrado en la especie arbustiva, *Colletia spinosa* (N/P = 29.1), sería consecuencia de su asociación simbiótica con actinorrizas capaces de fijar N, que es común en *Rhamnaceae* (Balboa & Martínez 1985). Las coníferas, que en nuestra secuencia sucesional están representadas por *Araucaria araucana*, *Austrocedrus chilensis* y *Prumnopitys andina*, presentaron en promedio relaciones foliares de N/P = 10.4, el mismo valor encontrado para las especies deciduas, a pesar que poseen follaje siempreverde. Sin embargo, se han documentado relaciones N/P similares para las coníferas de Nueva Zelanda (Richardson et al. 2004) y del bosque templado de Argentina, creciendo sobre sustratos volcánicos (Diehl et al. 2008). Esta relación de N/P discordante con la extrema longevidad foliar de las coníferas se podría atribuir a un mecanismo más eficiente de absorción de P en las coníferas (Richardson 2004), entre los que se encuentra la frecuente presencia de ectomicorrizas en coníferas del bosque templado del sur de Chile y Argentina (Diehl et al. 2008). Bacidiomicetos conocidos en estas asociaciones poseen transportadores con alta afinidad por el P orgánico que se expresa en las hifas extrarradicales y cuya expresión se estimula en suelos deficientes en P. Más aún, las ectomicorrizas son capaces de liberar P inorgánico a partir del P mineral ocluido a través de la excreción de aniones inorgánicos tales como el oxalato (Plassard & Bell 2010). Finalmente, tanto en los bosques templados de Argentina como en el mosaico de estados sucesionales analizado en el presente estudio, las Proteáceas *Lomatia hirsuta* y *Lomatia dentata*, que no poseen micorrizas, presentaron relaciones N/P cercanas a 15, por lo que no presentaron evidencia de una absorción más

eficiente de P, como se ha encontrado en otras especies con raíces proteiformes de la misma familia en Chile y otros países (Lambers et al. 2007).

Nuestros resultados contribuyen a entender los procesos de largo plazo involucrados en el desarrollo del suelo sobre sustrato volcánico en el sur de Sudamérica y cómo el cambio en la disponibilidad de nutrientes del suelo afecta las comunidades de plantas. Sin embargo, estudios experimentales podrían contribuir a poner a prueba las hipótesis sobre diversidad de especies, grupos funcionales y desarrollo ecosistémico. Asimismo, para ampliar el conocimiento de la limitación de nutrientes en las especies del bosque nativo, se requiere un mayor número de estudios sobre los contenidos y relaciones estequiométricas de nutrientes foliares y explorar los factores que explican la ausencia de coníferas en la fase de regresión.

El desacoplamiento de la fase regresiva de la sucesión sobre sustratos volcánicos con respecto a la tendencia creciente de los contenidos de N y P foliares en las plantas, que se expresa en la relativa estabilidad de las relaciones estequiométricas N/P a lo largo de la cronosecuencia, podría ser evidencia de la diversidad de asociaciones simbióticas en este ecosistema, tales como ectomicorrizas y especies fijadoras de N, que han sido reconocidas tanto en plantas criptógamas como vasculares (Segura 1999, Pérez et al. datos no publicados), como también a la coexistencias de grupos funcionales con diferentes estrategias de adquisición de recursos limitantes. En consecuencia, nuestros resultados estimulan el estudio de las asociaciones simbióticas (e.g., micorrizas, fijadores de N) y su importancia en el desarrollo sucesional del bosque templado austral en cronosecuencias volcánicas. Estudios sobre la evolución de la limitación de nutrientes en cronosecuencias derivadas de distintas formas de perturbación catastrófica, particularmente sobre sustratos volcánicos u originados del retroceso de los glaciares, pueden contribuir a la proposición de nuevos modelos de sucesión primaria que concilien las propuestas de Walker & Syers (1976) y Crews et al. (1995), que permitan entender la relación entre la sucesión vegetal, el desarrollo del suelo y el cambio en la diversidad de grupos funcionales con mayor eficiencia en el uso y adquisición de nutrientes.

