

Tamaño y forma de fragmentos de bosque y su relación con la riqueza de especies de árboles y arbustos

Patch size and shape and their relationship with tree and shrub species richness

Pincheira-Ulbrich¹J, JR Rau², F Peña-Cortés¹

Resumen. Se relacionó el tamaño y forma de 10 fragmentos de bosque nativo con la riqueza de especies de árboles y arbustos en la precordillera costera de la provincia de Osorno, sur de Chile. Se ajustaron cuatro modelos de regresión (lineal, logarítmico, exponencial y potencial), entre el tamaño de fragmentos (área = x) y la riqueza de especies de árboles y arbustos (número de especies = y). Se cuantificó la forma de los fragmentos a través de tres índices (índice de diversidad de Patton, índice de compactación y dimensión fractal), y se obtuvieron las correlaciones parciales entre el área y la riqueza de especies controlando el efecto recíproco del área y el perímetro. Los resultados permitieron concluir que: (1) la riqueza de especies tiende a aumentar significativamente con el tamaño del fragmento, relación que fue explicada por los cuatro modelos. No obstante, el mejor ajuste se logró con el modelo de regresión lineal simple, con un R^2 de 65,1% ($y = 5,9 + 0,15x$); (2) las formas de los fragmentos fueron en general complejas asemejándose a la de objetos fractales, y (3) el área fue el factor que explicó de modo más consistente la riqueza de especies ($r_{xy.z} = 0,699$); la forma no tuvo un efecto significativo en las variaciones de riqueza de especies de árboles y arbustos.

Palabras clave: fragmentación de hábitat, índices de forma, efecto de borde, parches, diversidad biológica.

Abstract. The size and shape of 10 native forest patches were related to tree and shrub species richness in the pre coastal mountain range in Osorno province, southern Chile. Four regression models were adjusted (lineal, logarithm, exponential, and power regression) between patch size (area = x) and tree and shrub species richness (y). Patch shape was quantified through three indexes (Patton diversity index, compactness index and fractal dimension) which were correlated with the tree and shrub richness. Results allowed to conclude that (1) species richness tends to increase significantly with patch size; this relationship was explained by the four study models. Nevertheless, the best adjustment was achieved through simple linear regression, ($R^2 = 65.1\%$; $y = 5.9 + 0.15x$); (2) patch shapes were complex in general being alike to fractal objects, and (3) area was the most consistent factor explaining tree and shrub richness ($r_{xy.z} = 0.699$); shape did not have a significant effect on variation of tree and shrub species richness.

Key words: habitat fragmentation, shape indexes, edge effects, habitat patches, biodiversity.

¹ Laboratorio de Planificación Territorial, Escuela de Ciencias Ambientales, Facultad de Recursos Naturales, Universidad Católica de Temuco, Casilla 15-D, Temuco, Chile.

² Laboratorio de Ecología, Depto. de Ciencias Básicas & Programa IBAM, Universidad de Los Lagos, Casilla 933, Osorno, Chile.

Address Correspondence to: Jimmy Pincheira-Ulbrich, e-mail: jpincheira@uct.cl, Te-fax 56-45-205469

Recibido/Received 27.V.2009. Aceptado/Accepted 28.VII.2009.

INTRODUCCIÓN

Debido a la creciente expansión de la frontera silvoagropecuaria, ecosistemas que eran originalmente continuos y/o estaban conectados, presentan actualmente evidencia de fragmentación y aislamiento (e.g., Vitousek et al., 1997; Laurence et al., 2002; Echeverría et al., 2006; Peña-Cortés et al., 2009). Estos procesos conllevan a cambios en la disposición espacial de los elementos del hábitat a escala de paisaje, lo que afecta la complejidad estructural de los ecosistemas y sus procesos ecológicos (Saunders et al., 2001; Jaña-Prado et al., 2006). En el caso específico de un ecosistema boscoso, estos cambios pueden ejercer efectos importantes sobre los tamaños poblacionales y el número de especies. Esto se ha demostrado para comunidades de aves (e.g., Willson et al., 1994; Rozzi et al., 1996; Cornelius et al., 2000; Rau y Gantz 2001), mamíferos (e.g., Sanderson et al., 2002; Acosta-Jamett et al., 2003; Acosta-Jamett y Simonetti, 2004), y las propias especies de arbustos (e.g., Cagnolo et al., 2006; Echeverría et al., 2007) y árboles (e.g., Bustamante y Castor, 1998; Grez et al., 1998; Rau et al., 2006, Pincheira-Ulbrich et al., 2008).

Fundamentalmente, las investigaciones que han abordado esta problemática han usado el tamaño del fragmento como predictor de la riqueza de especies (hipótesis del área *per se*). Sin embargo, esta relación se explicaría alternativamente por el aumento de heterogeneidad del hábitat en fragmentos de tamaño grande versus fragmentos pequeños, que serían más simples. Así, hábitats estructuralmente más complejos y heterogéneos ofrecerían recursos para el establecimiento de un mayor número de especies (hipótesis de la heterogeneidad del hábitat). Por otra parte, el mayor número de especies encontradas en fragmentos grandes se explicaría simplemente por efecto de un mayor esfuerzo de muestreo (hipótesis del muestreo pasivo) (Jaña-Prado et al., 2006; Rau et al., 2006).

