



UNIVERSIDAD DE CHILE

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO**

MEMORIA DE TÍTULO

**EVALUACIÓN DEL ALMACENAMIENTO DE AGUA EN LA BIOMASA AÉREA
DE *AEXTOXICON PUNCTATUM* EN EL SANTUARIO DE LA NATURALEZA
CERRO SANTA INÉS**

GABRIEL ALEJANDRO ÁVILA LAGOS

**Santiago, Chile
2026**



UNIVERSIDAD DE CHILE

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO**

MEMORIA DE TÍTULO

**EVALUACIÓN DEL ALMACENAMIENTO DE AGUA EN LA BIOMASA AÉREA
DE *AEXTOXICON PUNCTATUM* EN EL SANTUARIO DE LA NATURALEZA
CERRO SANTA INÉS**

**EVALUATION OF WATER STORAGE IN THE ABOVEGROUND BIOMASS OF
AEXTOXICON PUNCTATUM AT CERRO SANTA INÉS NATURE SANCTUARY**

GABRIEL ALEJANDRO ÁVILA LAGOS

**Santiago, Chile
2026**



UNIVERSIDAD DE CHILE

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO**

Memoria de Título

**EVALUACIÓN DEL ALMACENAMIENTO DE AGUA EN LA BIOMASA AÉREA
DE *AEXTOXICON PUNCTATUM* EN EL SANTUARIO DE LA NATURALEZA
CERRO SANTA INÉS**

Memoria para optar al título
Profesional de Ingeniero en Recursos Naturales Renovables

GABRIEL ALEJANDRO ÁVILA LAGOS

Profesor Guía

Álvaro G. Gutiérrez Ilabaca
Ingeniero Forestal, Dr.

Calificaciones

7,0

Profesores Evaluadores

Jorge F. Pérez Quezada
Ingeniero Agrónomo, Dr.

6,6

Alan Zamorano C.
Bioquímico, Dr.

7,0

**Santiago, Chile
2026**

Dedicatoria y Agradecimientos

En el ámbito personal, deseo agradecer en primer lugar a mi pareja, Mariana Kiekebusch, por su tremendo amor, constante apoyo emocional, y por su paciencia en los momentos de mayor estrés y dudas. Así como está presente en el día a día de mi vida, también lo estuvo en cada paso de este proceso.

A mi madre, Verónica, le agradezco profundamente su preocupación, cariño, durante todo este proceso formativo. A mi suegrita, Viviana, por su cariño, y compañía. Y a mi padre, Javier, le agradezco su apoyo financiero constante.

Con infinito amor le agradezco a mis hijas gatas que en paz descansen: Providencia Irene, Gati y Atenea, que me acompañaron y me dieron cariño en las largas jornadas de trabajo en el computador, el resultado de este trabajo también se los debo a ellas por su compañía incondicional.

En el ámbito académico, quiero expresar mi sincero agradecimiento a mi profesor guía, Álvaro Gutiérrez. Su orientación rigurosa y constante fueron claves para sacar adelante esta memoria. Extiendo mi agradecimiento al laboratorio de Dinámica de la Vegetación, que fue un espacio cálido y acogedor para mi formación. Allí encontré un lugar para discutir ideas, presentar avances y recibir comentarios constructivos tanto en las etapas de diseño como en la preparación de la defensa de memoria.

Agradezco a Aurora Gaxiola, por la instancia de presentar este trabajo en su laboratorio en la Pontificia Universidad Católica de Chile. Su equipo entregó observaciones y retroalimentación valiosa que permitió mejorar diversos aspectos de la investigación.

En las campañas de terreno, deseo agradecer especialmente a Benjamín Morales Lobos por su participación en el trabajo en el Santuario. Agradezco también a Vinci Urra por su compañía y por compartir conocimientos que enriquecieron mi comprensión del ecosistema estudiado, a Rocío Mardoñez por su compromiso en las distintas campañas y a Diego Constenla por su valiosa colaboración.

Deseo agradecer especialmente a la profesora Magda del Carmen Orell, quien me facilitó su laboratorio para el secado de muestras. Valoro profundamente su calidad humana, y su disposición a ayudar.

Finalmente, quiero mencionar que esta memoria no habría sido posible sin el apoyo institucional y financiero del Instituto de Ecología y Biodiversidad, IEB, a través del Proyecto ANID PIA/BASAL FB210006, y del Proyecto Anillo ANID SACBAD ATE220055, cuyo respaldo hizo viable la realización de este trabajo.

Contenido

RESUMEN.....	1
SUMMARY	2
INTRODUCCIÓN	3
Objetivo General	5
Objetivos específicos	5
METODOLOGÍA	6
Ubicación y descripción del área de estudio	6
Descripción del sitio de estudio	7
Caracterización de la composición y estructura del bosque.....	9
Delimitación de rodales dominados por olivillo	9
Diseño del inventario forestal	10
Variables descriptoras de la estructura del bosque	13
Análisis complementario: estimación de la edad mediante dendrocronología	13
Determinación del peso seco aéreo de <i>Aextoxicon punctatum</i>	14
Preparación de datos	14
Función alométrica de biomasa.....	15
Partición de biomasa por componente	16
Estimación del almacenamiento de agua en la parte aérea de <i>Aextoxicon punctatum</i>	16
Extracción de muestras.	17
Diferenciación entre albura y duramen	19
Obtención de peso hidratado y deshidratado	22
Estimación del almacenamiento de agua en los tejidos	23
Estimación del contenido de humedad libre (CHL) en la albura del fuste	25
Estimación comparativa de agua almacenada en formaciones arbustivas mediterráneas	26
RESULTADOS.....	27
Diseño del inventario forestal	27
Composición y estructura del bosque	27
Diferenciación entre albura y duramen	29
Relación observada entre DAP y longitud de albura	30
Análisis complementario: estimación de la edad mediante dendrocronología	30

Determinar el peso seco aéreo de <i>Aextoxicon punctatum</i> en el área de estudio	31
Estimar el almacenamiento de agua en la parte aérea de <i>Aextoxicon punctatum</i>	32
Estimación del porcentaje de humedad en los tejidos del árbol.....	32
Estimación del contenido de agua en el bosque bajo condición hidratada	33
Estimación del contenido de agua en el bosque bajo condición verde	34
Contenido de humedad libre en la albura.....	35
Estimación teórica del almacenamiento de agua en la biomasa aérea en matorrales mediterráneos	35
DISCUSIÓN	37
Estructura y dinámica del rodal.....	37
Almacenamiento hídrico y agua libre en la albura.....	39
Rol del almacenamiento hídrico como soporte de biodiversidad y resiliencia ecosistémica	41
Sugerencias y recomendaciones.....	43
CONCLUSIONES	44
BIBLIOGRAFÍA	45
ANEXOS	51

RESUMEN

El estudio del agua almacenada en bosques se ha concentrado en el hemisferio norte y en selvas tropicales, mientras que en Chile sigue siendo escaso. Esta estimación es crítica dado el marcado déficit hídrico estival que enfrentan los bosques nativos, particularmente en climas mediterráneos y semiáridos, lo cual puede ser relevante para entender su resistencia frente al cambio climático. Este estudio aborda el almacenamiento de agua en la biomasa aérea del bosque de neblina dominado por *Aextoxicon punctatum* en el Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés, un bosque relictos siempreverde ubicado en un entorno semiárido de la zona centro-norte de Chile. Este bosque, aislado a más de 400 km al norte del núcleo valdiviano, depende de la captación de humedad atmosférica, por lo que su estudio reviste importancia ecológica e hidrológica.

El objetivo general fue estimar la cantidad de agua contenida en la biomasa aérea de *Aextoxicon punctatum*. Los objetivos específicos incluyeron caracterizar la composición y estructura del bosque, determinar la biomasa aérea y cuantificar el contenido de humedad en sus tejidos.

Para ello, se realizó un inventario forestal en 7,4 ha de bosque dominados por *Aextoxicon punctatum*. Se estimó la biomasa aérea por medio de ecuaciones alométricas validadas, y se extrajeron muestras de fuste, ramas y hojas para determinar su peso hidratado y seco, diferenciando entre albura y duramen en el caso del fuste. A partir de la humedad gravimétrica se calculó el contenido de agua por componente, en condiciones verde e hidratada.

La biomasa, expresada como peso seco aéreo, se estimó en 410,7 t ha⁻¹, en rangos similares a los bosques siempreverdes del sur de Chile, y superior a formaciones mediterráneas más secas. Respecto al agua almacenada en la biomasa, se estimó un total de 480,6 t ha⁻¹ en condición verde, equivalente a 48,1 mm, es decir, a casi un tercio de la precipitación media anual del sitio. De esta cantidad, la albura aportó un contenido de agua libre cercano a 10,8 mm, correspondiente al volumen máximo presente en los lúmenes por sobre el punto de saturación de la fibra (PSF), valor del orden de magnitud de varios días de transpiración reportados para bosques de neblina análogos.

Palabras clave: bosque relictos, neblina costera, contenido de humedad, ecohidrología, albura, transpiración.

SUMMARY

Research on water stored in forests has focused mainly on the Northern Hemisphere and tropical rainforests, whereas it remains scarce in Chile. Estimating this storage is critical given the pronounced summer water deficit faced by native forests, particularly under Mediterranean and semi-arid climates, which may be relevant for understanding their resistance to climate change. This study examines water storage in the aboveground biomass of a fog forest dominated by *Aextoxicon punctatum* in the Cerro Santa Inés Nature Sanctuary, a relict evergreen forest located in a semi-arid setting in north-central Chile. This forest, isolated more than 400 km north of the Valdivian core area, depends on the interception of atmospheric moisture, making its study ecologically and hydrologically important.

The main objective was to estimate the amount of water contained in the aboveground biomass of *Aextoxicon punctatum*. Specific objectives included characterizing forest composition and structure, determining aboveground biomass, and quantifying moisture content in its tissues.

To this end, a forest inventory was conducted across 7.4 ha of forest dominated by *Aextoxicon punctatum*. Aboveground biomass was estimated using validated allometric equations, and samples of stem, branches, and leaves were collected to determine their hydrated and dry mass, distinguishing sapwood and heartwood in the stem. Based on gravimetric moisture content, water content was calculated for each component under both green and hydrated conditions.

Biomass, expressed as aboveground dry mass, was estimated at 410.7 t ha^{-1} , within ranges similar to evergreen forests in southern Chile and higher than those of drier Mediterranean formations. Total water stored in the biomass was estimated at 480.6 t ha^{-1} under green condition, equivalent to 48.1 mm, nearly one third of the site's mean annual precipitation. Of this amount, sapwood contributed a free water content close to 10.8 mm, corresponding to the maximum volume present in the lumens above the fiber saturation point (FSP), a value on the same order of magnitude as several days of transpiration reported for similar fog forests.

Keywords: relict forest, coastal fog, moisture content, ecohydrology, sapwood, transpiration.

INTRODUCCIÓN

Los árboles, y las plantas en general, de forma natural se enfrentan a condiciones ambientales variables, lo cual viene dado por el cambio estacional, variaciones en el tiempo atmosférico, además de perturbaciones como modificaciones en el uso de suelo o eventos extremos, que ponen a prueba su fisiología (Lambers et al., 2008). Para su supervivencia, los árboles han desarrollado una variedad de adaptaciones, las cuales les permiten mantener sus funciones fisiológicas y asegurar su supervivencia en un entorno cambiante. Estas adaptaciones les ayudan a equilibrar la absorción y la pérdida de agua, asegurando la continuidad de procesos esenciales como la fotosíntesis y el crecimiento incluso bajo condiciones de estrés hídrico (Lambers et al., 2008).

Dentro de este conjunto de estrategias adaptativas, destaca una menos evidente pero fisiológicamente muy relevante: la utilización del agua almacenada en los tejidos leñosos. Esta reserva interna se concentra principalmente en la albura, la parte más externa y activa del xilema, y en menor medida en ramas y hojas. Cuando disminuye el flujo de agua desde el suelo, estas reservas internas pueden mobilizarse y aportar entre un 10 % a un 50 % del volumen total transpirado en un día, atenuando la caída del potencial hídrico foliar (Holbrook, 1995; Goldstein et al., 1998; Preisler et al., 2021). En coníferas de gran porte se ha observado que, si bien la movilización de agua comienza en las partes más cercanas a los sitios de evaporación, como ramas altas y follaje, el volumen extraído desde estas zonas es reducido, siendo el fuste o tronco, especialmente en sus secciones media e inferior, la principal fuente de agua almacenada (Waring & Running, 1978; Kravka et al., 1999).

Debido a que el fuste suele representar la mayor proporción de biomasa de un árbol, la mayoría de los estudios se han enfocado en cuantificar el agua almacenada en el fuste y su contribución al balance hídrico diario (Cermák et al., 2007; Chapin et al., 1990). En contraste, ramas y hojas, con menor biomasa, aportan volúmenes reducidos. Aunque la mayor parte del agua transpirada por el árbol proviene del suelo, dentro de las reservas internas movilizadas el fuste constituye la principal fuente hídrica (Holbrook, 1995; Cermák et al., 2007). En *Pseudotsuga menziesii*, por ejemplo, el fuste ha mostrado ser hasta 18 veces más importante que las ramas en el suministro de agua para la transpiración, aunque en conjunto estas reservas internas contribuyen cerca del 20 % del agua transpirada en días de alta demanda evaporativa, equivalente a 25–55 litros por árbol (Cermák et al., 2007). Aunque hojas y ramas participan inicialmente, sus reservas se agotan rápidamente en las primeras horas del día (Waring y Running, 1978).

A nivel global, el estudio del agua almacenada en los árboles se ha concentrado en bosques templados del hemisferio norte (coníferas boreales y caducifolios templados) y en bosques tropicales de América Central y el Amazonas. En el Cono Sur de Sudamérica, la información es más escasa, y en Chile, el fenómeno no ha sido explorado en profundidad en especies nativas. Esta ausencia de estudios representa una brecha importante, considerando que muchos bosques nativos chilenos están sometidos a un marcado déficit hídrico estival en

climas mediterráneos y semiáridos. Abordar este vacío es esencial para comprender las estrategias de supervivencia de estas especies y anticipar su respuesta frente al cambio climático.

En el extremo norte de la distribución de los bosques siempreverdes de Chile se encuentran los denominados bosques de neblina. Estas formaciones relictas prosperan en un contexto semiárido gracias al aporte hídrico no solo de las escasas precipitaciones invernales, sino también de la captación de agua proveniente de la niebla costera. En estos ecosistemas, la vegetación intercepta microgotas suspendidas en el aire que se depositan sobre el follaje y escurriendo hacia el suelo generan un aporte horizontal de humedad capaz de sostener la disponibilidad hídrica durante los meses secos (del-Val et al., 2006; Squeo *et al.*, 2004b). Este mecanismo resulta esencial para la persistencia de especies leñosas en ambientes donde las lluvias por sí solas serían insuficientes para mantener la actividad fisiológica anual.

Particularmente, *Aextoxicon punctatum*, conocido comúnmente como olivillo, constituye la especie dominante de estos bosques de neblina y forma rodales monoespecíficos que estructuran el ecosistema (del-Val et al., 2006; Francois, 2004). Entre sus rasgos funcionales destaca la capacidad de almacenar agua en la albura, característica que, según estudios previos, podría contribuir a estabilizar el balance hídrico del árbol y del rodal en ambientes con marcada estacionalidad de lluvias (Holbrook, 1995; Meinzer, James, Goldstein & Woodruff, 2009; Berry & Roderick, 2005). Este almacenamiento, junto con las condiciones de alta humedad asociadas a la presencia recurrente de niebla, se ha vinculado a la posibilidad de mantener la actividad fisiológica durante periodos secos y a la generación de microclimas más estables en el sotobosque (del-Val et al., 2006; Francois, 2004). En este sentido, el estudio de estas reservas internas adquiere relevancia adicional frente a posibles variaciones futuras en la disponibilidad hídrica asociada a la dinámica de la niebla costera (Garreaud et al., 2008; Espinoza et al., 2024). Sin embargo, la magnitud del almacenamiento de agua en *A. punctatum* y su relevancia ecológica en el límite norte de la distribución de la especie han sido poco documentadas, lo que justifica la necesidad de estudios que integren mediciones directas y análisis ecohidrológicos en estas formaciones relictas.

El presente estudio se enmarca en un esfuerzo por comprender mejor la ecohidrología del bosque de neblina dominado por *Aextoxicon punctatum*. En particular, esta investigación busca cuantificar el agua almacenada en la biomasa aérea de esta especie, incluyendo fuste, ramas y hojas, y estimar la fracción de agua libre en la albura del fuste como un indicador del potencial de reserva hídrica interna. Para ello, se realizó un inventario forestal y se determinaron la biomasa aérea y el contenido de humedad de los principales tejidos, lo que permitió estimar el almacenamiento de agua tanto a escala de hectárea como para el conjunto del bosque relictos.

Objetivo General

Evaluar el almacenamiento de agua en la biomasa aérea de *Aextoxicon punctatum*, en el bosque de neblina del Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés.

Objetivos específicos

1. Caracterizar la composición y estructura del bosque.
2. Determinar la biomasa de *Aextoxicon punctatum* sobre el suelo del bosque.
3. Estimar el almacenamiento de agua en la biomasa aérea de *Aextoxicon punctatum*.