MATERIAL COMPLEMENTARIO

El material complementario consiste en: tabla resumen de estudios publicados acerca de cronosecuencias a largo plazo y a qué modelo se ajustan. Asimismo, se presenta una tabla de abundancia de especies leñosas a lo largo de la cronosecuencia. Además, se indican las relaciones estequiométricas C/N y C/P de hojas de especies leñosas deciduas y siempreverdes a lo largo de la cronosecuencia. El cual se encuentra online en http://rchn.biologiachile.cl/pdfs/2012/3/MC-Gallardo_et_al_2012.pdf

AGRADECIMIENTOS: Este trabajo fue financiado por los proyectos FONDECYT 1090135, Fondecyt-Fondap 1501-0001(CASEB, Pontificia Universidad Católica de Chile), P05-002 de la Iniciativa Científica Milenio y PFB-23 CONICYT (ambos al Instituto de Ecología y Biodiversidad). Agradecemos a Wladimir Silva y Bernardo Segura, quienes ayudaron en terreno, a CONAF que nos facilitó el acceso a los sitios de estudio y también la ayuda técnica de Víctor Sagredo en los análisis del laboratorio. Igualmente, agradecemos a Ernesto Gianoli y dos revisores anónimos que nos ayudaron a mejorar la primera versión del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- AERTS R & FS CHAPIN (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.
- ARMESTO JJ, C VILLAGRÁN, JC ARAVENA, C PÉREZ, C SMITH- RAMÍREZ, M CORTÉS & LO HEDIN (1995) Conifer forests of the Chilean coastal range. Hill RS & N Enright (eds) *Ecology of the Southern Conifers*: 156-170. Melbourne University Press, Melbourne.
- ATTIWILL P & MA ADAMS (1993) Nutrient cycling in forests. *New Phytologist* 124: 561-582.
- BALBOA O & J MARTÍNEZ (1985) Actividad reductora estacional de los nódulos en algunas especies de Rhizomanaceae (tribu Colletiae). *Medio Ambiente (Chile)* 7: 63-71.
- BORIE F & H ZUNINO (1983) Organic matter phosphorus associations as a sink in P-fixation processes on allophanic soils of Chile. *Soil Biology and Biochemistry* 15: 599-603.
- BORIE F & R RUBIO (2003) Total and organic phosphorus in Chilean volcanic soils. *Gayana Botánica* 60: 69-78.
- CHAPIN FS, LR WALKER, C FASTIE, & L SHARMAN (1994) Mechanisms of post-glacial primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* 64: 149-175.
- COOMES DA, RB ALLEN, WA BENTLEY, LE BURROWS, CD CANHAM et al. (2005) The hare, the tortoise, and the crocodile: The ecology of angiosperm dominance, conifer persistence and fern filtering. *Journal of Ecology* 93: 918-935.
- CREWS T, K KITAYAMA, J FOWNES, R RILEY, D HERBERT, D MUELLER-DOMBOIS & P VITOUSEK (1995) Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology* 76: 1407-1424.
- DIEHL P, MJ MAZZARINO, F FUNES, S FONTENLA, M GOBBI & J FERRARI (2003) Nutrient conservation strategies in native Andean-Patagonian forests. *Journal of Vegetation Science* 14: 63-70.
- DIEHL P, MJ MAZZARINO & S FONTENLA (2008) Plant limiting nutrients in Andean-Patagonian woody species: Effects of interannual rainfall variation, soil fertility and mycorrhizal infection. *Forest Ecology and Management* 255: 2973-2980.
- DONOSO C (1994) Bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria, Santiago.
- GARRIDO N (1988) Agaricales s.l. und ihre Mykorrhizen in den *Nothofagus*-Wäldern Mittelchiles. *Bibliotheca Mycologica* Band 120, Cramer, Stuttgart.
- GODOY R & R MAYR (1989) Caracterización morfológica de micorrizas vesículo-arbusculares en coníferas endémicas del sur de Chile. *Bosque* 10: 89-98.
- GRIME JP (2001) Plant strategies, vegetation processes and ecosystems properties. Wiley, Chichester, UK.
- GÜSEWELL S (2004) N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist* 164: 243-266.
- HEVIA F, ML MINOLETTI, KLM DECKER & R BOERNER (1999) Foliar nitrogen and phosphorus dynamics of three Chilean *Nothofagus* (Fagaceae) species in relation to leaf lifespan. *American Journal of Botany* 86: 447-455.
- KITAYAMA K (2005) Comment on "Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences". *Science* 308: 633b.
- LAJTHA K & WH SCHLESINGER (1988) The biogeochemistry of phosphorus cycling and phosphorus availability along a desert soil chronosequence. *Ecology* 69: 24-39.
- LAMBERS H, JA RAVEN, GR SHAVER & SE SMITH (2007) Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 95-103.
- LICHTER J (1998) Primary Succession and Forest Development on Coastal Lake Michigan Sand Dunes. *Ecological Monographs* 68: 487-510.
- MASON N, S RICHARDSON, D PELTZER, F DE BELLO, D WARDLE & R ALLEN (2012) Changes in coexistence mechanism along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology* 100: 678-689.
- NARANJO J & H MORENO (2005) Geología del volcán Llaima, Región de la Araucanía. Serie Geológica Básica 88. SERNAGEOMIN, Chile.
- PELTZER DA, DA WARDLE, VJ ALLISON, T BAISDEN, RD BARDGETT et al. (2010) Understanding ecosystem retrogression. *Ecological Monographs* 80: 509-529.
- PERALTA M (1975) Suelos, silvicultura y ecología del bosque nativo chileno. *Boletín Técnico* 31. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago.
- PÉREZ CA, JJ ARMESTO, C TORREALBA & MR CARMONA (2003) Litterfall dynamics and nitrogen use efficiency in two evergreen temperate rainforests of southern Chile. *Austral Ecology* 28: 591-600.
- PINOCHET D, G EPPEL & R MACDONALD (2001) Fracciones de fósforo orgánico en un transecto de