La reducción del tamaño del hábitat es una de las mayores causas de extinción de especies (Tilman et al., 1994). Por esta razón, el tamaño de un fragmento es un factor significativo, por ejemplo, cuando se necesita conservar una especie o un grupo de especies a escala local e incluso global. También es importante para diseñar una red de áreas protegidas que optimicen el territorio disponible para este propósito (Noss y Cooperrider, 1994; Willis y Wittaker, 2002; Wiersma y Urban, 2005). No obstante, se ha prestado menor atención a otras variables secundarias como la misma forma del fragmento (Fahrig, 2003). La forma determina principalmente la longitud y las propiedades del borde ("efecto de borde"), así como su interacción con los hábitats adyacentes o matriz circundante (Laurence y Yensen, 1991). Cuando se generan hábitats de borde, pueden ocurrir cambios en el comportamiento de las variables abióticas (e.g., temperatura, luz, humedad). Esto puede tener efectos diferenciales, perjudiciales o no, sobre la distribución y abundancia de las especies, que pueden o no adaptarse a estas nuevas condiciones (Murcia 1995; Gascon et al., 2000; López-Barrera et al., 2007).

Comparativamente, el "efecto de borde" sería más marcado en fragmentos de formas complejas (i.e., objetos fractales) que en fragmentos de formas euclidianas (círculos o cuadrados). Esto es debido a que para dos fragmentos de un mismo tamaño (área), el borde más irregular implica una mayor relación borde/núcleo, y por tanto una disminución del hábitat núcleo (zona menos alterada por la matriz). Así, estos cambios en la estructura del hábitat conllevan a cambios en la composición de especies, que en consecuencia afectan los niveles de biodiversidad (Laurence y Yensen, 1991; Murcia, 1995; Saunders et al., 2001; Bruna 2004).

A nivel mundial la relación simultánea del tamaño y la forma de fragmentos con su riqueza de especies ha sido poco estudiada en comunidades de plantas (e.g., Galanes y Thomlinson, 2009). En Chile, por ejemplo, un escaso número de investigaciones la han cuantificado (Montenegro, 2000; Rau et al., 2006; Echeverría et al., 2007). Todas estas cuantificaciones han empleado análisis de correlaciones simples, pero no correlaciones parciales. Este último análisis parece más apropiado, ya que la mayoría de los índices de forma incluyen en su cálculo el propio tamaño de los fragmentos.

En esta investigación se relacionó el tamaño (i.e., área) y la forma de un "archipiélago" de fragmentos con su riqueza de especies de árboles y arbustos en bosques templados de distribución costera en el sur de Chile. Los objetivos fueron: (1) evaluar cuatro modelos de regresión para determinar cuál de ellos explica más estrechamente la relación entre el área y la riqueza de especies; (2) cuantificar las formas de los fragmentos de bosque mediante tres índices estándar, y (3) determinar, mediante correlaciones parciales, la importancia relativa del tamaño y la forma del fragmento sobre su riqueza de especies de árboles y arbustos, controlando recíprocamente el efecto del área y el perímetro.

MATERIALES Y MÉTODOS

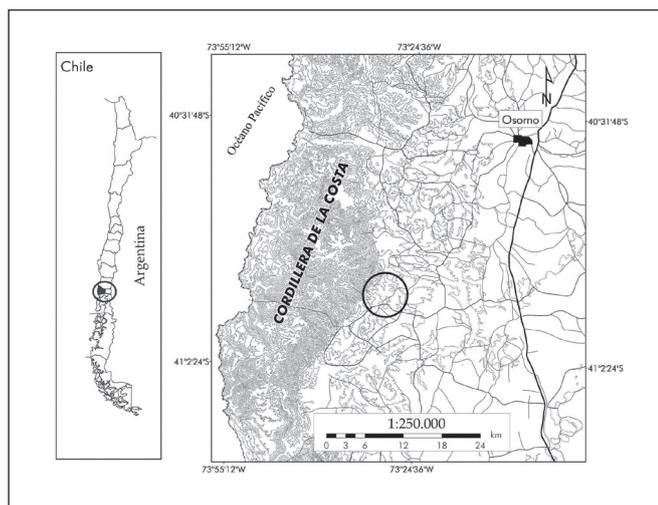
Descripción del área de estudio. El área de estudio corresponde al predio Los Riscos de la Empresa Forestal Anchile (Fig. 1), con una superficie total de 2.688 ha, aproximadamente. Se ubica geográficamente entre los 40°51'59"- 40°55'13" S y 73°33'01"- 73°25'19" O, aproximadamente a 65 km al suroeste de la ciudad de Osorno, en la comuna de Purrangué, Región de Los Lagos, sur de Chile. Se sitúa en un área de transición entre la Depresión Central y la Cordillera de la Costa (precordillera), con una topografía ondulada, que oscila entre los 220 y 310 msnm. El paisaje se caracteriza por fragmentos de bosque siempreverde y de *Nothofagus* spp. dentro de una matriz silvoagropecuaria dominada por plantaciones de *Eucalyptus* spp., donde se mantienen bosques nativos de reserva, constatándose la presencia de corredores de vegetación secundaria y riparios.