METODOLOGÍA

Ubicación y descripción del área de estudio

El Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés ($32^{\circ}10'S$; $71^{\circ}30'O$) posee una superficie oficial de 714 ha, de las cuales un 25,5 % corresponde a la comuna de Los Vilos, en la Región de Coquimbo, y un 74,5 % a la comuna de La Ligua, en la Región de Valparaíso. Se ubica frente a la costa de Pichidangui, en la Cordillera de la Costa chilena, y su altitud alcanza aproximadamente los 690 msnm (Ministerio del Medio Ambiente, 2020).

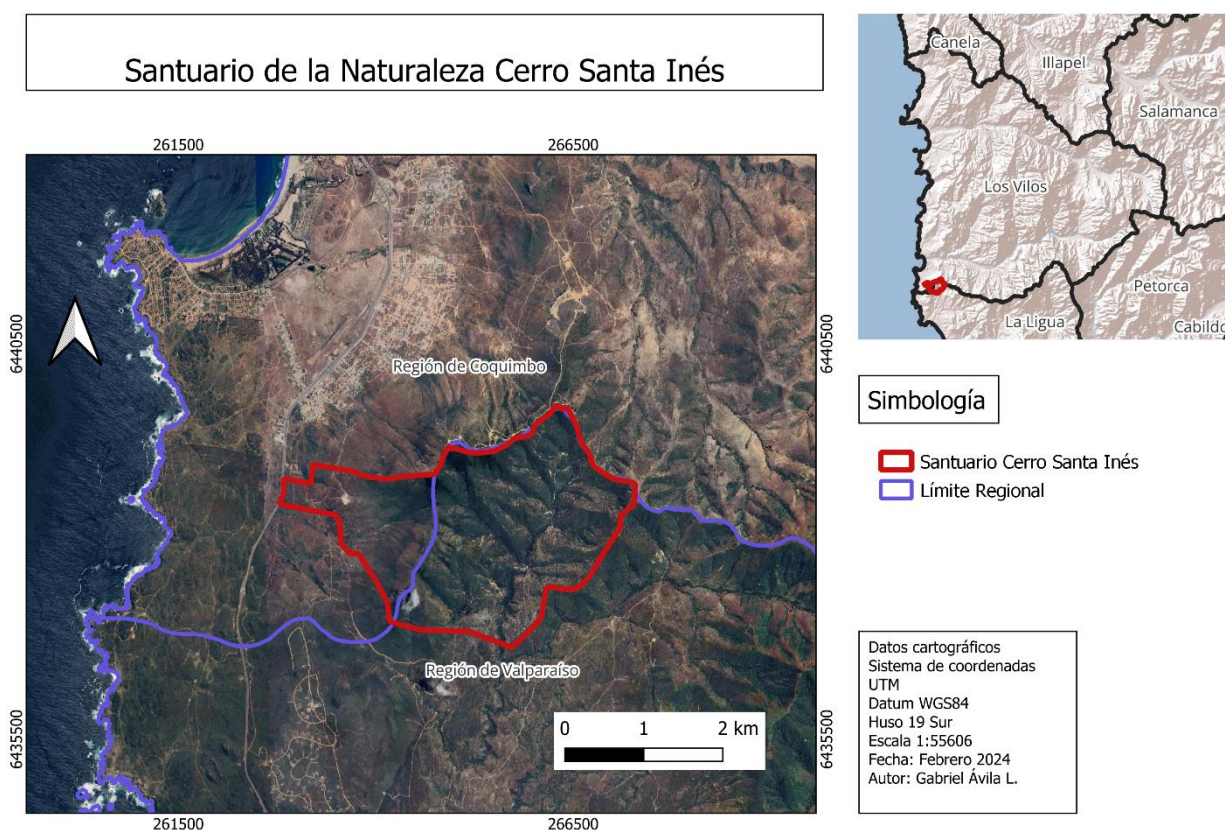


Figura 1. Área de estudio. Corresponde al Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés.

El clima predominante en el área de estudio corresponde al tipo estepárico costero o nuboso, el cual se presenta a lo largo de la costa hasta 40 km en su interior, a través de valles transversales y quebradas. El clima se encuentra caracterizado por un periodo seco de 8 a 9 meses, concentrando la mayor parte de las precipitaciones en invierno, con una precipitación promedio anual de 130 mm (PAC Ltda., 2016). El verano es cálido y seco, sin embargo, existe un aporte constante de humedad que proporciona la neblina costera (Gutiérrez y Squeo, 2004).

En la zona comprendida entre el río Quilimarí y el límite regional, se han registrado 199 especies de flora nativa, de las cuales 125 son endémicas (62,8 %) (Squeo, Arancio & Cavieres, 2001). Entre ellas, *Aextoxicon punctatum*, *Cryptocarya alba*, *Myrceugenia correifolia*, *Peumus boldus* y *Rhaphithamnus spinosus* se encuentran en categoría de conservación Vulnerable, mientras que especies como *Citronella mucronata*, *Leucocoryne conferta*, *Lomatia dentata*, *Passiflora pinnatistipula*, *Pouteria splendens* y *Sophora macrocarpa* están en Peligro (Squeo et al., 2001).

Aunque la vegetación dominante del santuario es de carácter xerofítico y arbustivo, en ciertos sectores con condiciones microclimáticas y topográficas particulares la neblina costera incrementa significativamente la humedad ambiental (Francois, 2004). Este fenómeno ha permitido la persistencia de un bosque relictivo de olivillo (*Aextoxicon punctatum*, en adelante *A. punctatum*), formación siempreverde típica del bosque valdiviano del sur de Chile, que sobrevive en este sector, de manera aislada a más de 400 km de su distribución principal. La existencia de este bosque se atribuye a condiciones locales y a la historia climática del Holoceno, que fragmentó su rango original, dejando poblaciones aisladas en cerros costeros con alta influencia de neblina (Pérez & Villagrán, 1994; Francois, 2004).

Descripción del sitio de estudio

Mediante un proceso de rodalización basado en teledetección y verificación en terreno se delimitó una superficie de 7,4 ha, ubicada entre los 575 y 645 m s. n. m. Estos rodales (i.e. sectores de bosque homogéneos en estructura y composición) corresponden a los parches de mayor extensión y altura arbórea del bosque relictivo de *A. punctatum*, lo que en términos prácticos abarca casi la totalidad del olivillo presente en el Santuario (Figura 2).

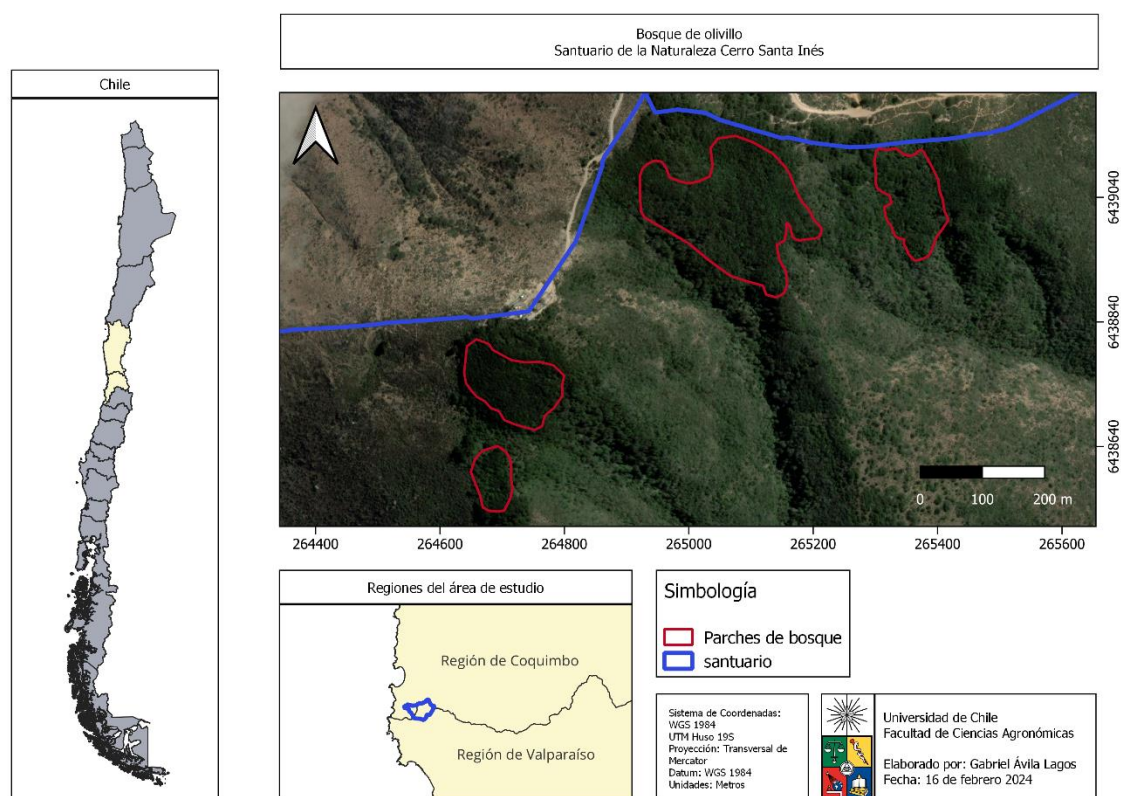


Figura 2. Sitio de estudio en el Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés, en el que se estudiaron los rodales de bosque dominados por *Aextoxicon punctatum*.

El bosque relicto de olivillo en Cerro Santa Inés presenta un prolongado aislamiento geográfico y ecológico, lo que ha favorecido el desarrollo de una composición florística singular, con alta proporción de especies endémicas y en categoría de conservación (Luebert & Plissock, 2006). En su interior se han identificado tres subasociaciones vegetacionales dominadas por *A. punctatum* (Francois, 2004):

- *A. punctatum* puro.
- *A. punctatum*-*Myrceugenia correifolia*.
- *A. punctatum*-*Lomatia dentata*.

La distribución de estas asociaciones responde a la interacción de factores bióticos y abióticos, observándose un gradiente estructural desde rodales homogéneos de baja diversidad (*A. punctatum* puro), hasta asociaciones más complejas y diversas, como *A. punctatum*-*M. correifolia*, que predominan en quebradas y laderas con mayor humedad.

El aislamiento de este bosque se debe, en gran parte, a su localización en la cima y laderas de un cerro costero, donde la influencia directa de la neblina y las condiciones

microclimáticas particulares han permitido la persistencia de esta formación siempreverde a más de 400 km al norte de su distribución principal. Este patrón es un remanente de la distribución continua que *A. punctatum* mantenía durante el Pleistoceno, interrumpida posteriormente por los cambios climáticos del Holoceno (Pérez & Villagrán, 1994).

Históricamente, este ecosistema ha estado expuesto a perturbaciones naturales y antrópicas. Un hito relevante fue el incendio de 1999, que afectó principalmente la zona sur del bosque. Este evento favoreció la expansión de especies esclerófilas más resistentes a la sequía, como *Lithraea caustica*, y al mismo tiempo estimuló la regeneración de olivillo en sectores abiertos y de borde, donde se han registrado numerosos juveniles creciendo bajo individuos adultos de *L. caustica* (Francois, 2004).

Caracterización de la composición y estructura del bosque

Delimitación de rodales dominados por olivillo

Dado que el bosque en el Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés no se distribuye de forma continua, sino fragmentado dentro de una matriz principalmente arbustiva, fue necesario identificar aquellos sectores que cumplieran con condiciones mínimas de dominancia florística y representatividad ecológica deseadas. En este sentido, los criterios utilizados para definir los rodales de bosque que componen el sitio de estudio fueron los siguientes:

1. La composición y estructura del bosque debía estar dominada por la especie *A. punctatum*.
2. La vegetación dominante debía alcanzar a lo menos 10 metros de altura.
3. El sitio debía estar catalogado como bosque, es decir, debe ser un sitio poblado con formaciones vegetales en las que predominan árboles, los cuales deben ocupar una superficie de por lo menos 5.000 m², con un ancho mínimo de 40 metros, con cobertura de copa arbórea que supere el 10 % de dicha superficie total, criterio correspondiente a condiciones áridas y semiáridas (Ley 20.283, 2008).

Para la delimitación espacial de los rodales se llevó a cabo una serie de labores presenciales y remotas. Utilizando Sistemas de Información Geográfica (SIG), se realizaron los siguientes procedimientos de manera secuencial:

- Se descargó en formato *shapefile* la delimitación del Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés, desde la plataforma del Consejo de Monumentos Nacionales.
- A partir de los datos de *EcoVision Lab Global Canopy Height 2020* (Lang, Jetz, Schindler, y Wegner, 2023), se discriminó la vegetación que superaba los 10 metros de altura.

- Se eliminaron parches con una superficie menor a 0,5 hectáreas, o cuya longitud fuera inferior a 40 metros.

Con el área resultante se realizó una primera rodalización en base a interpretación de imágenes satelitales obtenidas desde *Google Maps* y *Google Earth*. Los rodales se delimitaron a partir de texturas, colores, formas y distribución de la vegetación observada. Esta interpretación visual permitió identificar patrones y sectores diferenciados en la cobertura del bosque.

Para perfeccionar la delimitación de los rodales, se utilizó el satélite Sentinel-2, a partir de sus bandas espectrales del infrarrojo cercano (NIR) y del infrarrojo de onda corta (SWIR), con una resolución espacial de 20 m. Con esta información se generó el Índice de Humedad de Diferencia Normalizada (NDMI), el cual permitió distinguir diferencias en el contenido de humedad de la vegetación. De acuerdo con Malakhov y Tsyhuyeva (2020), este índice se relaciona estrechamente con parámetros biofísicos como la biomasa y es especialmente útil en ambientes donde existen contrastes marcados por condiciones microclimáticas y topográficas. En el Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés, la influencia de la neblina genera sectores con distinta disponibilidad de humedad, lo que hizo del NDMI una herramienta adecuada para reconocer preliminarmente los parches de bosque dentro de la matriz arbustiva.

Con el objetivo de verificar y ajustar la delimitación de los rodales generados mediante análisis remoto, se realizó una visita de campo al área de estudio. Para ello se realizó un recorrido con GPS de precisión de 5 m, ajustando los límites propuestos y corrigiendo aquellos sectores que no cumplieran con los criterios de clasificación establecidos. Como resultado, se obtuvo una rodalización definitiva del bosque, producto de la integración entre el análisis satelital y la verificación en terreno.

Diseño del inventario forestal

Un inventario forestal es un proceso sistemático que reúne, analiza e interpreta información sobre los recursos forestales de un área determinada (Navarro-Cerrillo et al., 2024). En este estudio constituyó la herramienta principal para describir el estado actual del bosque y sirvió como base para estimar variables como su estructura, composición y biomasa. La primera etapa consistió en el diseño del inventario, lo que implicó definir el tipo de muestreo, el tamaño y la forma de las parcelas, así como el esfuerzo de muestreo necesario para asegurar un nivel de precisión adecuado.

En este estudio se empleó un diseño de muestreo sistemático, las parcelas se distribuyeron a intervalos regulares sobre una cuadrícula predefinida. El primer punto de muestreo fue asignado aleatoriamente y, a partir de este, se establecieron los restantes conformando una red de puntos sobre el plano. Las parcelas utilizadas tuvieron forma circular y un radio de 12,61 metros, lo que equivale aproximadamente a 500 m². No fue necesario aplicar

correcciones de distancia por la pendiente, ya que se utilizó un hipsómetro Vertex, el cual incorpora automáticamente dichos ajustes al considerar la inclinación del terreno.

Para determinar el esfuerzo de muestreo, se emplearon ecuaciones basadas en datos previamente conocidos del bosque. En este caso, se utilizaron datos de “parcelas piloto” que fueron realizadas en julio de 2023 por el Laboratorio de Dinámica de la Vegetación (Bosque Ciencia) en el mismo sector de estudio. El primer paso consistió en calcular el área basal promedio del sitio de estudio, definida como la sección transversal del tronco de los árboles (m^2) a 1,3 m. Tal como se expresa en la siguiente fórmula:

$$g = \frac{\pi}{4} d^2 \quad (1)$$

Fuente: Prodan et al., 1997.

Donde:

d : diámetro del fuste (cm).
g : área de la sección (m^2).

Posteriormente, utilizando el coeficiente de variación (Cv) del área basal obtenido a partir de las parcelas piloto, y estableciendo un porcentaje de error permitido en el cálculo, se estimó el número requeridas para el inventario mediante la ecuación:

$$n = \frac{t^2 Cv^2}{\varepsilon^2} \quad (2)$$

Fuente: Prodan et al., 1997.

Donde:

n : número de parcelas.
t : valor T de Student (2 por convención).
Cv : coeficiente de variación (del área basal).
 ε : error permitido (%).

A partir del muestreo piloto se estimó un área basal promedio de $54,5 m^2 ha^{-1}$ y un coeficiente de variación de 15 %. Con estos parámetros, y admitiendo un error de muestreo de 7,2 % al 95 % de confianza, se calculó que el inventario requería 17 parcelas.

Las variables medidas en terreno fueron definidas de acuerdo con lo establecido en el Manual de Operaciones de Terreno de CONAF (2013), y al protocolo de muestreo desarrollado por el Laboratorio de Dinámica de la Vegetación, de la Universidad de Chile. Para caracterizar la composición y estructura del bosque, se tomó registro se tomaron datos tanto a nivel de individuo (Cuadro 1), como a nivel de parcela (Cuadro 2). Se tomó registro de todas las especies arbóreas dentro del área de estudio, vivas y muertas, con un diámetro a la altura del

pecho (DAP, medido a 1,3 m sobre el suelo por convención) superior a 5 cm, considerando como individuos distintos a los vástagos de cepas cuya separación ocurría antes de esa altura.