- suelos de origen volcánico y metamórfico. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal* (Chile) 1: 58-69.
- PLASSARD C & B DELL (2010) Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. *Tree Physiology* 30: 1129-1139.
- POLLMANN W (2003) Stand structure and dendroecology of an old-growth *Nothofagus* forest in Conguillio National Park, south Chile. *Forest Ecology and Management* 176:87-103.
- REICH PB, DS ELLSWORTH, MB WALTERS, JM VOSE, C GRESHAM, J VOLIN & WD BOWMAN (1999) Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- RICHARDSON SJ, DA PELTZER, RB ALLEN, MS MCGLONE & RL PARFITT (2004) Rapid development of phosphorus limitation in temperate rainforest along the Franz Josef soil chronosequence. *Oecologia* 139: 267-276.
- RICHARDSON SJ, DA PELTZER, RB ALLEN & MS MCGLONE (2005) Resorption proficiency along a chronosequence: Responses among communities and within species. *Ecology* 86: 20-25.
- SATTI P, MJ MAZZARINO, L ROSELLI & P CREGO (2007) Factors affecting soil P dynamics in temperate volcanic soils of southern Argentina. *Geoderma* 139: 229-240.
- SEGURA A (1999) Sucesión vegetal en depósitos volcánicos de Chile: Una aproximación experimental a dos escalas espaciales. Tesis Doctoral, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago.
- SELMANTS PC & SC HART (2010) Phosphorus and soil development: Does the Walker and Syers model apply to semiarid ecosystems? *Ecology* 91: 474-484.
- SOBRADO MA (1991) Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology* 5: 608-616.
- STEVENS PR & TW WALKER (1970) The chronosequence concept and soil formation. *Quarterly Review of Biology* 45 : 333-350.
- TESSIER JT & DJ RAYNAL (2003) Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology* 40: 523-534.
- THOMAS SM, AH JOHNSON, J FRIZANO, DR VANN, DJ ZARIN & A JOSHI (1999) Phosphorus fractions in montane forest soils of the Cordillera de Piuchué, Chile: Biogeochemical implications. *Plant and Soil* 211: 139-148.
- VITOUSEK PM (2004) Nutrient cycling and limitation. Hawaii as a model system. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- WALKER T & J SYERS (1976) The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* 1: 1-19.
- WALKER LR & DEL MORAL R (2003) Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge University Press, Cambridge.
- WALKER LR, DA WARDLE, RD BARDGETT & BD CLARKSON (2010) The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98: 725-736.
- WARDLE D, L WALKER & R BARDGETT (2004) Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science* 305: 509-513.
- WARDLE D, R BARDGETT, L WALKER, D PELTZER & A LAGERSTRÖM (2008) The response of plant diversity to ecosystem retrogression: Evidence from contrasting long-term chronosequences. *Oikos* 117: 93-103.
- ZEHETNER F, WP MILLER & LT WEST (2003) Pedogenesis of volcanic ash soils in Andean Ecuador. *Soil Science Society of American Journal* 67: 1797-1809.

Responsabilidad editorial: Ernesto Gianoli

Recibido el 9 de marzo de 2012; aceptado el 12 de julio de 2012