El bioclima predominante es templado hiperoceánico, con piso mesotemplado húmedo (Luebert y Pliscoff, 2005) e in-

fluencia mediterránea (di Castri y Hajek, 1976). La estación meteorológica de Purranque obtuvo valores de precipitación media anual de 1542 mm y temperatura media anual de 10,9°C (Luebert y Plissock, 2005).

Fig. 1. Ubicación geográfica del predio Los Riscos, Purranque, sur de Chile.

Fig. 1. Geographic location of Los Riscos, Purranque study area in southern Chile.



Relación entre el tamaño del fragmento y su riqueza de especies. A través de cuatro modelos de regresión se relacionó el área (A en hectáreas) de 10 fragmentos de bosque nativo (variable independiente) con su riqueza (S) o número de especies de árboles y arbustos (variable dependiente) (e.g., Gantz y Rau, 1999). Los modelos de regresión utilizados fueron (1) lineal: $[S = c + zA]$; (2) logarítmico: $[S = c + z \log A]$, (3) exponencial: $[\log S = \log c + zA]$, y (4) potencial: $[\log S = \log c + z \log A]$. La decisión de analizar en conjunto ambas formas de crecimiento, respondió a que sólo se registraron cuatro especies arbustivas [*Gaultheria phillyreifolia* (Pers.) Sleumer, *Berberis darwinii* Hook., *Ribes trilobum* Meyen y *Chusquea quila* Kunth]. Los fragmentos utilizados en este análisis, su riqueza de especies y el modelo de regresión lineal, fueron presentados en Pincheira-Ulbrich et al. (2008). Este estudio mostró una riqueza de 23 especies de árboles y arbustos, con una variación de entre 4 a 17 especies entre el fragmento pequeño (0,3 ha) y el de mayor tamaño (55 ha). El estudio citado permitió además conocer los valores de la intercepta c y la pendiente z , de acuerdo con la notación de la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 2001). La intercepta c (número de especies) varía ampliamente según la escala de análisis (m^2 o km^2), los organismos estudiados (e.g., insectos o mamíferos) y la región biogeográfica (e.g., zonas tropicales o templadas). Por otra parte, el rango de z es estrecho, variando los exponentes entre 0,12 y 0,35, siendo menores para islas de hábitat "virtuales" (0,12 – 0,17), tales como fragmentos de bosque, y

mayores para islas oceánicas reales (0,20 – 0,35) (Connor y McCoy, 1979). Comparativamente, valores altos de z implican una mayor sensibilidad de las especies a la reducción del tamaño del hábitat (e.g., organismos de distribución restringida). Esto se relaciona con una mayor probabilidad de extinción local, mayor aislamiento y reducción de la diversidad; aunque estas relaciones dependen de la propia biología de los diferentes grupos de organismos estudiados (e.g., diferente vagilidad, selección de hábitat, historias de vida) (Bustamante y Castor, 1998; MacArthur y Wilson, 2001; Rau y Gantz, 2001; Acosta-Jamett y Simonetti, 2004; Rau et al., 2006).

Para determinar si el aumento del área de cada fragmento explicó significativamente la respuesta en la riqueza de especies, se efectuó un análisis de varianza de una vía (ANOVA), con un grado de libertad en el numerador, y ocho grados de libertad en el denominador ($F_{1,8}$). El nivel de significación fue de 5%. Además, se calcularon el coeficiente de correlación producto-momento de Pearson (r), y el coeficiente de determinación (R^2); operaciones efectuadas con el programa Statistica (Statsoft, 1999). Estos cálculos se efectuaron para determinar cuál de los cuatro modelos de regresión estudiados explicaba mejor la relación entre el área y la riqueza de especies.

El número de fragmentos necesarios para evaluar esta relación se obtuvo previamente por Pincheira-Ulbrich et al. (2008), en donde el tamaño muestral resultó ser igual a 10 fragmentos para un nivel significación del 5%.

Forma de los fragmentos de bosque. La cuantificación de la forma de los fragmentos se definió en base a la relación entre su perímetro unidimensional y su área bidimensional. Para cuantificar esta relación se utilizaron tres índices estándar (Tabla 1): (1) índice de diversidad de Patton (adaptado por Laurence y Yensen, 1991), (2) índice de compactación (Unwin, 1979; Forman, 1997), y (3) la dimensión fractal promedio de un fragmento discreto (Krummel et al., 1987; Rau y Gantz, 2001).

Tabla 1. Índices de forma basados en la relación entre el área y su perímetro. P_i = Perímetro del fragmento (m), A_i = Área del fragmento (m^2), π = Constante matemática, \log = logaritmo base 10.

Table 1. Shape indexes based on the area-perimeter relationship. P_i = Patch perimeter (m), A_i = Patch area (m^2), π = Mathematical constant, \log = Logarithm in base 10.