Cuadro 1. Datos medidos a nivel de individuo en el inventario forestal.

Datos	Descripción	Variables
Especie	Nombre de la especie	-
DAP (cm)	Diámetro a la altura de pecho (130 cm)	-
Condición Fitosanitaria	Condición vital del árbol	● Vivo: más del 75 % de la copa sana ● Enfermo: menos del 50 % de la copa sana ● Muerto: sin copa viva

Cuadro 2. Variables medidas a nivel de parcela en el inventario forestal.

Variable	Descripción	Detalles
Altitud (m.s.n.m.)	Altitud sobre el nivel del mar	-
Pendiente	Inclinación del terreno	-
Exposición	Orientación del terreno	-
Altura dominante (m)	Altura dominante de los árboles, se observa el dosel.	
Estado de desarrollo	Etapas del estado de desarrollo definidas por Oliver y Larson (1996).	● Suelo desnudo ● Iniciación del rodal ● Exclusión de fustes ● Reiniciación del sotobosque ● Bosque antiguo

Cabe señalar que, durante la instalación de las parcelas, podían presentarse condiciones que comprometían su representatividad dentro del bosque. En tales casos, y siguiendo lo establecido por CONAF (2013), se aplicó un protocolo de desplazamiento para reubicar la parcela. Este se activaba bajo las siguientes circunstancias:

- Presencia de una abertura considerable en el dosel, con una extensión superior a los 20 m.
- Proximidad a un barranco o quebrada, debiendo mantenerse una distancia mínima de 20 metros respecto del borde.
- Ubicación de la parcela en un sector que no cumplía con los criterios mínimos definidos para la delimitación del sitio de estudio, en cuanto a dominancia de *A. punctatum*, altura de la vegetación y estructura del bosque.

En estos casos se realizó un desplazamiento en dirección contraria a la condición presentada en unidades de 10 m.

Variables descriptoras de la estructura del bosque

A partir de los datos recolectados en cada parcela se calcularon indicadores básicos para caracterizar la organización del bosque. En cuanto a la composición, se identificaron las especies presentes en el área de estudio y sus respectivas proporciones. Los indicadores considerados fueron los siguientes:

- a) Riqueza de especies arbóreas: número total de especies arbóreas, con DAP mayor a 5 centímetros.
- b) Densidad de individuos: número total de individuos por hectárea.
- c) Densidad relativa: proporción que representa cada especie respecto del total de individuos, expresada en porcentaje.

Respecto de la estructura del bosque, esta se definió a partir de la distribución de las especies en el área de estudio, y se caracterizó mediante los siguientes indicadores:

- a) Área basal: suma de las áreas basales de todos los árboles individuales en una unidad de área. El área basal de un árbol se definió como la sección transversal del tronco a 1,3 metros de altura sobre el suelo.
- b) Gráfico de densidad del DAP: a través de un gráfico de densidad, se analizó la distribución de los diámetros a la altura del pecho (DAP) dentro del rodal, lo que permitió inferir el estado sucesional del bosque, la presencia de regeneración activa y la existencia de diferentes cohortes.

Para extrapolar los resultados del inventario a la escala de una hectárea, se utilizó un factor de expansión derivado del área total muestreada. En este caso, las 17 parcelas de 500 m² abarcaron en conjunto 8.500 m², por lo que al dividir una hectárea (10.000 m²) entre dicha superficie se obtuvo un factor de 1,18. La multiplicación de las variables por este factor permitió expresar los resultados en términos de hectárea, facilitando la comparación entre parcelas y el contraste con otros estudios que utilizan la misma unidad espacial.

Análisis complementario: estimación de la edad mediante dendrocronología

En *A. punctatum* existe evidencia de diferenciación entre madera temprana y tardía, aunque poco conspicua (Carlquist, 2003), por lo que se asume razonablemente que cada anillo corresponde a un año. Con este criterio, se estimó la edad de 14 individuos dentro del sitio de estudio, con diámetros a la altura del pecho (DAP) entre 10 y 50 cm. Con barreno de Pressler se realizaron tres extracciones por individuo a 1,3 m de altura. Las muestras se montaron y lijaron hasta evidenciar claramente los anillos, luego se efectuó el conteo bajo lupa con dos lecturas independientes y resolución de discrepancias mediante una tercera lectura.

Determinación del peso seco aéreo de *Aextoxicon punctatum*

Preparación de datos

A partir de los datos del inventario forestal se realizó un filtrado para excluir los individuos muertos. La altura total de los árboles muestreados se estimó mediante la relación alométrica entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total (HT), publicada por Gutiérrez (2016) a partir de 446 observaciones de *A. punctatum* en distintas localidades del país. Se evaluaron distintos modelos, seleccionando una función logarítmica por presentar el mejor ajuste a los datos ($R^2 = 0,6763$). La ecuación obtenida fue:

$$HT: 6,886 * \ln(DAP) - 2,898 \quad (3)$$

Donde:

HT : altura del individuo.

DAP : Diámetro a la Altura del Pecho (1,3 metros de altura desde el suelo).

La relación obtenida se presenta en la Figura 3, y fue utilizada para estimar la altura total de cada individuo medido en el inventario.

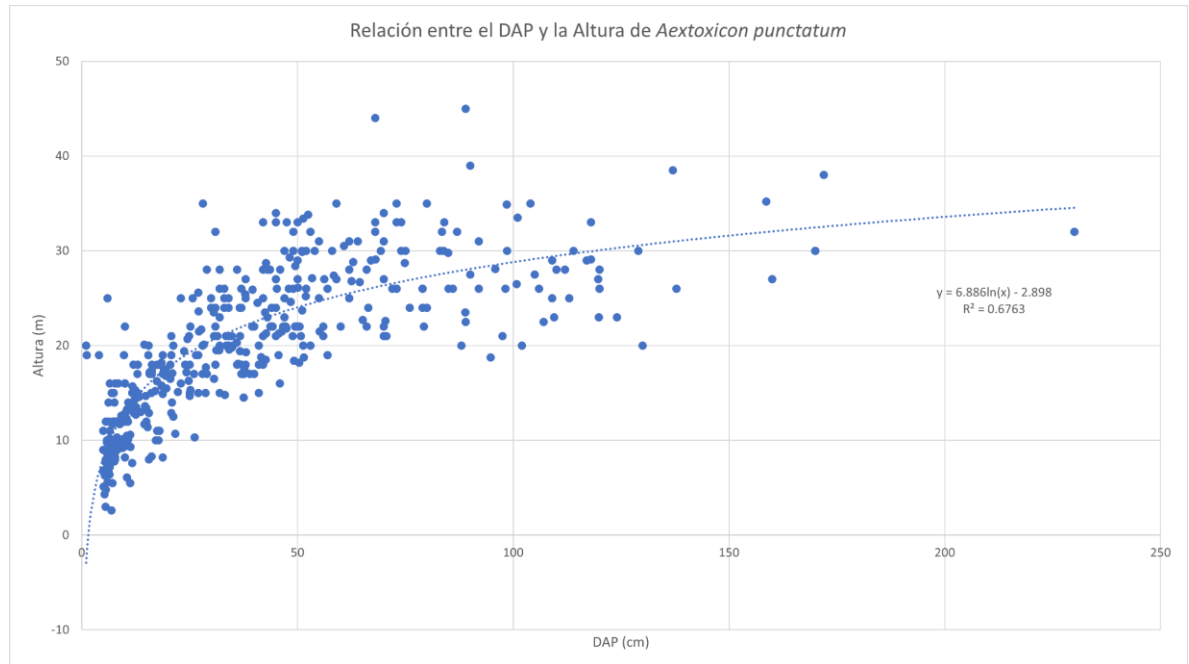


Figura 3. Relación entre el DAP y la altura de *Aextoxicon punctatum* a partir de datos recopilados por Gutiérrez (2016).

Función alométrica de biomasa

El peso seco aéreo (PSA), o biomasa, corresponde al peso seco del fuste, ramas y hojas del árbol por encima del suelo, una vez eliminado su contenido de agua, y constituye una medida ampliamente utilizada para estimar el carbono almacenado en los árboles (Ouedraogo, Dimobe & Thiombiano, 2020). En este estudio, sin embargo, se empleó como un paso intermedio para determinar el agua contenida en sus distintos componentes, aspecto que se desarrolla en detalle en secciones posteriores.

Una forma directa de obtener una función alométrica que relacione el diámetro a la altura del pecho (DAP) con la biomasa consiste en medir distintos individuos en terreno, proceder a su tala, y posteriormente secar sus componentes para determinar su biomasa seca de manera directa (Prodan, 1997). No obstante, esta metodología no pudo ser aplicada en el área de estudio, ya que esta corresponde a una zona protegida, y *A. punctatum* presenta un estado de conservación Vulnerable en la región, lo que impidió realizar intervenciones de alto impacto ecológico. Por esta razón, se recurrió a antecedentes bibliográficos, utilizando funciones alométricas previamente desarrolladas, con el fin de obtener estimaciones confiables sin comprometer la integridad del ecosistema.

La revisión bibliográfica no permitió encontrar una función alométrica específica para *A. punctatum* en bosques relictos del norte de su distribución, sino una ecuación de carácter general desarrollada por Gayoso, Guerra, y Alarcón (2002), aplicable a un grupo de especies nativas del sur de Chile, específicamente de la zona de Valdivia, dentro de la cual se encuentra *A. punctatum*. Su aplicación en el sitio de estudio se consideró una aproximación razonable, dado que este bosque de neblina presenta una marcada afinidad florística con los bosques templados del sur de Chile, debido a la presencia de especies comunes y a una historia biogeográfica compartida (Núñez-Ávila y Armesto, 2006; del-Val et al., 2006; Pérez y Villagrán 1994). No obstante, debido a la ausencia de una calibración alométrica local, los resultados deben interpretarse como una aproximación razonable y técnicamente consistente, aunque sujeta a una validación específica para estas condiciones.

La función utilizada estimó el PSA a partir del DAP medido en terreno y la altura del total, esta última estimada mediante la Ecuación 3, incorporando además un factor de ajuste asociado al coeficiente de forma. Se prefirió esta ecuación por sobre otras disponibles, ya que consideró más de una variable predictora (DAP y altura, en lugar de solo DAP), lo que le otorgó una mejor capacidad de ajuste en diferentes sitios y rangos diamétricos (Prodan et al., 1997). La ecuación aplicada fue la siguiente:

$$PSA = EXP (-2,29149 + 1,9711 * Ln(DAP) + 0,7442 * Ln(HT)) \quad (4)$$

Fuente: Gayoso et al., 2002.

Donde:

PSA : peso seco aéreo.

DAP : diámetro a la altura del pecho.

HT : altura total del árbol, estimada mediante la Ecuación 3.

Una vez estimado el PSA de los individuos censados en el inventario forestal, los valores fueron escalados a hectárea mediante un factor de expansión con el fin de facilitar su comparación con otros estudios. Considerando que cada parcela tuvo una superficie de 500 m² y se muestrearon 17 unidades, el área total correspondió a 8.500 m². En consecuencia, se aplicó un factor de expansión de 1,18, obtenido al dividir una hectárea (10.000 m²) por el área total muestreada. Esta conversión permitió expresar los resultados en términos de toneladas por hectárea, unidad estándar en estudios de biomasa forestal.

Partición de biomasa por componente

El valor del PSA se desagregó entre los distintos componentes estructurales del árbol (fuste, ramas, hojas y corteza), a partir de los porcentajes promedio reportados por Gayoso (2001) para *A. punctatum*, obtenidos mediante un muestreo destructivo en bosque siempreverde (Cuadro 3). Dichos valores fueron utilizados para estimar la biomasa específica de cada componente en cada individuo.

Cuadro 3. Porcentaje de biomasa por componente en *Aextoxicon punctatum*.

Componente	Porcentaje de biomasa (%)
Hojas	5,5
Ramas	16,2
Corteza	3,8
Xilema	74,4

Nota: En el trabajo original de Gayoso et al. 2001 denomina “Fuste” a la suma de albura y duramen, en este estudio se renombra como xilema, separando la corteza como compartimento independiente. Datos adaptados de Gayoso et al. 2001.

Estimación del almacenamiento de agua en la parte aérea de *Aextoxicon punctatum*

La estimación del agua almacenada en la parte aérea de *A. punctatum* se realizó a partir de la extracción de muestras representativas de sus principales componentes, hojas, ramas y fuste. Cada muestra se pesó en estado fresco y luego se deshidrató en laboratorio. La diferencia entre el peso fresco y el peso seco se interpretó como la cantidad de agua contenida en los tejidos y permitió estimar el volumen de agua almacenado en cada compartimento del árbol. Si bien se cuantificó el contenido de agua para todos los componentes aéreos, el foco funcional del estudio se centró en el agua almacenada en el xilema activo del fuste, es decir en la albura, entendida como una reserva hídrica potencialmente movilizable para sostener la transpiración. El procedimiento específico empleado para esta estimación se detalla a continuación.

Extracción de muestras.

Considerando que el área de estudio se encuentra protegida y que la especie *A. punctatum* está clasificada como especie *Vulnerable* en esta zona (Ministerio del Medio Ambiente, 2019), se implementó una estrategia de muestreo basada en extracciones limitadas, con el fin de obtener datos representativos sin comprometer significativamente la integridad ecológica del ecosistema.

Época del año. La estimación del contenido de agua en los árboles se realizó en primavera de 2024, debido a que este período representa una condición hídrica intermedia dentro del ciclo anual, entre las precipitaciones invernales y el avance del período seco estival (Garreaud et al., 2008; Flexas et al., 2014). En bosques relictos de niebla del centro-norte de Chile, además, la frecuencia de niebla aumenta hacia la primavera y esta estación coincide con el período de crecimiento del bosque (Garreaud et al., 2008). Por ello, la primavera resultó adecuada para estimar el agua almacenada en la biomasa aérea antes del déficit hídrico más severo.

Selección de árboles a muestrear. Dada la necesidad de reducir el impacto del muestreo en el área protegida, fue necesario priorizar un muestreo representativo de árboles siguiendo la estructura de rodal para obtener muestras. Para ello, se utilizó la distribución de DAP observada en los datos del inventario forestal. Con esta información, se generó un gráfico de densidad y, a partir de este, se seleccionaron los siguientes puntos de muestreo:

1. Punto Máximo de la Curva de Densidad: correspondiente a la clase diamétrica más representativa de los datos de terreno, es decir, el DAP con mayor frecuencia relativa.
2. Diámetro Medio Cuadrático (DMC): valor que representa el promedio ponderado de los diámetros, otorgando mayor peso a los individuos de mayor tamaño. Esto se realiza para detectar el punto donde existe un mayor aporte de biomasa.
3. Clases Diamétricas Superiores: se seleccionaron dos individuos aleatorios pertenecientes al último quintil de los datos, con el fin de incluir árboles de mayor tamaño en los modelos de regresión.

Para cada uno de estos puntos clave, se seleccionaron árboles dentro de un rango de $\pm 2,5$ cm del DAP correspondiente.

Cantidad de muestras. Bajo los criterios establecidos, se definió la cantidad mínima de componentes aéreos necesaria para el análisis. En total se extrajeron las siguientes muestras:

- 13 tarugos de fuste: representativos de los distintos puntos clave de muestreo.
- 10 microtarugos de ramas: obtenidos de individuos seleccionados según los rangos establecidos.
- 99 hojas: recolectadas de manera distribuida en los árboles seleccionados.

Extracción de tarugos de fuste. Para la obtención de muestras del fuste, se utilizó una barrena de Pressler (también conocida como taladro de incremento), siguiendo el procedimiento descrito por Gärtner et al. (2015). Las muestras se extrajeron a la altura del diámetro a la altura del pecho (DAP), es decir, a 1,3 m desde la base del árbol, conforme a la convención estándar en estudios forestales. Este instrumento permitió obtener tarugos cilíndricos de madera que atraviesan transversalmente el tronco, desde la corteza hasta la médula, abarcando la totalidad de las capas de crecimiento. Estas muestras fueron recolectadas para su posterior análisis de contenido de agua y biomasa.

Extracción de microtarugos en ramas. Para la extracción de muestras de las ramas se utilizó un taladro de incremento de menor tamaño, diseñado para recolectar microtarugos de ramas cuyo diámetro no superara los 5 cm. Este procedimiento permitió evaluar las características estructurales y de biomasa de las ramas sin necesidad de cortarlas por completo, limitando el daño al árbol y manteniendo intactas sus funciones vitales. Las ramas seleccionadas fueron representativas de distintas secciones del árbol, lo que permitió una evaluación más integral de su estructura aérea.

Extracción de hojas. Se recolectaron hojas desde distintos estratos del árbol con el objetivo de capturar la variabilidad foliar. En total, se extrajeron 99 hojas provenientes de 9 individuos distintos. En cada árbol se recolectaron 11 hojas, distribuidas entre tres estratos: base, zona media y estrato superior del follaje. Esta distribución permitió considerar posibles diferencias asociadas a la posición dentro de la estructura del árbol, como tamaño, exposición lumínica y contenido de agua.