Índice	Ecuación
Índice de diversidad de Patton	$SI = P_i / 200 [(\pi A_i)^{0,5}]$
Índice de compactación	$K = 1 / SI$
Dimensión fractal	$DP = 2 \log P_i / \log A_i$

El índice de diversidad de Patton (SI) varía entre uno para un círculo perfecto e infinito para formas no circulares (Patton, 1975; Laurence y Yensen, 1991; Rau y Gantz, 2001). Los resultados de este índice pueden ser agrupados en cinco rangos (Henao, 1988): redondo ($SI < 1,25$), oval redondo (SI

entre 1,25 a 1,5), oval oblongo (*SI* entre 1,5 a 1,7), rectangular oblongo (*SI* 1,7 a 2) y amorfo (*SI* > 2). Por su parte, el índice de compactación (*K*) varía entre cero, para fragmentos con mayor exposición periférica a la matriz circundante, y uno para fragmentos compactos. Este índice corresponde al valor recíproco del índice de diversidad de Patton (Unwin, 1979; Rau et al., 2000; Rau y Gantz, 2001). Por último, la dimensión fractal (*DP*) varía entre uno para formas euclidianas simples (cuadrados y círculos), y de 1,001 a 2 para formas complejas análogas a objetos fractales (Krummel et al., 1987; Rau et al., 2000; Rau y Gantz, 2001). Nótese que un fragmento amorfo con un *SI* = 2 no es equivalente a que también sea su *DP* = 2.

Importancia relativa del tamaño y la forma sobre la riqueza de especies. Dado que la forma y el área se encuentran altamente correlacionadas y su covariación no es independiente entre sí, el efecto de ambas variables sobre la riqueza de especies puede ser confundido (Cochrane y Laurence, 2002; Ewers y Didham, 2006, Echeverría et al., 2007). Bajo esta consideración, se determinó la importancia relativa del tamaño y la forma de los fragmentos de bosque sobre la riqueza de especies de árboles y arbustos mediante el cálculo del coeficiente de correlación parcial de Pearson (Lowry, 2009), controlando el efecto recíproco del área y el perímetro. Asimismo, se controló el efecto del área para la relación entre la riqueza de especies y los tres índices de forma (índice de diversidad de Patton, índice de compactación, y dimensión fractal). Estas operaciones se efectuaron con el programa Statistica (Statsoft, 1999) para una significación de 5%.

RESULTADOS

Relación entre el tamaño y la riqueza de especies. El ajuste de los cuatro modelos (lineal, logarítmico, exponencial y potencial) permitió determinar que la relación entre el área del fragmento y su riqueza de especies de árboles y arbustos estuvo mejor representada por el modelo lineal simple (Tabla 2, Fig. 2). En este caso, la variación en la riqueza de especies fue explicada en un 65,1% (R^2) por el tamaño del fragmento, con un coeficiente de correlación de Pearson (r) de 0,807 y $p = 0,005$. No obstante, los cuatro modelos explicaron de forma significativa ($p < 0,05$) esta relación (Tabla 2). Esto se explica porque los cuatro modelos se basan en un intercepto y pendiente determinada empíricamente, donde las diferentes combinaciones entre el área y la riqueza de especies (i.e., A v/s S ; $\log A$ v/s S ; $\log A$ v/s $\log S$; A v/s $\log S$) muestran una relación proporcional que crece según una progresión aritmética o geométrica (cuando hay log).

Forma de los fragmentos de bosque. Cuatro de los fragmentos estudiados presentaron formas redondas asociadas a una superficie pequeña (1,6; 0,7; 0,6 y 0,2 ha), dos fragmentos presentaron forma oval redonda (11,4 y 0,64 ha), tres oval

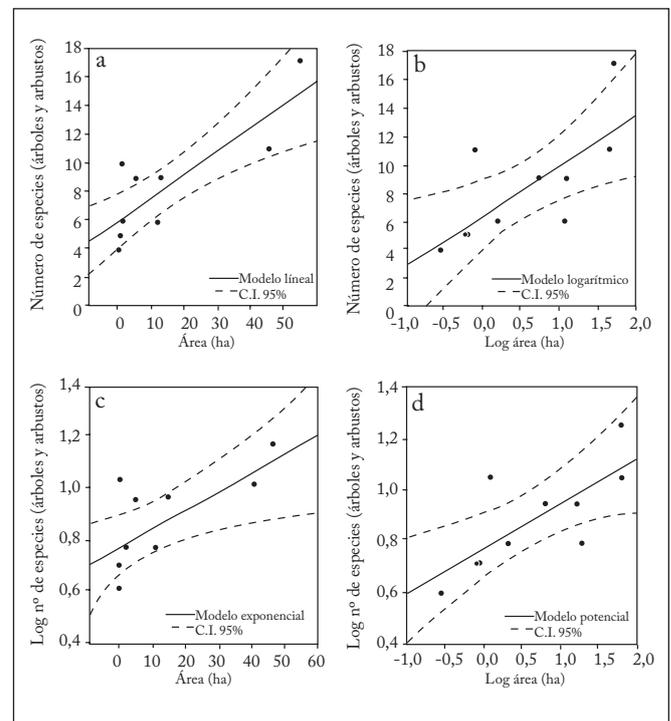
Tabla 2. Modelos de regresión para la relación entre el área de un fragmento y su riqueza de especies de árboles y arbustos en 10 fragmentos de bosque nativo. c = intercepto con el eje y ; z = pendiente de la recta; r = coeficiente de correlación producto-momento de Pearson; R^2 = coeficiente de determinación; P = probabilidad exacta obtenida del ANOVA de una vía para un grado de libertad en el numerador y 8 grados de libertad en el denominador ($F_{1,8}$) con un nivel de significación de un 5%. * Ver Pincheira-Ulbrich et al. (2008).