Determinación del peso verde. Todas las muestras extraídas fueron pesadas inmediatamente después de la extracción, para determinar su peso verde, entendido como el peso bajo condiciones naturales de humedad. Esto se realizó con una pesa portátil de precisión de 0,001 gramos, con un error aproximado de $0,002 \pm$ gramos, equipada con una tapa protectora para reducir la influencia del viento. Posteriormente, se aplicó un reactivo químico con el objetivo de identificar el límite entre albura y duramen, procedimiento que se describe en detalle en una sección posterior.

Almacenamiento y transporte. Las muestras fueron almacenadas en bolsas herméticas y transportadas en una hielera con geles refrigerantes para prevenir la pérdida de agua y evitar su deterioro estructural. Este manejo fue fundamental, ya que las muestras serían procesadas días después, durante las etapas de rehidratación y secado en horno. Siendo la rehidratación un paso necesario para obtener el peso bajo condición de saturación, además del peso verde.

Diferenciación entre albura y duramen

En la anatomía del fuste se distinguen dos zonas principales: la albura y el duramen. El duramen, ubicado en la parte interna del tronco, está compuesto por células muertas cuya función principal es proporcionar soporte estructural. En contraste, la albura, situada en la parte externa, contiene células vivas que desempeñan un papel esencial en el transporte y almacenamiento de agua y nutrientes (Bamber, 1987). La albura posee una mayor capacidad de almacenamiento de agua y capacitancia hidráulica en comparación con el duramen, lo que le permite almacenar y liberar agua de manera más eficiente para satisfacer las necesidades fisiológicas del árbol, como ocurre durante la transpiración (Matheny et al., 2015). Dado que ambas zonas presentan propiedades físicas y funciones distintas, se realizó una diferenciación para estimar de manera independiente el contenido de agua almacenada en cada una.

Tinción química. Para delimitar las zonas de albura y duramen, se utilizó una técnica de tinción química aplicada a tarugos frescos de *A. punctatum*. Este procedimiento tuvo un carácter exploratorio, y se basó en las diferencias de composición química entre ambas zonas, lo que generó reacciones específicas al contacto con determinados compuestos. Ante la falta de información específica en la bibliografía para *A. punctatum* o especies taxonómicamente cercanas, se adoptó un enfoque exploratorio probando distintos reactivos en diversas concentraciones y tiempos de exposición:

- Naranja de metilo: empleado para detectar variaciones de pH en la madera.
- Cloruro férrico: utilizado para identificar la presencia de taninos.
- Lugol (yodo-yoduro de potasio): aplicado para detectar almidón almacenado en la madera.

La selección de estos reactivos se fundamentó en su eficacia documentada en otras especies (Arisandi et al., 2023) y en su capacidad para revelar señales químicas diferenciadas.

Análisis visual complementario. Además de la tinción química, se empleó un enfoque visual para identificar el límite entre la albura y el duramen. Este método se basó en la diferencia de color y contenido de humedad observable en tarugos recién extraídos: la albura, más clara, tiene mayor humedad que el duramen.

Integración de resultados. Los resultados obtenidos mediante tinción química y análisis visual fueron integrados para delimitar con mayor precisión el límite entre la albura y el duramen. Se promediaron las estimaciones derivadas de ambos métodos, lo que permitió generar una evaluación más robusta y confiable de las zonas anatómicas del fuste.

Como resultado de este procedimiento, fue posible obtener una relación alométrica entre el DAP del árbol y la longitud de la albura medida desde la periferia del fuste.

Determinación del porcentaje de albura y duramen en la madera. La proporción relativa de albura y duramen en *A. punctatum* se estimó mediante relaciones geométricas y volumétricas basadas en supuestos de la literatura. Se aplicó una prueba t-Student pareada con verificación de normalidad (Shapiro-Wilk), la cual no detectó diferencias significativas entre la densidad de albura y duramen ($p > 0,05$). Por ello, se asumió que su relación de áreas representa su relación de biomasa. En cambio, la densidad de la corteza sí difirió significativamente, por lo que se aplicó un coeficiente corrector considerando su contribución a la biomasa aérea total (3,8 %, Gayoso, 2001):

$$R_{xilema} = R \times 0,972 \quad (5)$$

Donde:

R_{xilema} : radio del xilema (o fuste sin corteza).

El espesor de albura se estimó mediante la función alométrica desarrollada mediante la tinción química de los tarugos en terreno. Esta ecuación corresponde a:

$$R_{alb} = 5,33 \times (1 - e^{-0,013 \times DAP}) \quad (6)$$

Donde:

R_{alb} : radio de la albura.

Mientras que el radio de duramen se calculó mediante la ecuación:

$$R_{dur} = R_{xilema} - R_{alb} \quad (7)$$

Donde:

R_{dur} : radio del duramen.

A partir de estos radios se obtuvieron las áreas de cada componente considerando una sección circular. Lo cual se expresa mediante la ecuación:

$$A = R^2 \times \pi \quad (8)$$

De manera que:

$$A_{xilema} = \pi \times R_{xilema}^2 \quad (9)$$

$$A_{dur} = \pi \times R_{dur}^2 \quad (10)$$

$$A_{alb} = A_{xilema} - A_{dur} \quad (11)$$

Donde:

A_{alb} : área de albura.
 A_{dur} : área de duramen.
 A_{fsc} : área del xilema.

A partir de las áreas de albura y duramen obtenidas en la sección transversal del fuste a la altura del DAP, se proyectó esta partición a lo largo de todo el fuste con el fin de estimar el volumen correspondiente a cada componente. Para ello se aplicó el criterio descrito por Kravka et al. (1999), que asume un espesor uniforme de albura y considera que el duramen desaparece aproximadamente a la mitad de la copa viva (Figura 4).

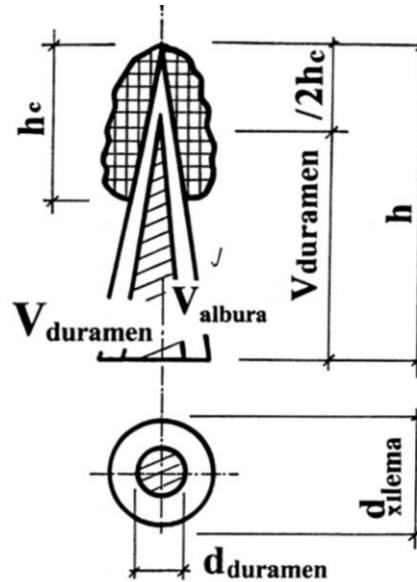


Figura 4. Esquema para la derivación del volumen de albura del fuste (V_{albura}) como diferencia entre el volumen de xilema (V_{xilema}) y el volumen de duramen ($V_{duramen}$), considerando además la altura de copa viva (h_c). Adaptado de Kravka et al. (1999).

En el caso de la altura de copa viva no se encontró información específica para *A. punctatum*, por lo tanto, se consideró como referencia a *Nothofagus obliqua*, especie arbórea nativa cuya copa viva representa un 60 % de la altura total, con inicio en torno al 40 % de la altura total (Corvalán, 2017). A partir de estos antecedentes, se infirió que el duramen se prolonga hasta cerca del 70 % de la altura total del árbol, de modo que la altura del duramen se estimó como:

$$H_{duramen} = H_{total} \times 0,7 \quad (12)$$

Donde:

$H_{duramen}$: altura del duramen.
 H_{total} : altura total del árbol.

Las fórmulas utilizadas para calcular el volumen de los componentes corresponden a:

$$V_{xilema} = k \times \frac{\pi \times d_{xilema}^2}{4} \times H_{total} \quad (13)$$

$$V_{dur} = k \times \frac{\pi \times d_{dur}^2}{4} \times H_{dur} \quad (14)$$

$$V_{alb} = V_{xilema} - V_{dur} \quad (15)$$

Donde:

V_{xilema} : volumen del xilema.
 V_{dur} : volumen del duramen.
 V_{alb} : volumen de la albura.
 K : factor de forma (0,5).

A partir del volumen de albura y duramen se calculó la proporción relativa de cada uno de estos compartimentos en el fuste. Con base en ello, se desagregó la biomasa fustal, equivalente al 74,4 % de la biomasa aérea total de *A. punctatum* (Cuadro 3). Esta distinción permitió determinar posteriormente el aporte diferencial de la albura y el duramen al almacenamiento de agua en la madera.

Obtención de peso hidratado y deshidratado

Hidratación de las muestras. Todas las muestras (fuste, ramas y hojas) fueron rehidratadas por 72 horas en agua destilada a temperatura ambiente, asegurando que las muestras estuvieran completamente sumergidas, sin burbujas de aire. Posteriormente, se retiraron y se eliminaron las gotas y la humedad superficial mediante el secado suave con toallas de papel absorbente. Las muestras fueron pesadas inmediatamente para obtener su peso en un punto de hidratación máxima. En el caso de los tarugos, se pesaron por separado cada una de sus partes: corteza, albura y duramen.

Secado en horno. Se prepararon las muestras para el secado en horno, realizando dos sesiones debido a los diferentes requerimientos de temperatura:

1. Hojas: fueron dispuestas sobre papel de aluminio y secadas a 65 °C hasta alcanzar peso constante, definido como dos pesajes consecutivos con una diferencia nula, realizados con un intervalo de seis horas. Este proceso aseguró un secado completo, el cual se alcanzó tras aproximadamente 48 horas.
2. Tarugos y microtarugos: se colocaron sobre listones de madera y se secaron a 104 °C. Se aplicó el mismo protocolo de pesaje hasta que las muestras alcanzaron un peso constante. Cada tarugo fue posteriormente desagregado y pesado en seco por separado en sus componentes: corteza, albura y duramen.

Estimación del almacenamiento de agua en los tejidos

La estimación del contenido de agua en un árbol se fundamenta en la diferencia entre su peso en estado hidratado y su peso seco (es decir, su biomasa). Considerando que 1 L de agua equivale a 1 kg, esta diferencia puede interpretarse directamente como el volumen de agua almacenado en los tejidos del árbol. Por lo tanto, se utilizó la siguiente expresión:

$$Ca = P_h - PS \quad (16)$$

Donde:

Ca : cantidad de agua (L).
 P_h : peso hidratado (kg).
 PS : peso seco (kg).

Esta fórmula presenta la ventaja de ser simple y de fácil aplicación; no obstante, su principal limitación radica en la escasez de estudios que reporten directamente el peso fresco de los árboles, lo que dificulta establecer comparaciones entre investigaciones. Por el contrario, variables como la biomasa (PS) y el contenido de humedad de los tejidos son comúnmente reportadas en estudios ecológicos y forestales, permitiendo definir el contenido de agua de forma más versátil y comparable.

Para ello, se recurrió a la fórmula estándar para calcular el contenido de humedad en los tejidos, utilizando los datos obtenidos de las muestras recolectadas en terreno. Esta fórmula es la siguiente:

$$MC = \frac{P_h - PS}{PS} \times 100 \quad (17)$$

Fuente: ASTM, 2003.

Donde:

MC : Contenido de humedad (*Moisture Content*) (%).
 P_h : Peso hidratado (kg).
 PS : peso seco (Kg).

A partir de la combinación de las Ecuaciones 16 y 17, se obtuvo la siguiente relación:

$$MC = \frac{Ca}{PS} \times 100 \quad (18)$$

Cabe señalar que, dado que el contenido de humedad se expresa en función del peso seco, esta formulación corresponde a una base seca. En consecuencia, los valores de humedad pueden superar 100 % cuando la masa de agua contenida en la muestra es mayor que su masa anhidra, sin que ello constituya un error de cálculo, de acuerdo con la convención utilizada habitualmente en estudios de madera (ASTM, 2003)

Despejando la ecuación 18 en términos de Ca, se derivó la fórmula empleada en este estudio para estimar la cantidad de agua en los tejidos:

$$Ca = PS \times \frac{MC}{100} \quad (19)$$

En este trabajo, se buscó estimar tanto la cantidad de agua presente en los árboles al momento del muestreo, realizado en primavera de 2024, como su capacidad de almacenamiento bajo una condición cercana a saturación. Por esta razón, se definieron dos versiones de la ecuación según el estado hídrico de las muestras:

$$CA_h = PS \times \frac{MC_h}{100} \quad (20)$$

$$CA_v = PS \times \frac{MC_v}{100} \quad (21)$$

Donde:

- CA_h : Contenido de Agua Hidratado, es decir, bajo saturación de agua (kg o t).
- CA_v : Contenido de Agua Verde, es decir el agua al momento de la medición (kg o t).
- MC_v : Contenido de humedad verde (%).
- MCh : Contenido de humedad hidratado (%).
- PS : Peso Seco o Biomasa (kg o t).

Las variables CA_h, CA_v y PS se expresan en kg a escala de muestra y en t ha⁻¹ al extrapolarse a hectárea. Los valores a escala de hectárea se obtuvieron a partir de los datos muestreados en parcelas, expandidos mediante el factor de expansión del inventario, correspondiente a 1,18.

Estas estimaciones de CA_h deben interpretarse como una capacidad máxima potencial, que sirven como una aproximación teórica de la cantidad de agua disponible bajo escenarios de alta disponibilidad hídrica, y no como el contenido real de agua en el bosque a lo largo del ciclo anual.

Estimación del contenido de humedad libre (CHL) en la albura del fuste

Para estimar la fracción de agua libre en la albura de *A. punctatum*, se calculó el contenido de humedad libre (CHL), entendido como el agua que se encuentra por sobre el punto de saturación de la fibra (PSF) (Tamarit-Urias & Fuentes-Salinas, 2003). El PSF corresponde al nivel en que las paredes celulares del xilema ya están saturadas de agua higroscópica y cualquier exceso comienza a acumularse en los lúmenes (Berry & Roderick, 2005). El CHL, por lo tanto, entrega una aproximación del volumen máximo de agua libre en el fuste, es decir, de aquella fracción que puede movilizarse cuando aumenta la demanda hídrica. Si bien este valor no representa de manera exacta el agua que la planta utiliza en el proceso de transpiración, su estimación es útil porque permite dimensionar la magnitud del reservorio hídrico interno y discutir su rol en la amortiguación de déficits de agua.

En este estudio no se midió directamente el contenido de humedad específico de la albura, por lo que se utilizó como referencia el valor promedio de humedad gravimétrica del fuste completo en condición verde (111,1 %) obtenido a partir del secado de muestras colectadas en el Santuario. Este valor fue calculado en base seca, por lo que porcentajes superiores a 100 % indican que la masa de agua contenida en la muestra supera a su masa anhidra, y no constituyen un error de cálculo. Para el PSF se utilizó un valor de 32,2 %, reportado por Popper et al. (2007) para *A. punctatum*. Con estos datos se estimó el CHL en la albura aplicando la fórmula:

$$CHL = PS \times \frac{MC_{alb} - PSF}{100} \quad (22)$$

Donde:

CHL : contenido de agua libre en la albura (t/ha).

PS : peso seco o biomasa de la albura (t/ha).

MC_{alb} : contenido de humedad en la albura (%).

PSF : Punto de Saturación de la Fibra (%).

La estimación del CHL se enfocó únicamente en la albura del fuste, ya que este tejido concentra la mayor parte de la conducción y almacenamiento de agua en *A. punctatum*. Aunque ramas y hojas también contienen reservas hídricas, su aporte es menor y no se incluyó debido a limitaciones metodológicas. El valor calculado representa así una aproximación conservadora del reservorio interno de agua libre en el bosque, y sirve como

base para interpretar su posible papel en la regulación hídrica frente a periodos de menor disponibilidad de agua.

Estimación comparativa de agua almacenada en formaciones arbustivas mediterráneas

En el Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés predomina una vegetación de tipo arbustiva, y únicamente bajo condiciones particulares de orientación, topografía y aporte de niebla se desarrolla el bosque de *A. punctatum* en un sector acotado del área protegida (del-Val et al., 2006). En este sentido, resulta relevante contrastar el almacenamiento de agua en la biomasa aérea de este bosque con el de zonas dominadas por vegetación arbustiva. Ante la falta de datos específicos sobre biomasa y contenido hídrico de los arbustos del Santuario, se recurrió a antecedentes disponibles para una zona ecológicamente comparable. En particular, se utilizaron los datos de biomasa aérea reportados por Pérez-Quezada et al. (2011), quienes caracterizaron un matorral mediterráneo natural en la Región de Coquimbo, bajo condiciones climáticas similares. A partir de estos antecedentes, se definieron dos escenarios representativos:

1. Arbusto promedio, basado en una biomasa aérea de $6,79 \text{ t ha}^{-1}$ y un contenido de humedad de 65,7 %, expresado en base seca, obtenido del promedio teórico esperable de las especies arbustivas del matorral mediterráneo central, reportadas por Simpson (1996) (Anexo I).
2. Arbusto denso, correspondiente al promedio más una desviación estándar de biomasa ($15,82 \text{ t ha}^{-1}$), ambos valores obtenidos del estudio de Pérez-Quezada et al. (2011), y un contenido de humedad de 95 %, valor máximo reportado por Aguado et al. (2007) para componentes leñosos vivos en matorrales mediterráneos, utilizado como aproximación para condiciones húmedas influenciadas por la niebla costera.

En ambos casos, el agua almacenada fue estimada mediante la Ecuación 21. Se declara que esta comparación no pretende representar las condiciones reales del Santuario, sino servir como una aproximación que sirva como punto de referencia para contextualizar la magnitud del almacenamiento de agua observado en *A. punctatum*.