Table 2. Regression models for the patch area and tree and shrub species richness relationship in 10 native forest patches. c = y intercept; z = straight line slope; r = Pearson correlation coefficient; R^2 = determination coefficient; P = exact probability obtained from one-way ANOVA using one degree of freedom in the numerator and 8 degree of freedom in the denominator ($F_{1,8}$) at a significance level of 5%. * See Pincheira-Ulbrich et al. (2008).

Modelo	c	z	r	R^2	$F_{1,8}$	P
Lineal*	5,932	0,154	0,807	65,14%	14,952	0,005
Logarítmico	6,441	3,445	0,725	52,51%	8,847	0,018
Exponencial	0,778	0,007	0,749	56,22%	10,272	0,013
Potencial	0,781	0,179	0,758	57,41%	10,782	0,011

Fig. 2. Regresión lineal entre el área de los fragmentos (A) y la riqueza de especies (S) de árboles y arbustos. a = modelo lineal; b = modelo logarítmico; c = modelo exponencial; d = modelo potencial; C.I. 95% = intervalo de confianza de la línea de regresión 95%.

Fig. 2. Linear regression between patch area (A) and tree and shrub species richness (S). a = lineal model; b = logarithmic model; c = exponential model; d = potential model; C.I. 95% = 95% confidence interval for the regression line.



oblonga (55; 12,7 y 6 ha) y uno amorfa (46 ha) (Tabla 3). El índice de diversidad de Patton (*SI*) revela que los fragmentos tendieron a ser menos circulares a medida que aumentó su tamaño. Asimismo, el índice de compactación (*K*), que es el valor recíproco de *SI*, mostró que las formas que tendieron a ser más compactas (se aproximaron a 1), presentaron una menor exposición periférica a la matriz circundante (asociadas a superficies menores). La dimensión fractal (*DP*) indicó que todos los fragmentos presentaron formas distintas a las regulares o euclidianas (e.g., círculos y cuadrados) (Tabla 3). Es decir, los fragmentos estudiados presentaron formas geométricas complejas siendo análogos a objetos fractales.

Tabla 3. Forma de fragmentos y su correlación con la riqueza de especies de árboles y arbustos. A = superficie (hectáreas); P = perímetro (metros); S = riqueza de especies; SI = índice de diversidad de Patton; K = índice de compactación; DP = dimensión fractal; * Ver Henao (1988).

Table 3. Patch shape and its correlation with tree and shrub species richness. A = surface (hectares); P = perimeter (meters); S = species richness; SI = Patton diversity index; K = compactness index; DP = fractal dimension; * See Henao (1988).

A	P	S	SI	K	DP	Forma*
55	4222	17	1,613	0,62	1,531	Oval Oblongo
46	5598	10	2,319	0,431	1,606	Amorfo
13	1948	8	1,537	0,651	1,602	Oval Oblongo
12	1754	6	1,462	0,684	1,598	Oval Oblongo
6	1360	9	1,628	0,614	1,674	Oval Oblongo
1,6	493	6	1,096	0,912	1,679	Redondo
0,8	338	10	1,08	0,926	1,749	Redondo
0,64	357	5	1,259	0,794	1,819	Oval Redondo
0,6	322	5	1,173	0,853	1,805	Redondo
0,3	196	4	1,106	1,912	1,912	Redondo

Importancia relativa del tamaño y la forma sobre la riqueza de especies. El coeficiente de correlación parcial de Pearson mostró que sólo el tamaño del fragmento (área) explicó significativamente los cambios en la riqueza de especies de árboles y arbustos ($r_{xy.z} = 0,699$; $p = 0,036$), aún después de controlar en forma recíproca el efecto del perímetro y el área, respectivamente (Tabla 4). Se demostró, además, que la variación en los tres índices de forma no explicó significativamente los cambios en los niveles de riqueza de especie. Esto último ratifica la hipótesis del área *per se*. No obstante, la dirección de la correlación entre el perímetro y la riqueza de especies sugiere un efecto negativo ($r_{xy.z} = -0,473$). Lo mismo ocurre con el índice de diversidad de Patton ($r_{xy.z} = -0,253$) y la dimensión fractal ($r_{xy.z} = -0,299$). Esto indicaría que las formas más complejas también afectarían negativamente la riqueza de especies de árboles y arbustos, pero en menor grado (i.e., sólo es el área de los fragmentos la que explica la mayor parte de la varianza observada). Por su parte, el índice de compactación ($r_{xy.z} = 0,292$) mostró que fragmentos de formas más compactas

tendían a sostener mayor riqueza de especies que los fragmentos con formas de mayor exposición periférica a la matriz circundante (Tabla 4). Este resultado se explica porque este índice es equivalente al valor recíproco del índice de diversidad de Patton.

Tabla 4. Coeficientes de correlación parcial de Pearson ($r_{xy.z}$) entre el área, índices de forma y la riqueza de especies en 10 fragmentos de bosque nativo controlando el efecto del perímetro y el área. x, y = representan las variables correlacionadas; Z = representa la variable controlada; A = área (hectáreas); S = riqueza de especies; P = perímetro (metros); SI = índice de diversidad de Patton; K = índice de compactación; DP = dimensión fractal; * ($p < 0,05$).

Table 4. Pearson partial correlation coefficients ($r_{xy.z}$) between area, species richness and shape indexes in 10 native forest patches controlling for perimeter and area. x, y = represent the correlated variables; Z = represents the controlled variable; A = area (hectares); S = species richness; P = perimeter (meters); SI = Patton diversity index; K = compactness index; DP = fractal dimension; * ($p < 0.05$).

Variable			$r_{xy.z}$	Probabilidad
x	y	z		
A	S	P	0,699	0,036*
P	S	A	-0,473	0,199
SI	S	A	-0,418	0,262
K	S	A	0,292	0,446
DP	S	A	-0,299	0,434

DISCUSIÓN

La riqueza de especies de árboles y arbustos aumentó significativamente con el tamaño del fragmento. El modelo lineal de la curva especie-área fue el que mejor representó esta relación con un $R^2 = 65\%$ y una pendiente $z = 0,154$ (Tabla 2, Fig. 2). Este valor está dentro del rango (0,12-0,17) correspondiente a islas de hábitat o "virtuales" (Connor y McCoy, 1979). Los resultados son esperables ya que dentro del área de estudio la fragmentación y aislamiento no es completa, constatándose la presencia de corredores de vegetación secundaria y riparios ("riparian corridors"). En otro estudio a escala de cuenca hidrográfica efectuado por Montenegro (2000), se registró una tendencia similar para las especies de árboles, con un $R^2 = 80\%$ y una pendiente $z = 0,23$ (equivalente a islas oceánicas reales; rango = 0,20-0,35: Connor y McCoy, 1979). Los resultados obtenidos por la autora indicarían un aislamiento mayor al obtenido en este estudio (Tabla 2 y 4). Esto se explicaría por las diferencias en la estructura de la matriz que circundó a los fragmentos que ella estudió, caracterizada por praderas de uso agropecuario, *versus* la matriz de *Eucalyptus* spp. registrada en este estudio. En general, la matriz antropogénica y el proceso de fragmentación imponen restricciones a la dispersión y establecimiento de muchas especies (i.e., cambio en las interacciones físicas y biológicas), aumentando la probabilidad de extinción local de las poblaciones que no son capaces de adaptarse a estos cambios. Las especies leñosas

pueden mantener su composición y diversidad mucho tiempo después de ocurrida la fragmentación del bosque (decenas y hasta cientos de años), pero su capacidad de establecerse en las nuevas condiciones de hábitat disminuye (Janzen, 1986; Bustamante y Castor, 1998; Grez et al., 1998; Cagnolo et al., 2006; Echeverría et al., 2007).

Más al sur, en bosques costeros, Echeverría et al. (2007) encontraron una pendiente z de 0,13 considerando sólo a las especies de árboles; para la riqueza de árboles y arbustos (en conjunto) la pendiente fue algo mayor (0,15). Este último valor de z parece indicar que la fragmentación de un ecosistema boscoso tendría un efecto similar en este grupo de plantas, al menos en la distribución costera de los bosques templados del sur Chile.

En bosques secos de la región del Chaco Serrano en Argentina, Cagnolo et al. (2006) encontraron que a medida que aumentó el tamaño del fragmento, también lo hizo la riqueza de especies de árboles y arbustos: las pendientes z variaron entre 0,12 y 0,09, respectivamente. Estos valores son un poco más bajos que los hallados en nuestro estudio. En Puerto Rico, Galanes y Thomlinson (2009), encontraron que el incremento del tamaño del fragmento se correlacionó en forma consistente con la riqueza de especies arbóreas. Lo mismo observaron Heegaard et al. (2007) en bosques boreales; este último estudio incluyó el total de especies de plantas. Hill et al. (2003), en bosques del oeste de África, concluyeron que la variable más importante en determinar la composición de especies de árboles es el tamaño. Por su parte, Guirado et al. (2006) en un estudio efectuado en bosques mediterráneos (cerca de Barcelona, España), concluyeron que el tamaño de fragmento y el tipo de uso del suelo o matriz, son los factores más importantes en la determinación de la riqueza de especies y composición florística de plantas vasculares.

Otros estudios no demostraron ningún efecto significativo del tamaño del fragmento sobre la riqueza de árboles y arbustos, como lo demostraron Ochoa-Gaona et al. (2004) en bosques montañosos de México. Dichos autores, sin embargo, hallaron un efecto significativo entre el grado de aislamiento y la forma del fragmento. Además, estos autores no encontraron ningún efecto de la matriz sobre la riqueza de este grupo de plantas.

En este estudio no fue posible demostrar de modo consistente el efecto de la forma del fragmento sobre la riqueza de especies de árboles y arbustos. Sin embargo, los signos de los coeficientes de correlación parcial sugieren que los fragmentos de formas compactas tienden a sostener un mayor número de especies que aquellos con perímetros irregulares no euclidianos (Tabla 4). Estos resultados indicarían que el efecto de borde sería más marcado en fragmentos de formas irregulares, lo que afectaría principalmente a especies tolerantes a la sombra. Sin embargo, tal como lo observaron Hill et al. (2003), la forma parece ejercer efectos diferenciales sobre la composición de especies dependiendo de los mecanismos de dispersión de semillas,

la estrategia regenerativa y el estado de desarrollo (e.g., árboles en regeneración v/s maduros). Por su parte, Ochoa-Gaona et al. (2004) encontraron un efecto aditivo de la forma de los fragmentos y el aislamiento sobre la riqueza de especies de arbustos. Por otro lado, Heegaard et al. (2007), y Galanes y Thomlinson (2009) encontraron que la riqueza de especies aumentó con la complejidad de la forma del fragmento.