RESULTADOS

Diseño del inventario forestal

Las parcelas, de 500 m² cada una, se distribuyeron proporcionalmente según la superficie de los cuatro parches de bosque que conformaron el área de estudio, la cual abarcó un total de 7,4 hectáreas. Esta disposición resultó en una densidad aproximada de una parcela cada 0,44 hectáreas. La intensidad de muestreo alcanzó los 1.149 m² ha⁻¹, lo que equivale al 11,5 % de la superficie total. La distribución específica de las parcelas en los parches de bosque se detalla en la Figura 5:

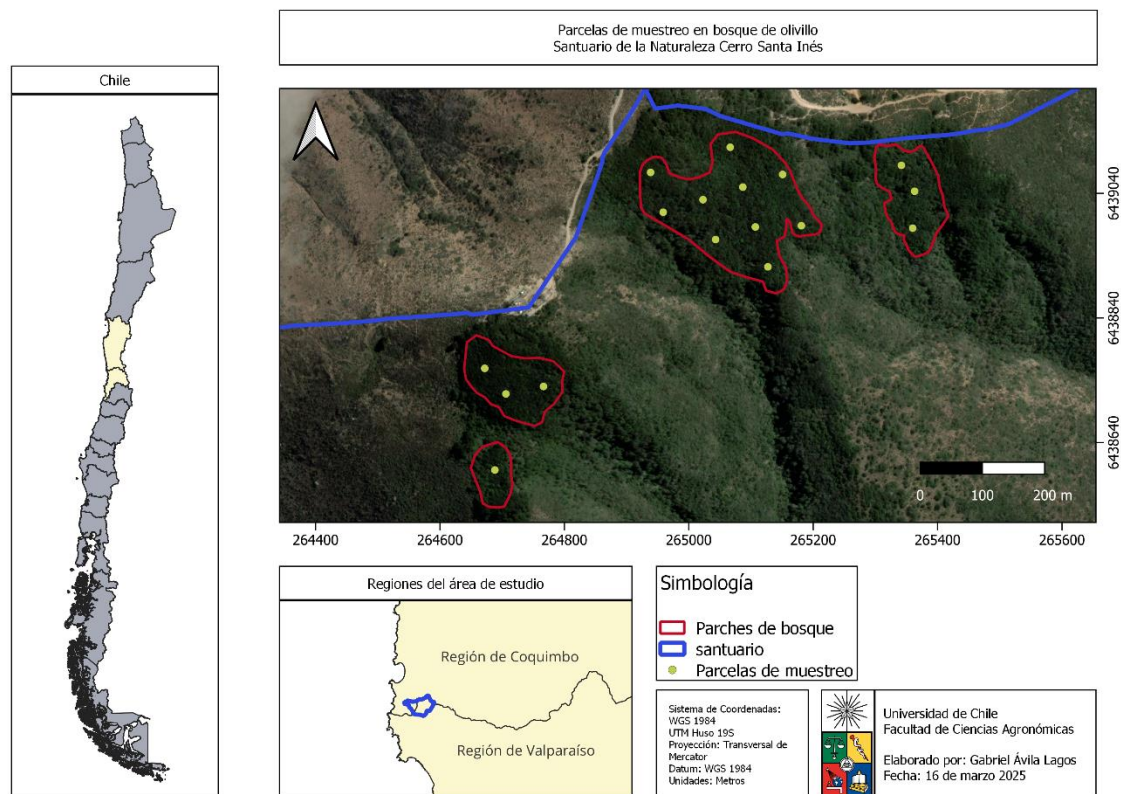


Figura 5. Distribución espacial de las parcelas del inventario forestal en el área de estudio.

Composición y estructura del bosque

El bosque de neblina del Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés presentó una marcada dominancia de *A. punctatum*, representando un 88,7 % de la abundancia total, con una

densidad de 1.664,8 individuos por hectárea, concentrando el 90,6 % del área basal total (68,4 m² ha⁻¹ sobre un total de 75,5 m² ha⁻¹).

Además de *A. punctatum*, se registró la presencia de *Myrceugenia correifolia*, la cual representó el 8,5 % de la abundancia relativa y un 4,9 % del área basal. El resto de las especies arbóreas, entre ellas *Cryptocarya alba*, *Citronella mucronata*, *Rhaphithamnus spinosus*, *Archidasphyllum excelsum*, *Lomatia dentata*, *Peumus boldus* y *Lithraea caustica*, presentaron abundancias individuales inferiores al 1,2 %, y sus contribuciones al área basal fueron marginales. En conjunto, estas especies secundarias representaron solo el 11,3 % del total de individuos y aportaron el 9,4 % del área basal del bosque.

El Cuadro 4 resume los principales indicadores de composición y estructura del bosque evaluado.

Cuadro 4. Composición y estructura del Bosque de Neblina de Cerro Santa Inés.

Especie	Abundancia (ind ha ⁻¹)	Abundancia relativa (%)	Área basal (m ² ha ⁻¹)
<i>Aextoxicon punctatum</i>	1665	88,7	68,4
<i>Myrceugenia correifolia</i>	160	8,5	4,9
<i>Cryptocarya alba</i>	22	1,2	1,1
<i>Citronella mucronata</i>	11	0,6	0,6
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	8	0,4	0,03
<i>Archidasphyllum excelsum</i>	5	0,3	0,02
<i>Lomatia dentata</i>	4	0,2	0,4
<i>Peumus boldus</i>	2	0,1	0,05
<i>Lithraea caustica</i>	1	0,1	0,01
Total	1878	100	75,5

La marcada dominancia de *A. punctatum* en la estructura del bosque, tanto en abundancia como en área basal, justificaron que los análisis estructurales se enfocaran en esta especie. De este modo, la Figura 6 presenta la distribución diamétrica de los individuos de *A. punctatum* censados en el área de estudio, lo que permitió caracterizar su patrón estructural y aportar antecedentes relevantes sobre el estado de desarrollo del rodal.

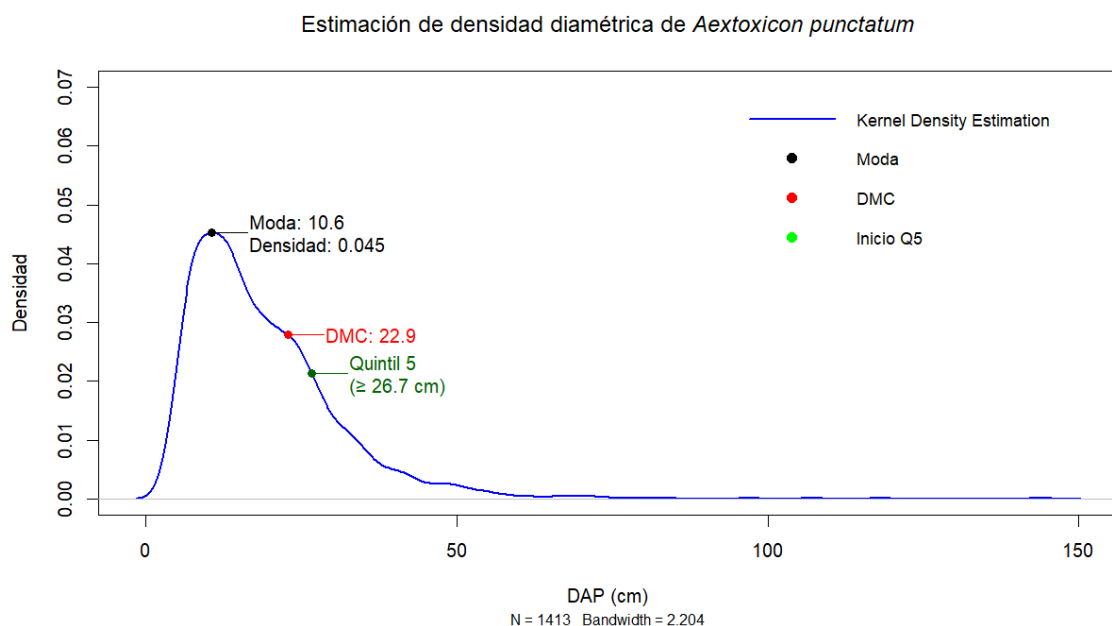


Figura 6. Distribución diamétrica de *Aextoxicon punctatum* y los puntos determinados para la selección de individuos a muestrear en el sitio de estudio. DMC: diámetro medio cuadrático.

La estimación de la densidad del diámetro a la altura del pecho (DAP) para los 1413 individuos censados de *A. punctatum* en el Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés mostró una distribución fuertemente sesgada hacia la derecha. El diámetro medio cuadrático (DMC), que pondera los DAP según su contribución al área basal, fue de 22,9 cm. La moda de la distribución fue de 10,6 cm, lo que indica que la mayoría de los árboles presentaron diámetros reducidos. También se registró un número reducido de individuos con DAP superiores a los 100 cm, los cuales, aunque escasos, influyeron significativamente en el valor del DMC.

Diferenciación entre albura y duramen

Los ensayos exploratorios de tinción química aplicados en tarugos frescos de *A. punctatum* revelaron distintas reacciones según el reactivo utilizado. Los resultados obtenidos fueron los siguientes:

- a) Naranja de metilo: produjo una tinción traslúcida de color anaranjado-amarillento a lo largo de todo el tarugo. No se evidenciaron zonas diferenciadas.
- b) Cloruro férrico: generó una tinción opaca, de una tonalidad oscura, a lo largo de todo el tarugo. No se evidenciaron zonas diferenciadas.
- c) Lugol (yodo-yoduro de potasio): provocó una tinción traslúcida de color café en todo el tarugo, con una reacción más intensa en la zona periférica, la cual presentó una

tonalidad más oscura. En contraste, la región central mostró una coloración más tenue.

Relación observada entre DAP y longitud de albura

Se observó una relación positiva entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la longitud radial de la albura en *A. punctatum*. El modelo lineal ajustado explicó un 76,4 % de la variación ($R^2 = 0,76$), mientras que un modelo exponencial negativo presentó un ajuste levemente superior, con un R^2 de 0,78 (Figura 7). Si bien la diferencia en el ajuste fue pequeña, se optó por el modelo exponencial negativo por ser más coherente con lo descrito en la literatura, que indica que en árboles maduros la albura tiende a estabilizarse, manteniendo un espesor relativamente constante a medida que el duramen se desarrolla hacia el centro del fuste (Gartner, 1995; Bamber, 1987). Este modelo fue, por tanto, el empleado en los cálculos posteriores de este estudio.

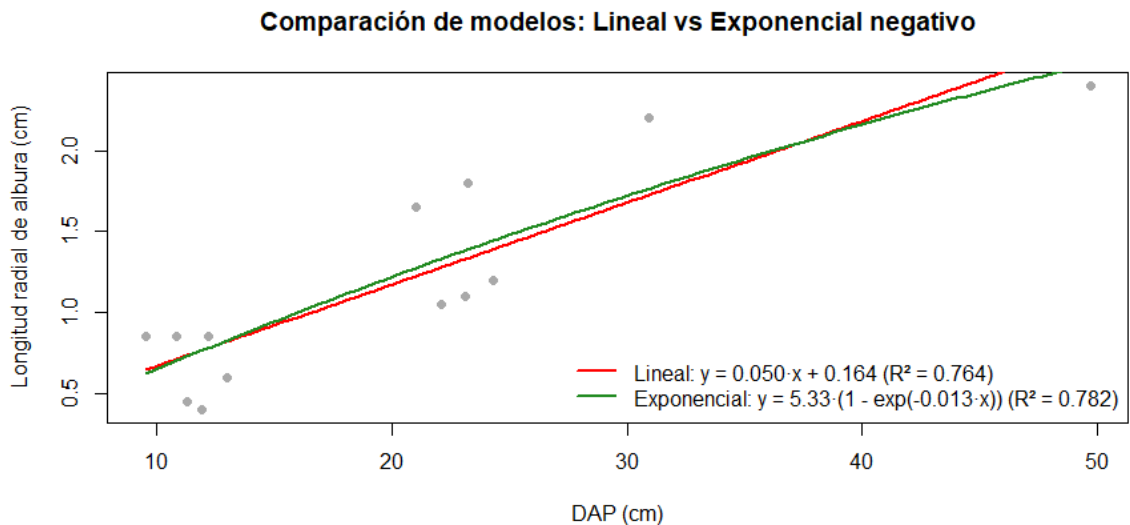


Figura 7. Comparativa entre el modelo lineal y el modelo exponencial negativo, para la relación entre el DAP y la longitud de albura en *A. punctatum*.

En el rango de individuos con DAP entre 10 y 15 cm, se observaron longitudes de albura relativamente bajas en proporción al área total del fuste, lo que contrastó con lo esperado para árboles jóvenes, en los cuales se esperaría que predominara en el fuste la albura activa. Este patrón fue registrado en varios individuos dentro del inventario, y se consideró relevante para su análisis posterior.

Análisis complementario: estimación de la edad mediante dendrocronología

El análisis dendrocronológico (Figura 8) mostró una relación lineal positiva entre el DAP y la edad de los individuos de *A. punctatum*, con un ajuste moderado de la regresión $R^2 = 0,33$,

lo que indica que el DAP explica solo parte de la variación en edad y que coexisten individuos longevos con diámetros relativamente pequeños. Se observan individuos de 12 a 15 cm de DAP con más de 70 años, y ejemplares de más de 100 años con diámetros menores a 25 cm.

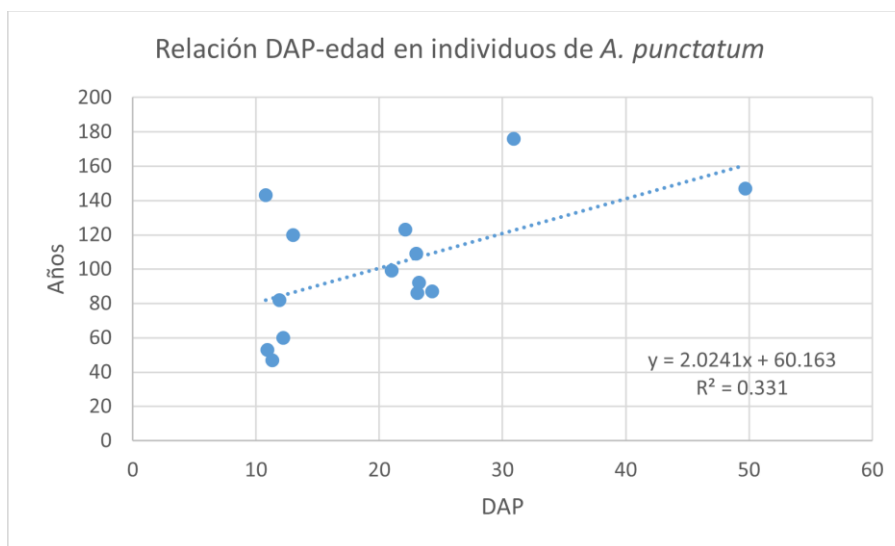


Figura 8. Relación entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la edad de individuos de *A. punctatum* obtenida a partir de un análisis dendrocronológico complementario en el Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés.

Determinar el peso seco aéreo de *Aextoxicon punctatum* en el área de estudio

Según lo presentado en el Cuadro 5, la biomasa aérea de *A. punctatum* en el área de estudio alcanzó un total de 410,7 t ha⁻¹, lo que equivale a 3039,2 toneladas en la superficie total muestreada (7,4 ha). Del total por hectárea, el componente de mayor contribución fue el fuste con 321,3 t ha⁻¹, seguido por las ramas (66,7 t ha⁻¹) y las hojas (22,7 t ha⁻¹). Dentro del fuste, el duramen representó la mayor proporción con 169,1 t ha⁻¹, mientras que la albura y la corteza aportaron 136,5 y 15,7 t ha⁻¹ respectivamente.

Cuadro 5. Biomasa sobre el suelo de *A. punctatum* a nivel de hectárea y sitio de estudio, desagregado por los principales componentes del árbol.

	Peso seco	
	t ha ⁻¹	t 7,4 ha ⁻¹
hojas	22,7	168
ramas	66,7	493,6
fuste	321,3	2377,6
Principales componentes del fuste		
corteza	15,7	116,2
albura	136,5	1010,1
duramen	169,1	1251,3
Biomasa total	410,7	3039,2

Estimar el almacenamiento de agua en la parte aérea de *Aextoxicon punctatum*

Estimación del porcentaje de humedad en los tejidos del árbol

Se determinaron los porcentajes de humedad en distintos componentes del árbol en dos condiciones: hidratado y verde. En este estudio, “verde” corresponde al estado del tejido al momento de la extracción de la muestra. Los valores se presentan en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Contenido de humedad porcentual en los distintos componentes del árbol bajo condición hidratada y verde.

	Hidratado	Verde
	%	%
Principales componentes del árbol		
hojas	150,8	141
ramas	141,9	138,3
fuste	140,1	111,1
Principales componentes del fuste		
corteza	115,4	-
albura	148,8	-
duramen	137	-

En cuanto a los tejidos hidratados, considerando los principales elementos del árbol, las hojas son los que presentan mayor porcentaje de humedad (150,8 %), seguido de las ramas (141,9 %), y con un menor porcentaje el fuste (140,1 %). Dentro del fuste, el elemento que posee un mayor porcentaje de humedad corresponde a la albura (148,8 %), seguido del duramen (137 %) y finalmente la corteza (115,4 %).

En cuanto a los tejidos verdes, se mantuvo el mismo orden en la capacidad de almacenamiento de agua observado en la condición hidratada: las hojas concentraron el mayor contenido (141 %), seguidas por las ramas (138,3 %) y finalmente el fuste (111,1 %). En este último caso no se realizó una diferenciación entre albura, duramen y corteza, ya que al momento de extraer los tarugos no se tenía certeza de que los productos químicos utilizados permitieran distinguir con precisión entre los distintos tipos de tejido (fue comprobado en laboratorio al analizar los datos).

Estimación del contenido de agua en el bosque bajo condición hidratada

La estimación del contenido de agua en el bosque bajo condición hidratada se calculó a partir de la biomasa seca y del contenido de humedad gravimétrica de cada componente, según la ecuación 20. Los resultados obtenidos representaron el volumen total de agua que podría ser almacenado en la biomasa aérea del bosque bajo condiciones teóricas de saturación (Cuadro 7). Esta estimación, proyectada por hectárea, se expresó en toneladas de agua (equivalentes a metros cúbicos), y en milímetros sobre el perfil vertical del suelo, lo que permitió interpretar su magnitud en el contexto del funcionamiento hidrológico del ecosistema.

Bajo condición hidratada, la biomasa aérea del bosque de *A. punctatum* presentó una capacidad de almacenamiento de 581,8 t ha⁻¹, equivalente a 4305 t en el área muestreada y a 58,2 mm de perfil vertical de agua. La mayor parte de esta reserva se concentró en el fuste, que aportó el 77,5 % del total, mientras que ramas y hojas representaron proporciones considerablemente menores, con 16,3 % y 5,9 %, respectivamente. Dentro del fuste, el duramen y la albura concentraron la mayor parte del agua almacenada, con 51,2 % y 44,8 % del total del fuste, respectivamente, mientras que la corteza representó una fracción reducida, correspondiente al 4 %.

Cuadro 7. Capacidad de almacenamiento de agua bajo condición hidratada (CA_h), en la biomasa aérea de *Aextoxicon punctatum*, desagregada por componente estructural.

	Agua almacenada		Agua equivalente
	(t ha ⁻¹)	(t 7,4 ha ⁻¹)	perfil vertical (mm)
<i>A. punctatum</i> con DAP > 5cm			
CA _h árbol	581,8	4305	58,2
Principales componentes del árbol			
CA _h hojas	34,3	253,5	3,4
CA _h ramas	94,6	699,7	9,5
CA _h fuste	452,9	3351,8	45,3
Componentes del fuste			
CA _h corteza	18,2	134,3	1,8
CA _h albura	203,1	1503,2	20,3
CA _h duramen	231,7	1714,3	23,1

Bajo condición hidratada, la biomasa aérea del bosque de *A. punctatum* presentó una capacidad de almacenamiento de 581,8 t ha⁻¹, equivalente a 4305 t en el área muestreada y a 58,2 mm de perfil vertical de agua. La mayor parte de esta reserva se concentró en el fuste, que aportó el 77,5 % del total, mientras que ramas y hojas representaron proporciones considerablemente menores, con 16,3 % y 5,9 %, respectivamente. Dentro del fuste, el duramen y la albura concentraron la mayor parte del agua almacenada, con 51,2 % y 44,8 % del total del fuste, respectivamente, mientras que la corteza representó una fracción reducida, correspondiente al 4 %.

Estimación del contenido de agua en el bosque bajo condición verde

Se estimó la cantidad de agua verde, entendida como el agua almacenada en la biomasa aérea medida en terreno durante la primavera de 2024, considerando tanto la proyección a una hectárea como al área de estudio (7,4 ha). Los resultados se presentan en el Cuadro 8.

Cuadro 8. Capacidad de almacenamiento de agua bajo condición verde (CA_v), en la biomasa aérea de *Aextoxicon punctatum*, desagregada por componente estructural.

	Agua verde almacenada		Agua equivalente perfil vertical
	(t ha ⁻¹)	(t 7,4 ha ⁻¹)	(mm)
<i>A. punctatum</i> con DAP > 5cm			
CA _v árbol	480,6	3556,1	48,1
Principales componentes del árbol			
CA _v hojas	31,9	236,2	3,2
CA _v ramas	91,8	679,1	9,2
CA _v fuste	356,9	2640,8	35,7

Bajo condición verde, la biomasa aérea del bosque de *A. punctatum* presentó una capacidad de almacenamiento de agua de 480,6 t ha⁻¹, equivalente a 3556,1 t en el área muestreada y a 48,1 mm de perfil vertical de agua. Al igual que bajo condición hidratada, el fuste concentró la mayor parte de esta reserva, aportando el 74,3 % del total, mientras que las ramas y hojas representaron fracciones menores, con 19,1 % y 6,6 %, respectivamente

Contenido de humedad libre en la albura

En condición verde, el fuste de *A. punctatum* almacenó 356,9 t ha⁻¹ de agua, equivalentes a 35,7 mm sobre el perfil vertical. Para estimar el aporte de la albura se asumió de manera conservadora un 111 % de humedad, valor medido en el tarugo completo (albura + duramen), por lo que probablemente subestima el contenido real de la albura. Con este supuesto, la albura aportaría 151,6 t ha⁻¹ (15,2 mm), y a partir de ese valor el contenido de humedad libre (CHL), entendido como el agua por sobre el punto de saturación de la fibra, se estimó en 107,6 t ha⁻¹ (10,8 mm). Estas cifras corresponden al muestreo de primavera de 2024 y refieren al agua alojada en los lúmenes del xilema.

Estimación teórica del almacenamiento de agua en la biomasa aérea en matorrales mediterráneos

De acuerdo con lo descrito en la sección de Metodología, estos resultados corresponden a una primera aproximación teórica de valores esperables, construida a partir de antecedentes de biomasa aérea y contenido de humedad de matorrales mediterráneos reportados en la literatura, por lo que no constituyen mediciones directas de este estudio. Esta aproximación indica que el bosque de *A. punctatum* almacenó 480,6 t ha⁻¹ de agua en su biomasa aérea, equivalentes a 48,1 mm de agua en la columna vertical. En comparación, el escenario de arbusto promedio presentó un almacenamiento de 4,46 t ha⁻¹ de agua, que corresponden a

0,45 mm, mientras que el escenario de arbusto denso alcanzó 15,03 t ha⁻¹, es decir 1,50 mm de agua almacenada en la biomasa aérea (Figura 9).

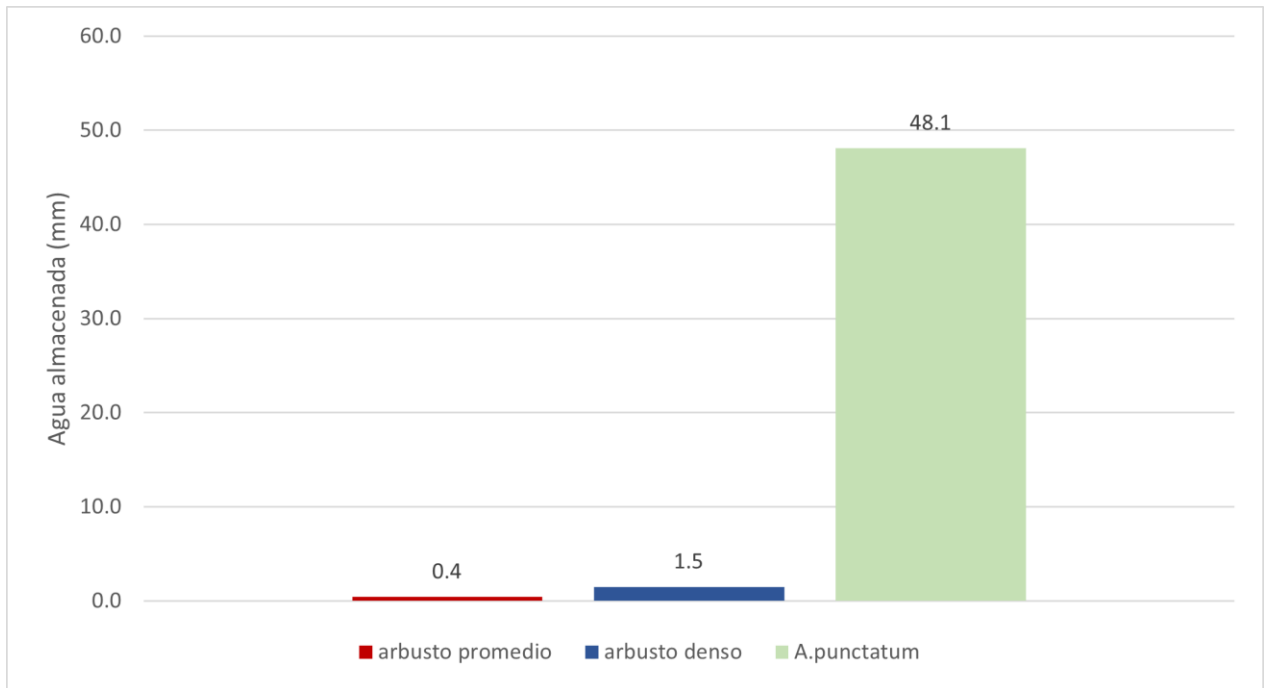


Figura 9. Comparación del almacenamiento de agua verde (mm) en la biomasa aérea entre el bosque de *Aextoxicon punctatum* estimado en este estudio y dos escenarios teóricos de matorral mediterráneo, contruidos a partir de biomasa aérea reportada por Pérez-Quezada et al. (2011) y contenidos de humedad tomados de Simpson (1996) y Aguado et al. (2007).

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio evidencian que, bajo condición verde en primavera de 2024, el bosque relicto de *A. punctatum* en el Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés almacena en su biomasa aérea 480,6 t ha⁻¹ de agua, un valor elevado considerando el contexto semiárido en que se encuentra. A partir de este hallazgo, la discusión se organiza en función de los objetivos del estudio. En primer lugar, se aborda la composición y estructura del rodal, destacando su condición de monodominancia y la dinámica sucesional que caracteriza a la especie en este sitio. Posteriormente, se examina el almacenamiento hídrico, tanto en términos de magnitud total como en relación con la fracción de agua libre en la albura (CHL), considerada aquí como una aproximación al reservorio potencialmente movilizable durante periodos de alta demanda hídrica. Finalmente, se contrasta este almacenamiento con el estimado para la matriz arbustiva circundante, destacando el rol del bosque como reservorio de agua y soporte de biodiversidad.

Los resultados muestran que: 1) el rodal de *A. punctatum* presenta una estructura monodominante, dominado por individuos adultos de bajo diámetro que condicionan la proporción relativa de albura y duramen; 2) el almacenamiento hídrico en la biomasa aérea alcanzó 480,6 t ha⁻¹ de agua (48,1 mm), y una estimación del agua libre en la albura de 10,8 mm, lo cual entrega una primera aproximación al potencial del fuste como reservorio dinámico 3) el almacenamiento hídrico en la biomasa aérea presenta un contraste con la matriz arbustiva mediterránea circundante, lo cual resalta el rol del bosque como reservorio hídrico y soporte a la biodiversidad local. Estos hallazgos permiten comprender la importancia ecohidrológica de *A. punctatum* en ambientes semiáridos y serán discutidos en los siguientes apartados: a) Estructura y dinámica del rodal, b) Almacenamiento hídrico y agua libre en la albura, y c) Rol del almacenamiento hídrico como soporte de biodiversidad y resiliencia ecosistémica.

Estructura y dinámica del rodal

Respecto a la composición y estructura del sitio de estudio (Cuadro 4), se observó una dominancia de *A. punctatum*, que alcanzó un 88,7 % de la abundancia relativa, y un 90,6 % del área basal, lo cual confirma la condición de monodominancia, entendida como aquella en la que, dentro de un mismo sector, una sola especie representa más del 60 % de los individuos con DAP mayores a 10 cm y/o con más del 60 % del área basal (Connell & Lowman, 1989). Este tipo de estructura es característica de poblaciones de *A. punctatum* en bosques relictos dependientes de niebla en zonas semiáridas de Chile (del-Val et al., 2006). Para profundizar en este aspecto, se estimó la biomasa aérea del rodal.

La biomasa aérea estimada en este estudio (Cuadro 5), equivalente a $410,7 \text{ t ha}^{-1}$, se ubica muy por encima de los valores reportados para bosques mediterráneos de la zona central, donde la biomasa aérea viva alcanza en promedio 58 t ha^{-1} (Ministerio del Medio Ambiente [MMA] y ONU Medio Ambiente, 2020), y dentro de rangos comparables a los observados en bosques siempreverdes del sur de Chile, como los del Parque Tantauco en Chiloé, donde se registraron hasta $379,4 \text{ t ha}^{-1}$ al excluir valores extremos (Pérez-Quezada et al., 2015). Estos resultados sugieren una estructura forestal desarrollada y una alta capacidad de acumulación de biomasa, a pesar de la ubicación del rodal en el límite norte de la distribución de la especie y de su régimen hídrico estacional. Bajo este escenario, la niebla costera cumple un papel clave, al aportar agua adicional mediante la intercepción del dosel y el goteo al suelo, lo que permite la persistencia de estos bosques en un clima semiárido donde la precipitación por sí sola sería insuficiente para sostenerlos (del-Val et al., 2006).

Retomando el análisis de estructura, en la Figura 6 la distribución diamétrica del rodal presentó un marcado sesgo hacia árboles de diámetros pequeños, con una moda en el DAP 10,6 cm. Tanto las observaciones en terreno como la distribución diamétrica sugieren que los rodales se encuentran en la fase de Exclusión de Fustes descrita por Oliver y Larson (1996), caracterizada por un dosel cerrado, intensa competencia y la supresión de los individuos menos vigorosos.

Un hallazgo relevante fue la relación entre DAP y longitud de albura (Figura 7). Bajo términos generales, en árboles jóvenes, se espera que el duramen en el fuste sea inexistente o reducido, y predomine la albura (Bamber, 1987), sin embargo, en el sitio de estudio, se observan individuos de DAP pequeño con una fracción considerable de duramen. Esto plantea la hipótesis de que el bajo DAP no responde a una corta edad, sino a un crecimiento radial lento y a una edad fisiológica avanzada, dado que la formación de duramen se asocia más a la edad del cambium que al tamaño del árbol (Gartner, 1995).

Esta hipótesis motivó la realización de un análisis dendrocronológico complementario sobre tarugos extraídos en el área de estudio, con el objetivo de contrastar la interpretación estructural previa. Los resultados (Figura 8) muestran una relación lineal positiva entre DAP y edad, con un coeficiente de determinación R^2 igual a 0,33. Esto indica que el DAP captura parte de la variación en edad, aunque no la explica por completo. Algunos individuos con apenas 12 a 15 cm de DAP superan los 70 años y se registraron ejemplares de más de 100 años con diámetros menores a 25 cm. Estos datos evidencian la presencia de árboles muy longevos con diámetros relativamente pequeños, lo que es coherente con un crecimiento radial lento.

El patrón descrito resulta relevante, ya que condiciona la proporción relativa de albura y duramen en el rodal. La albura, a diferencia del duramen, constituye el único tejido activo en conducción y almacenamiento de agua, manteniendo un mayor contenido hídrico y siendo esencial para los procesos fisiológicos del árbol (Bamber, 1987; Gartner, 1995). En consecuencia, la distribución de edades y el crecimiento lento característicos de *A. punctatum* dentro de este bosque, determinan no solo la estructura del bosque, sino también la fracción de biomasa efectivamente involucrada en la regulación del balance hídrico del ecosistema.

Almacenamiento hídrico y agua libre en la albura

El contenido de humedad verde observado en *A. punctatum* (Cuadro 6) alcanzó un 111,1 %, superando en un 20,1 % el valor estimado teóricamente por Simpson (1996) de 91 % para una madera de densidad básica similar, según se presenta en el Anexo II. Aunque elevado, este resultado puede atribuirse a las condiciones del muestreo, realizado en primavera y en un ambiente influenciado por la niebla costera. Aun así, se mantiene dentro de los rangos posibles para la madera, que en este estudio se estimaron en 141,9 %, mientras que el modelo teórico de Simpson proyectó 145,2 % (Anexo II). Estos límites se relacionan directamente con la densidad de la madera, especies menos densas suelen retener más agua; aunque la relación no es estrictamente lineal, existe una correlación clara entre ambas variables (Simpson, 1996).

En términos de densidad, *A. punctatum* ($0,47 \text{ g cm}^{-3}$), se asemeja a especies como *Persea lingue* (0,5) y *Nothofagus alpina* (0,49). Es más densa que *Gevuina avellana* (0,35) y *Drimys winteri* (0,39), que alcanzan contenidos de humedad máximos de 219 y 192 %, respectivamente, y menos densa que *Amomyrtus luma* (1,05), con un máximo de apenas 27,7 % (Simpson, 1996). En este sentido, el contenido de humedad verde (MCv) observado para *A. punctatum*, aunque elevado, resulta coherente con su densidad y anatomía.