La evidencia encontrada en este estudio indica que el área del fragmento (hipótesis del área *per se*) es el factor más importante que influye en la riqueza de especies de árboles y arbustos en bosques templados de distribución costera en el sur de Chile. Sin embargo, debe reconocerse que la conservación de estos bosques dependerá de la comprensión de (1) la compleja interacción entre la forma y el tamaño de los fragmentos remanentes, y (2) de la naturaleza de la matriz circundante, su conectividad y grado de aislamiento. Estas consideraciones se tornan especialmente relevantes cuando (1) es necesario conservar especies en áreas relativamente pequeñas; por ejemplo, en predios forestales con planes de manejo y expuestos a utilización, y (2) cuando el análisis de estos espacios contribuye a generar estudios de base para determinar la calidad y evolución de los recursos naturales involucrados.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio contó con el apoyo de la empresa forestal Anchile y del Programa de Educación e Investigación Biológica y Ambiental (Programa IBAM) de la Universidad de Los Lagos. El primer autor agradece sinceramente a Eduardo Briones, Christian Azocar y Cesar Paredes por su apoyo en terreno. Así también a Osvaldo Almendra por la confección del mapa del área de estudio.

REFERENCIAS

- Acosta-Jamett, G. y J. Simonetti (2004). Habitat use by *Oncifelis guigna* and *Pseudalopex culpaeus* in a fragmented forest landscape in central Chile. *Biodiversity and Conservation* 13: 1135-1151.
- Acosta-Jamett, G., J. Simonetti, R. Bustamante y N. Dunstone (2003). Metapopulation approach to assess survival of *Oncifelis guigna* in fragmented forests of central Chile: a theoretical model. *Mastozoología Neotropical* 10: 217-229.
- Bruna, E. (2004). Biological impacts of deforestation and fragmentation. En: Burley, J., Evans, J. and Youngquist, J. (eds.), pp 85-90. *The Encyclopaedia of forest sciences*. Elsevier Press, London.
- Bustamante, R. y C. Castor (1998). The decline of an endangered temperate ecosystem: the ruii (*Nothofagus alessandrii*) forest in central Chile. *Biodiversity and Conservation* 7:1607-1626
- Cagnolo, L., M. Cabido y G. Valladares (2006). Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation* 132: 510-519.
- Cochrane, M. A. y Laurance, W. F. (2002). Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology* 18: 311-325.