El valor elevado de biomasa ($410,7 \text{ t ha}^{-1}$) y el alto MCv observado (111,1 %) se tradujeron en $356,9 \text{ t ha}^{-1}$ de agua almacenada en el fuste y $480,6 \text{ t ha}^{-1}$ en la biomasa aérea total. Al comparar estos valores con el escenario hidratado, el cual se estimó en $581,8 \text{ t ha}^{-1}$ (Cuadro 7), se observa un margen potencial de $101,2 \text{ t ha}^{-1}$ ($\approx 10,1 \text{ mm}$), los cuales podrían recargarse tras condiciones hídricas favorables, como lo son eventos de precipitación o aumento en la presencia e intensidad de la neblina.

Del total de agua almacenada en la biomasa aérea en condición verde ($480,6 \text{ t ha}^{-1}$), un 74 % se concentró en el fuste, equivalente a $356,9 \text{ t ha}^{-1}$. Dentro de este, el contenido de agua en la albura se estimó de manera conservadora, considerando únicamente un 111,1 % de humedad verde, alcanzando $151,6 \text{ t ha}^{-1}$. De esta cantidad, $107,6 \text{ t ha}^{-1}$ ($10,8 \text{ mm}$) corresponden a contenido hídrico libre (CHL), es decir, el agua que se encuentra por sobre el PSF de referencia. Este valor se tomó de literatura para esta especie y no fue medido directamente en terreno, por lo que la estimación de $10,8 \text{ mm}$ debe entenderse como un escenario de cálculo coherente con el PSF de referencia adoptado y como orden de magnitud del reservorio de agua potencialmente movilizable.

Para entender la importancia de esta agua potencialmente movilizable, el valor de $10,8 \text{ mm}$ de CHL en la albura se comparó de manera exploratoria con factores de transpiración. Como actualmente no se dispone de mediciones directas en el sitio de estudio, se recurrió a antecedentes de bosques laurifolios de niebla en Tenerife (España), donde se han reportado tasas promedio de entre $0,8$ y $1,7 \text{ mm día}^{-1}$ (Jiménez et al., 1996; Jiménez et al., 1999; Anexo III), en condiciones climáticas comparables y con densidades de madera semejantes a las de *A. punctatum* ($\approx 0,40\text{-}0,55 \text{ g cm}^{-3}$). Bajo este escenario exploratorio, y suponiendo que la

albura aporta entre un 10 y un 50 % del flujo diario de agua (Holbrook, 1995; Goldstein et al., 1998; Preisler et al., 2021), esta reserva podría sostener la transpiración entre 12,7 y 26,9 días (con un uso del 50 %) o bien entre 63,3 y 134,5 días (con un uso del 10 %). Aunque se trata de una estimación simplificada, permite dimensionar el orden de magnitud del reservorio y respalda la idea de que la albura actúa como un depósito dinámico. Este rango incluso podría extenderse si se considera la recarga nocturna del fuste.

Estas cifras deben leerse como una aproximación ecohidrológica, ya que la transpiración real depende de la estructura del rodal y de la dinámica hidráulica del xilema. Para afinar estas estimaciones será necesario complementar con mediciones de tasas de transpiración, recarga diaria y del uso interno del fuste, además de determinar la fracción de agua efectivamente utilizable dentro del CHL mediante parámetros fisiológicos como el punto de pérdida de turgencia y la vulnerabilidad a la cavitación (Choat et al., 2018; Lenz, Wright, & Westoby, 2006). En este marco, el CHL debe entenderse como un valor máximo de agua libre en la albura y no como agua directamente disponible para la transpiración, pues el agua sobre el PSF señala solo un límite físico y puede verse restringida por las propiedades del xilema (Berry & Roderick, 2005; Popper, Niemz, & Eberle, 2007). Aun así, la estimación de 10,8 mm de agua libre es significativa porque dimensiona un reservorio interno con un rol estabilizador, capaz de amortiguar déficits hídricos y contribuir al mantenimiento de la transpiración durante periodos de escasez (Adams et al., 2009).

En la revisión de antecedentes no se encontraron registros directamente comparables sobre el almacenamiento hídrico en la biomasa aérea de bosques relictos con características similares a las de *A. punctatum*. Incluso al ampliar la búsqueda hacia otros ecosistemas, la información disponible sigue siendo limitada: se han reportado 94 t ha⁻¹ en un bosque templado de *Pinus sylvestris* en Bélgica (Urban et al., 2015), apenas 14,3 t ha⁻¹ en formaciones áridas de *Prosopis* en Baja California (Rundel et al., 2014) y hasta 267,9 t ha⁻¹ en la albura de *Pseudotsuga menziesii* en Oregón (Waring & Running, 1978). Frente a este rango, el valor obtenido para *A. punctatum* (480,6 t ha⁻¹; $\approx 48,1$ mm) destaca por su magnitud, situándose en niveles altos para un bosque relictos en un contexto semiárido.

Es importante explicitar las principales limitaciones y supuestos asociados a las estimaciones de biomasa y agua almacenada. La biomasa del fuste se estimó a partir de una ecuación alométrica general, no calibrada específicamente para *A. punctatum*, su uso supone que la relación entre diámetro, altura y biomasa en este bosque es comparable a la de las especies a las cuales fue desarrollada. A esto se suma, que no se realizó un cálculo de incertidumbre asociada al modelo diámetro-altura, a las estimaciones de contenido de humedad verde, por lo tanto, estas estimaciones deben entenderse principalmente como órdenes de magnitud y rangos plausibles, más que como valores puntuales exactos a escala de rodal. Además, el contenido de agua se estimó a partir de muestras extraídas a la altura específica del fuste (altura de DAP), teniendo como supuesto una humedad homogénea a lo largo del fuste, cuando en realidad podrían existir gradientes internos que no fueron caracterizados, aspecto que contribuye a una limitación del estudio.

Rol del almacenamiento hídrico como soporte de biodiversidad y resiliencia ecosistémica

El almacenamiento hídrico del bosque de *A. punctatum* alcanzó 48,1 mm (Figura 9), equivalente a casi un tercio de la precipitación anual registrada en el sitio (130 mm). En comparación, la matriz arbustiva mediterránea circundante se estimó en apenas 0,4 y 1,5 mm, valores que no corresponden a mediciones en terreno, pero que permiten dimensionar el papel del bosque como principal reservorio vivo de agua en el paisaje. Pese a las incertidumbres asociadas a la diferencia en composición de especies, estado de degradación y edad de los matorrales, la diferencia observada sugiere que en el bosque de *A. punctatum* concentra la fracción dominante de almacenamiento hídrico del paisaje.

A partir de esta diferencia en el almacenamiento hídrico, el bosque adquiere un rol regulador del microclima, al mantener mayor humedad relativa y menores déficits de presión de vapor en el dosel y el sotobosque, lo que atenúa la sequedad tanto a escala diaria como estacional (Dawson, 1998; McLaughlin et al., 2017). El agua contenida en la albura y el fuste actúa como una reserva funcional que puede movilizarse en momentos de alta demanda evaporativa o de baja disponibilidad edáfica, estabilizando transitoriamente el balance hídrico de los árboles (Meinzer et al., 2009). En relictos de olivillo, este efecto se ve reforzado por la intercepción recurrente de niebla por el dosel, que aporta volúmenes adicionales capaces de recargar las reservas internas y sostener el funcionamiento del bosque en un ambiente semiárido (del-Val et al., 2006; Squeo et al., 2004a). Este aporte no solo mantiene la fisiología de los árboles, sino que también influye en el balance hídrico del mosaico de vegetación, generando gradientes de humedad que pueden extenderse hacia la matriz arbustiva circundante más seca, favoreciendo la disponibilidad de humedad y regulando el microclima (Meinzer et al., 2009; McLaughlin et al., 2017).

Según del-Val et al. (2006), el mantenimiento de un dosel activo de *A. punctatum* durante la estación seca genera microclimas con menor temperatura y mayor humedad relativa en el sotobosque, lo que favorece la presencia de epífitas, musgos, helechos, líquenes y otras plantas sensibles a la desecación. Estos autores también señalan que el olivillo, como especie dominante, favorece la regeneración de otras especies leñosas bajo su cobertura y actúa como un núcleo de diversidad vegetal. En escenarios de estrés hídrico extremo, como olas de calor o sequías prolongadas, esta función se ve reforzada por el agua almacenada en los tejidos conductores, que retrasa la pérdida de follaje y disminuye el riesgo de cavitación (Choat et al., 2018; Adams et al., 2009). De este modo, los bosques relictos bajo influencia de niebla que conforma esta especie pueden sostener condiciones microclimáticas húmedas incluso en periodos críticos, favoreciendo la persistencia de especies sensibles a la sequía y contribuyendo a la conectividad ecológica en paisajes fragmentados (Keppel et al., 2012; McLaughlin et al., 2017). Sobre esta base, es razonable inferir que la humedad estable en el sotobosque, junto con la estructura y recursos que provee el dosel, también podría beneficiar a invertebrados, anfibios y microorganismos del suelo, sustentando procesos como la descomposición y el reciclaje de nutrientes, así como ofrecer recursos críticos para aves, mamíferos e insectos polinizadores durante la estación seca.

La capacidad de *A. punctatum* para sostener su balance hídrico depende en gran medida del aporte recurrente de la niebla costera, cuya frecuencia e intensidad influyen directamente en el rendimiento funcional del dosel y en la persistencia de estos bosques en paisajes mediterráneos costeros (del-Val et al., 2006). Una reducción en este aporte, bajo escenarios de cambio climático, podría comprometer la hidratación del dosel y aumentar la vulnerabilidad de las especies asociadas. Conservar estos relictos implica proteger no solo su estructura forestal y composición, sino también los procesos microclimáticos e hidrológicos que sostienen su balance hídrico, incluyendo la interceptación de humedad atmosférica y la atenuación de las condiciones secas en el sotobosque. Dada la marcada diferencia en almacenamiento de agua respecto a la matriz arbustiva circundante, su pérdida significaría reemplazar un reservorio hídrico clave por formaciones de mucho menor capacidad, con efectos potencialmente negativos sobre la biodiversidad y la resiliencia del paisaje.

La capacidad de *A. punctatum* para sostener su balance hídrico depende en gran medida del aporte recurrente de la niebla costera, cuya frecuencia e intensidad influyen directamente en el rendimiento funcional del dosel y en la persistencia de estos bosques en paisajes mediterráneos costeros (del-Val et al., 2006). En bosques dependientes de niebla del centro-norte de Chile, la disponibilidad de este aporte atmosférico se ha relacionado con variaciones en la temperatura superficial del mar, la subsidencia y la intensidad de la inversión térmica, mientras que estudios recientes para la costa chilena muestran que la niebla y las nubes bajas presentan una marcada variabilidad espacial, estacional e interanual, con respuestas distintas entre zonas áridas, semiáridas y mediterráneas (Garreaud et al., 2008; Espinoza et al., 2024). Bajo este contexto, una reducción de este aporte bajo escenarios de cambio climático podría comprometer la hidratación del dosel, disminuir la capacidad del bosque para mantener condiciones microclimáticas más estables en el sotobosque y, con ello, aumentar la vulnerabilidad de las especies asociadas. Por ello, la magnitud del almacenamiento hídrico estimado en *A. punctatum* resulta relevante, ya que permite dimensionar una reserva interna que podría contribuir a amortiguar periodos de menor aporte hídrico atmosférico. Conservar estos relictos implica proteger no solo su estructura forestal y composición, sino también los procesos microclimáticos e hidrológicos que sostienen su balance hídrico. Dada la marcada diferencia en almacenamiento de agua respecto a la matriz arbustiva circundante, su pérdida significaría reemplazar un reservorio hídrico clave por formaciones de mucho menor capacidad, con efectos potencialmente negativos sobre la biodiversidad y la resiliencia del paisaje.

Sugerencias y recomendaciones

Se recomienda implementar un programa de monitoreo anual, dado que el agua almacenada en la biomasa aérea varía entre años y puede condicionar la disponibilidad hídrica en momentos críticos (Choat et al., 2018; Adams et al., 2009). En este estudio, el contenido de humedad libre en el fuste (CHL) se estimó a partir de la diferencia entre el contenido hídrico estimado en el fuste en condición verde y el punto de saturación de la fibra (PSF), empleando para este último un valor constante reportado por Popper et al. (2007). Para futuros estudios se recomienda determinar el PSF localmente para mejorar la exactitud en las estimaciones.

Por otra parte, el CHL representa una aproximación de la fracción potencialmente utilizable por el árbol para procesos fisiológicos, pero no determina con exactitud qué porción se usa efectivamente, ya que ello depende de propiedades fisiológicas y del estado hídrico. En consecuencia, se sugiere la construcción de curvas presión-volumen para estimar parámetros como el punto de pérdida de turgencia y acotar la fracción fisiológicamente utilizable (Lenz, Wright, & Westoby, 2006). Asimismo, mediciones de flujo de savia aportarían registros continuos y no destructivos para validar en qué medida la humedad libre de la albura se moviliza durante periodos de alta demanda.

En particular, resulta prioritario avanzar hacia mediciones directas de las tasas de transpiración de *A. punctatum*, del porcentaje de agua movilizada desde la albura en relación con el flujo diario y de la capacidad de recarga nocturna del fuste. Estos antecedentes permitirían traducir el CHL (10,8 mm) en términos de la duración y relevancia del buffer hídrico, mejorando así la comprensión de su importancia fisiológica y ecohidrológica. Asimismo, sería relevante complementar estas mediciones con monitoreos de niebla costera y variables atmosféricas asociadas, con el fin de evaluar cómo la variabilidad de este aporte hídrico influye sobre la magnitud y dinámica de las reservas internas de agua, y fortalecer así la evaluación de la vulnerabilidad del bosque frente a cambios futuros en la disponibilidad hídrica.

En el ámbito de la conservación y gestión, se propone incorporar el almacenamiento hídrico como un indicador ecológico dentro de la planificación y el monitoreo. En la práctica, esto significa utilizar el “agua verde” como una medida de referencia del estado y la resiliencia de los ecosistemas, integrándola en la priorización de áreas a conservar o restaurar. De esta manera, se reconoce que estos bosques no solo sostienen biodiversidad, sino que también funcionan como reservorios vivos de agua en paisajes cada vez más secos, alineándose con los esfuerzos internacionales por resguardar este componente crítico de los límites planetarios (Richardson et al., 2023).

CONCLUSIONES

El presente estudio cuantificó el almacenamiento hídrico en la biomasa aérea de *A. punctatum* en el bosque relicto del Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés, registrándose un total de 480,6 t ha⁻¹ de agua en condición verde, equivalentes a 48,1 mm en el perfil vertical. Este volumen, concentrado principalmente en el fuste, constituye un reservorio de magnitud considerable, equivalente a cerca de un tercio de la precipitación anual del sitio. Esta proporción dimensiona la relevancia ecohidrológica del bosque, al poner en evidencia su capacidad de almacenar agua en un ambiente semiárido influenciado por la niebla costera.

Se caracterizó la composición y estructura del bosque, confirmando su condición monodominante, con un 88,7 % de los individuos (1.665 ind ha⁻¹) y un 90,6 % del área basal (68,4 m² ha⁻¹). La biomasa aérea viva alcanzó 410,7 t ha⁻¹, valor comparable al de bosques siempreverdes húmedos del sur de Chile y muy superior al de formaciones mediterráneas más secas, lo que reafirma su importancia como reservorio de carbono y nutrientes. En términos hidrológicos, el almacenamiento de agua verde totalizó 480,6 t ha⁻¹ (48,1 mm), concentrado principalmente en el fuste, y la fracción de agua libre en la albura (CHL) se estimó en 107,6 t ha⁻¹ (10,8 mm). Aunque la fracción efectivamente utilizada en la transpiración depende de parámetros fisiológicos aún por determinar, la estimación de CHL ofrece un marco claro para dimensionar la capacidad del fuste como reservorio de agua y su relevancia ecohidrológica en un ambiente semiárido.

Los resultados evidencian que *A. punctatum* es un componente clave en la regulación hídrica y la resiliencia de los ecosistemas costeros del centro-norte de Chile. Profundizar en la dinámica temporal de este almacenamiento, mediante mediciones estacionales y técnicas como sensores de flujo de savia, permitirá afinar la estimación de su rol fisiológico y evaluar su respuesta frente a variaciones en la disponibilidad hídrica asociadas a cambios en la niebla costera. Aun así, lo observado confirma que estos relictos funcionan como verdaderos reservorios vivos de agua, cuya conservación resulta esencial para mantener procesos ecohidrológicos y sostener la biodiversidad asociada.

BIBLIOGRAFÍA

Adams, H. D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G. A., Villegas, J. C., Breshears, D. D., Zou, C. B., & Huxman, T. E. (2009). Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(17), 7063-7066. doi:10.1073/pnas.0901438106

Aguado, I., Chuvieco, E., Borén, R., & Nieto, H. (2007). Estimation of dead fuel moisture content from meteorological data in Mediterranean areas: Applications in fire danger assessment. *International Journal of Wildland Fire*, 16(3), 390-397. doi:10.1071/WF06136

Arisandi, R., Marsoem, S. N., Sutapa, J. P. G., & Lukmandaru, G. (2023). The methods for measuring the area of heartwood and sapwood. *Reviews in Agricultural Science*, 11, 76-92.
Bamber, R. K. (1987). *Sapwood and heartwood* (Rev. ed.). Forestry Commission of New South Wales, Wood Technology and Forest Research Division. doi:10.7831/ras.11.0_76

ASTM. (2003). ASTM D4442-92 (Reapproved 2003): Standard test methods for direct moisture content measurement of wood and wood-base materials. West Conshohocken, PA: ASTM International.