- Connor, E. y E. McCoy (1979). The Statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113: 791-833.
- Cornelius, C., H. Cofré y P. Marquet (2000). Effects of habitat fragmentation on bird species in a relict temperate forest in semiarid Chile. *Conservation Biology* 14: 534-543.
- Di Castri, F. y E. Hajek (1976). Bioclimatología de Chile. Editorial Universidad Católica de Chile.
- Echeverría, C., A. Newton, A. Lara, J. Rey Benayas y D. Coomes (2007). Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecology and Biogeography* 16: 426-439.
- Echeverría, C., D. Coomes, J. Salas, J. Rey Benayas, A. Lara y A. Newton (2006). Rapid fragmentation and deforestation of Chilean temperate forests. *Biological Conservation* 130: 481-494.
- Ewers, R. y R. Didham (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81: 117-142.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Forman, R. (1997). Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Galanes, I. y J. Thomlinson (2009). Relationships between spatial configuration of tropical forest patches and woody plant diversity in northeastern Puerto Rico. *Plant Ecology* 201:101-113.
- Gantz, A. y J. Rau. (1999). Relación entre el tamaño mínimo de fragmentos y su riqueza de especies de aves en el sur de Chile. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 24: 85-90.
- Gascon, C., G. Williamson y G.D.A. Fonseca (2000). Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358.
- Greig, A., R. Bustamante, J. Simonetti y L. Fahrig (1998). Landscape ecology, deforestation, and forest fragmentation: the case of the rui forest in Chile. En: Salinas-Chaves, E. y Middleton, J. (eds). La ecología del paisaje como base para el desarrollo sustentable en América latina / Landscape ecology as a tool for sustainable development in Latin America. Libro electrónico <http://www.brocku.ca/epi/lebk/lebk.html>
- Heegaard, E., R. Okland, H. Bratli, W. Dramstand, G. Engan, O. Pedersen y H. Solstad (2007). Regularity of species richness relationships to patch size and shape. *Ecography* 30: 589-597.
- Heltzer, C. y D. Jelinski (1999). The relative importance of patch area and perimeter-area ratio to grassland breeding birds. *Ecological Applications* 9: 1448-1458.
- Henaó, S. (1988). Introducción al manejo de cuencas hidrográficas. Universidad de Santo Tomás, Centro de Enseñanza Desescolarizada, Ediciones Usta, Bogotá, Colombia. 398 p.
- Hill, J. y P. Curran (2003). Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30: 1391-1403.
- Janzen, D. (1986). The future of tropical ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 305-324.
- Jaña-Prado, J. Celis-Diez, A. Gutiérrez, C. Cornelius y J. Armesto (2006). Diversidad en bosques fragmentados de Chiloé ¿Son todos los fragmentos iguales? En: Greig A.A., J.A. Simonetti y R.O. Bustamante (eds.), pp. 159-189. Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas. Programa Interdisciplinario de Estudios en Biodiversidad. Editorial Universitaria, Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Krummel, J., R. Gardner, G. Sugihara, R. O'Neill y P. Coleman (1987). Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos* 48: 321-324.
- Laurence, W., A. Albernaz, G. Schroth, P. Fearnside, S. Bergen, E. Venticinque y C. DA Costa (2002). Predictors of deforestation in the Brazilian Amazon. *Journal of Biogeography* 29: 737-748.
- Laurence, W. y E. Yensen (1991). Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55: 77-92.
- López-Barrera, F., J. Armesto, G. William-Linera, C. Smith-Ramírez y R. Manson (2007). Fragmentation and edge effects on plant-animal interactions, ecological processes and biodiversity. En A.C. Newton (ed), pp 69-101. Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: The forests of montane Mexico and temperate South America. Wallingford, United Kingdom.
- Lowry, R. (2009). Concepts and Applications of Inferential Statistics. © Richard Lowry 1999-2009. <http://faculty.vassar.edu/lowry/webtext.html>
- Luebert, F. y Plischoff P. (2005) Bioclimas de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile. En: Smith-Ramírez C., Armesto J. y Valdovinos C. (eds.). Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- MacArthur, R. y Wilson E. (2001). The theory of island biogeography. Second Edition. Princeton University Press, Princeton, United States of America.
- Montenegro, L. (2000). Dinámica de la vegetación de un paisaje fragmentado de la depresión intermedia de la provincia de Osorno, Chile. Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias. Universidad de Los Lagos, Osorno, Chile. 101 p.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Noss, R. y A. Cooperrider (1994). Saving nature's legacy. Protecting and restoring biodiversity. Island Press. Washington, United States of America.
- Ochoa-Gaona, S., M. González-Espinosa, J. Meave y V. Sorandi-Sal Bon (2004). Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 867-884
- Patton, D. (1975). A diversity index for quantifying habitat edge. *Wildlife Society Bulletin* 394: 171-173.
- Peña-Cortés, F., M. Escalona-Ulloa, G. Rebolledo, J. Pincheira-Ulbrich y O. Torres-Álvarez (2009). Efecto del cambio en el uso del suelo en la economía local: una perspectiva histórica en el borde costero de La Araucanía, Sur de Chile. En: Confalonieri U., M. Mendoza, y L. Fernández (eds.), pp. 184-197. Efecto de los cambios globales sobre la salud humana y la seguridad alimentaria. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED). Publicado por RED CYTED 406RT0285. Buenos Aires, Argentina.
- Pincheira-Ulbrich, J., J. Rau y E. Hauenstein (2008). Diversidad de árboles y arbustos en fragmentos de bosque nativo en el sur de Chile. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 77: 321-326
- Rau, J. y A. Gantz (2001). Fragmentación del bosque nativo del sur de Chile: efectos del área y la forma sobre la biodiversidad de aves. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 72: 109-119.
- Rau, J., A. Gantz y G. Torres (2000). Estudio de la forma de fragmentos boscosos sobre la riqueza de especies de aves al interior y exterior de áreas silvestres protegidas. *Gestión Ambiental* 6: 33-40.

- Rau, J., A. Gantz, L. Montenegro, A. Aparicio, P. Vargas-Almonacid; M. Casanueva, J. Stuardo y J. Crespo (2006). Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad de aves terrestres y acuáticas, árboles y micromoluscos terrestres del centro-sur de Chile. En Grez, A., Simonetti, J. y Bustamante, R. (eds.), pp. 143-157. Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas. Programa Interdisciplinario de Estudios en Biodiversidad. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- Rozzi, R., J. Armesto, A. Correa, J. Torres-Mura y M. Sallaberry (1996). Avifauna de bosques primarios templados en islas deshabitadas del archipiélago de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 125-139.
- Sanderson, J., M.E. Sunquist y A.W. Iriarte (2002). Natural history and landscape-use of guignas (*Oncifelis guigna*) on Isla Grande de Chiloé, Chile. *Journal of Mammalogy* 83: 608-613.
- Saunders, D., R. Hobbs y C. Margules (2001). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Statsoft Inc. (1999). Statistica for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2300 East 14th Street, Tulsa, OK 74104, phone: (918) 749-1119, fax: (918) 749-2217, email: info@statsoft.com, WEB: <http://www.statsoft.com>
- Tilman, D., R.M. May, C.L. Lehman y M.A. Nowak (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- Unwin, D. (1979). Introductory spatial analysis. Methuen and Corporation, New York, USA.
- Vitousek, P., H. Mooney, J. Lubchenco y J. Melillo (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Wiersma, F. y D. Urban (2005). Beta diversity and nature reserves system design in the Yukon, Canada. *Conservation Biology* 19: 1262-1272.
- Willis, K. y R. Wittaker (2002). Species diversity scale matters. *Science* 295: 1245-1248.
- Willson, M., F. De Santo, C. Sabag y J. Armesto (1994). Avian communities of fragmented south-temperate rainforest in Chile. *Conservation Biology* 8: 508-520.