Berry, S. L., & Roderick, M. L. (2005). Plant-water relations and the fibre saturation point. *New Phytologist*, 168(1), 25-37. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01528.x

Carlquist, S. (2003). Wood anatomy of Aextoxicaceae and Berberidopsidaceae is compatible with their inclusion in Berberidopsidales. *Systematic Botany*, 28(2).

Cermák, J., Kucera, J., Bauerle, W. L., Phillips, N., & Hinckley, T. M. (2007). Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees. *Tree Physiology*, 27(2), 181-198. doi:10.1093/treephys/27.2.181

Chapin, F. S., Schulze, E.-D., & Mooney, H. A. (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 423-447. doi:10.1146/annurev.es.21.110190.002231

Choat, B., Brodribb, T. J., Brodersen, C. R., Duursma, R. A., López, R., & Medlyn, B. E. (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558(7711), 531-539. doi:10.1038/s41586-018-0240-x

Connell, J. H., & Lowman, M. D. (1989). Low-diversity tropical rain forests: Some possible mechanisms for their existence. *The American Naturalist*, 134(1), 88-119. doi:10.1086/284967

Corporación Nacional Forestal (CONAF). (2013). *Manual de operaciones de terreno: Proyecto Monitoreo de Dendroenergía y Carbono Forestal. Sistema de Monitoreo Nacional de Biomasa y Carbono Forestal para los Recursos Forestales localizados desde las regiones de Coquimbo a Magallanes y la Antártica Chilena*. Santiago, Chile: CONAF.

Corvalán, P. (2017). Caracterización del diámetro, ángulo de inserción y longevidad de ramas vivas axiales de *Nothofagus obliqua*. *Rev. Cub. Cs. For.* 5: 127-139.

Dawson, T. E. (1998). Fog in the California redwood forest: Ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia*, 117(4), 476-485. doi:10.1007/s004420050683

del-Val, E., Armesto, J. J., Barbosa, O., Christie, D. A., Gutiérrez, A. G., Jones, C. G., Marquet, P. A., & Weathers, K. C. (2006). Rain forest islands in the Chilean semiarid region: Fog-dependency, ecosystem persistence and tree regeneration. *Ecosystems*, 9(4), 598-608. doi:10.1007/s10021-006-0065-6

Espinoza, V., Lobos-Roco, F., & del Río, C. (2024). Synoptic control of the spatiotemporal variability of fog and low clouds under ENSO phenomena along the Chilean coast (17°-36° S). *Atmospheric Research*, 308, 107533. <https://doi.org/10.1016/j.atmosres.2024.107533>

Flexas, J., Diaz-Espejo, A., Gago, J., Gallé, A., Galmés, J., y Medrano, H. (2014). Photosynthetic limitations in Mediterranean plants: A review. *Environmental and Experimental Botany*, 103, 12-23. doi:10.1016/j.envexpbot.2013.09.002

Francois, J. P. (2004). Eslabones de una cadena rota: El caso del bosque relicto de Santa Inés. En F. A. Squeo, J. R. Gutiérrez, & I. R. Hernández (Eds.), *Historia natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge* (pp. 205-218). La Serena, Chile: Ediciones Universidad de La Serena.

García-Santos, G., Marzol, M. V., & Aschan, G. (2004). Water dynamics in a laurel montane cloud forest in the Garajonay National Park (Canary Islands, Spain). *Hydrology and Earth System Sciences*, 8, 1065-1075. doi:10.5194/hess-8-1065-2004

Garreaud, R., Barichivich, J., Christie, D. A., y Maldonado, A. (2008). Interannual variability of the coastal fog at Fray Jorge relict forests in semiarid Chile. *Journal of Geophysical Research*, 113(G04011). doi:10.1029/2008JG000709

Gartner, B. L. (1995). Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences. En M. H. Zimmermann (Ed.), *Plant stems: Physiology and functional morphology* (pp. 125-149). Academic Press.

Gärtner, H., Cherubini, P., Fonti, P., von Arx, G., Schneider, L., Nievergelt, D., & Büntgen, U. (2015). A technical perspective in modern tree-ring research-how to overcome dendroecological and wood anatomical challenges. *Journal of visualized experiments, JoVE*, 97p. doi:10.3791/52337

Gayoso, J. (2001). Medición de la capacidad de captura de carbono en bosques nativos y plantaciones de Chile. *Ambiente y Desarrollo*, 17(1), 41-49.

Gayoso, J., Guerra, J., & Alarcón, D. (2002). Medición de la capacidad de captura de carbono en bosques de Chile y promoción en el mercado mundial: Contenido de carbono y funciones de biomasa en especies nativas y exóticas (Informe final, Proyecto FONDEF D98I1076, Documento N.º 1). Universidad Austral de Chile.

Gobierno de Chile. (2008). Ley N° 20.283: Sobre recuperación del bosque nativo y fomento forestal. Biblioteca del Congreso Nacional de Chile.

Goldstein, G., Andrade, J. L., Meinzer, F. C., Holbrook, N. M., Cavelier, J., Jackson, P., & Celis, A. (1998). Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment*, 21(4), 397-406. doi:10.1046/j.1365-3040.1998.00273.x

Gutiérrez, J. R. y Squeo, F.A. (2004). Importancia de los arbustos leñosos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas*.

Gutiérrez, Á. G. (2016). Árboles monumentales: Un patrimonio natural no reconocido en Chile. *Bosque*, 37(2), 445-449.

Holbrook, M. (1995). Stem Water Storage. En Gartner B. (Eds.). *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology* (Academic Press ed., pp 151-174).

Jiménez, M. S., Cermák, J., Kucera, J., & Morales, D. (1996). Laurel forests in Tenerife, Canary Islands: The annual course of sap flow in *Laurus* trees and stand. *Journal of Hydrology*, 183, 307-321. doi:10.1016/0022-1694(95)02952-4

Jiménez, M. S., Morales, D., Kucera, J., & Cermák, J. (1999). The annual course of transpiration in a laurel forest of Tenerife. Estimation with *Myrica faya*. *Phyton* 39:85-90.

Keppel, G., Van Niel, K. P., Wardell-Johnson, G. W., Yates, C. J., Byrne, M., Mucina, L., Schut, A. G. T., Hopper, S. D., & Franklin, S. E. (2012). Refugia: Identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 393-404. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00686.x

Kravka, M., Krejzar, T., & Cermák, J. (1999). Water content in stem wood of large pine and spruce trees in natural forests in central Sweden. *Agricultural and Forest Meteorology*, 98-99, 555-562.

Lang, N., Jetz, W., Schindler, K., & Wegner, J. D. (2023). A high-resolution canopy height model of the Earth. *Nature Ecology & Evolution*, 1-12.

Lambers, H., Chapin, F. S., and Pons, T. L. (2008). *Plant physiological ecology*. 2nd ed. (New York: Springer Science).

Lenz, T. I., Wright, I. J., & Westoby, M. (2006). Interrelations among pressure-volume curve traits across species and water availability gradients. *Physiologia Plantarum*, 127(3), 423-433.

Luebert, F. y Pliscoff, P. (2006). *Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile*. Santiago de Chile: Editorial Universitaria.

Malakhov, D., Tsyhuyeva, N. (2020). Calculation of the biophysical parameters of vegetation in an arid area of south-eastern Kazakhstan using the normalized difference moisture index (NDMI). *Central Asian Journal of Environmental Science and Technology Innovation* 4 (2020) 189-198.

Matheny, A., Garrity, S., Howard, C. & Vogel, C. (2015). Observations of stem water storage in trees of opposing hydraulic strategies. *Ecosphere* 6(9),165. doi:10.1890/ES15-00170.1

McLaughlin, B. C., Ackerly, D. D., Klos, P. Z., Natali, J., Dawson, T. E., & Thompson, S. E. (2017). Hydrologic refugia, plants, and climate change. *Global Change Biology*, 23(8), 2941-2961. doi:10.1111/gcb.13629

Meinzer, F. C., James, S. A., Goldstein, G., & Woodruff, D. (2003). Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment*, 26(7), 1147-1155. doi:10.1046/j.1365-3040.2003.01039.x

Merlin, M. (2020). *Using sap flow sensors to measure water uptake in trees: Challenges and opportunities* (Tesis doctoral). University of Alberta, Edmonton, Canadá.

Ministerio del Medio Ambiente. (2019). *Informe de clasificación de Aextoxicon punctatum Ruiz & Pav.* Santiago, Chile: División de Recursos Naturales y Biodiversidad, Ministerio del Medio Ambiente.

Ministerio del Medio Ambiente (MMA). (2020). *Santuario de la Naturaleza Cerro Santa Inés*. Sistema Integrado de Monitoreo de la Biodiversidad (SIMBIO).

Ministerio del Medio Ambiente & ONU Medio Ambiente. (2020). *Estimación de las emisiones y capturas de carbono de la vegetación nativa en el área del proyecto GEF Montaña* (Informe final, 28 pp.). Santiago, Chile: Ministerio del Medio Ambiente.

Navarro-Cerrillo, R. M., Varo Martínez, M. Á., Cachinero-Vivar, A. M., Ruiz-Gómez, F. J., & González-Moreno, P. (2024). Análisis de datos de inventarios forestales. En R. M. Navarro-Cerrillo, M. Á. Varo Martínez, A. M. Cachinero-Vivar, F. J. Ruiz-Gómez & P. González-Moreno (Eds.), *Geociencias aplicadas a la gestión forestal* (pp. 440-471). UCOPress.

- Nuñez-Ávila, M. C., & Armesto, J. J. (2006). Relict islands of the temperate rainforest tree *Aextoxicon punctatum* (Aextoxicaceae) in semi-arid Chile: genetic diversity and biogeographic history. *Australian Journal of Botany*, 54(8), 733-743. doi:10.1071/BT06022
- Oliver, C. D., y Larson, B. C. (1996). *Forest stand dynamics* (Update ed.). New York, NY: John Wiley & Sons.
- Ouédraogo, K., Dimobe, K., & Thiombiano, A. (2020). Allometric models for estimating aboveground biomass and carbon stock for *Diospyros mespiliformis* in West Africa. *Silva Fennica*, 54(1), Article 10215.
- PAC Ltda. (2016). *Pladeco 2016-2020: Actualización Plan de Desarrollo Comunal de Los Vilos*. Municipalidad de Los Vilos.
- Pérez, C. y Villagrán, C. (1994). Influencia del clima en el cambio florístico, vegetacional y edáfico de los bosques de "olivillo" (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) de la Cordillera de la costa de Chile: implicancias biogeográficas. *Revista Chilena de Historia Natural* (67). 77-90.
- Pérez-Quezada, J. F., Delpiano, C. A., Snyder, K. A., Johnson, D. A., & Franck, N. (2011). Carbon pools in an arid shrubland in Chile under natural and afforested conditions. *Journal of Arid Environments*, 75(1), 29-37. doi:10.1016/j.jaridenv.2010.08.003
- Pérez-Quezada, J. F., Olguín, S., Fuentes, J. P., & Galleguillos, M. (2015). Tree carbon stock in evergreen forests of Chiloé, Chile. *Bosque*, 36(1), 27-39.
- Popper, R., Niemz, P., & Eberle, G. (2007). *Influence of extractives on water vapour sorption by the example of wood species from Chile* (Int. Bericht ETHZ/IfB Nr. 37). ETH Zürich, Institute for Building Materials.
- Preisler, Y., Grönwall, A., Tatarinov, F., & Yakir, D. (2021). *The importance of tree internal water storage under drought conditions*. *New Phytologist*, 232(2), 601-611. doi:10.1093/treephys/tpab144
- Prodan, M., Peters, R., Cox, F., & Real, P. (1997). *Mensura Forestal. Serie de investigación y evaluación en desarrollo sostenible*. San José, Costa Rica. IICA, GTZ. 561 p.
- Richardson, A. D., Hufkens, K., Milliman, T., Aubrecht, D. M., Furze, M. E., Seyednasrollah, B., Krassovski, M. B., Latimer, J. M., Nettles, W. R., Heiderman, R. R., Warren, J. M., & Hanson, P. J. (2018). Ecosystem warming extends vegetation activity but heightens vulnerability to cold temperatures. *Nature*, 560(7718), 368-371. doi:10.1038/s41586-018-0399-1
- Rowell, R. M. (2005). Moisture properties. En R. M. Rowell (Ed.), *Handbook of wood chemistry and wood composites* (pp. 77-97). CRC Press.

Rundel, P. W., Sharifi, M. R., Nilsen, E. T., Baker, G. A., Virginia, R. A., & Shultz, L. M. (2014). Geomorphic landforms and plant community structure and dominance in the Central Desert region of Baja California, México. *Madroño*, 61(1), 105-114.

Schulze, E.-D., Cermák, J., Matyssek, R., Penka, M., Zimmerman, R., Vasicek, F., Gries, W. & Kucera, J. (1985). Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees - a comparison of xylem flow, porometer and curvette measurements. *Oecologia* 66: 475-483.

Simpson, W. T. (1996). *Method to estimate dry-kiln schedules and species groupings: Tropical and temperate hardwoods* (Res. Pap. FPL-RP-548). Madison, WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory.

Squeo, F., Arancio, G y Cavieres, L. (2001). Sitios Prioritarios para la Conservación de la Flora Nativa con Riesgos de Extinción en la IV Región de Coquimbo, Chile. La Serena, Chile: Ediciones Universidad de La Serena. 171-193p.

Squeo, F.A., Arancio G. y Novoa-Jerez J. (2004a). Heterogeneidad y diversidad florística del Bosque de Fray Jorge. En Squeo, F., Gutiérrez J. y Hernández, I., Historia Natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile. 173-185 p.

Squeo, F. A., Gutiérrez, J. R., y Hernández, I. R. (Eds.). (2004b). Historia natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. La Serena, Chile: Ediciones Universidad de La Serena.

Squeo, F. A., Aravena, R., Aguirre, E., Pollastri, A., Jorquera, C. B., & Ehleringer, J. R. (2006). Groundwater dynamics in a coastal aquifer in north-central Chile: Implications for groundwater recharge in an arid ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 67(2), 240-254.

Tamarit-Urias, J. C., & Fuentes-Salinas, M. (2003). Parámetros de humedad de 63 maderas latifoliadas mexicanas en función de su densidad básica. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 9(2), 155-164. Universidad Autónoma Chapingo.

Urban, J., Cermák, J., & Ceulemans, R. (2015). Above- and below-ground biomass, surface and volume, and stored water in a mature Scots pine stand. *European Journal of Forest Research*, 134(1), 61-74. doi:10.1007/s10342-014-0833-3

Waring, R. y Running, S. (1978). Sapwood water storage. *Plant, Cell and Environment* 1, 131-140. doi:10.1111/j.1365-3040.1978.tb00754.x

ANEXOS

Anexo I. Estimación del contenido de humedad verde teórico esperado para especies arbustivas típicas del matorral mediterráneo central, calculado a partir de la densidad de la madera según Simpson (1996).

Espece	Contenido de humedad verde (%)
<i>Lithraea caustica</i>	64,5
<i>Peumus boldus</i>	71,3
<i>Colliguaja odorifera</i>	60,4
<i>Baccharis linearis</i>	59,6
<i>Acacia caven</i>	61,7
<i>Quillaja saponaria</i>	68,0
<i>Maytenus boaria</i>	66,2
<i>Kageneckia oblonga</i>	65,4
<i>Schinus polygamus</i>	67,1
<i>Retanilla trinervia</i>	62,3
<i>Cryptocarya alba</i>	74,9
Promedio	65,7

Anexo II. Comparación entre humedad verde (MCv) y su máximo teórico (MC máx) en especies del bosque valdiviano, según Simpson (1996), junto a los valores observados para *A. punctatum* en este estudio.

Especie	Densidad básica (g cm ⁻³)	MCv estimado (%)	MC máx (%)
Este estudio			
<i>Aextoxicon punctatum</i>	0,48	111	141,9
Simpson (1996)			
<i>Aextoxicon punctatum</i>	0,47	91	145,2
<i>Amomyrtus luma</i>	1,05	26	27,7
<i>Gevuina avellana</i>	0,35	126	219
<i>Drimys winteri</i>	0,39	113	192,2
<i>Laurelia sempervirens</i>	0,41	105	175,7
<i>Weinmannia trichosperma</i>	0,53	81	121,8
<i>Persea lingue</i>	0,50	86	132
<i>Nothofagus alpina</i>	0,49	87	136,1
<i>Nothofagus obliqua</i>	0,53	80	120,8

Nota: El valor de *A. punctatum* en este estudio corresponde a una medición gravimétrica directa sobre muestras del Santuario. Los valores de Simpson (1996) corresponden a estimaciones teóricas derivadas de la densidad básica de la madera.

Anexo III. Transpiración diaria en bosques homólogos al bosque relictos de Cerro Santa Inés reportados en bibliografía.

Especie dominante	Lugar	Precipitación media anual (mm año ⁻¹)	transpiración media diaria (mm día ⁻¹)	Fuente
<i>Myrica faya</i>	Monte de Agua García, España.	756	0,8	Jiménez et al., 1999.
<i>Laurus azorica</i>	Monte de Agua García, España.	636	1,7	Jiménez et al. 1996.