



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y DE LA
CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA

ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES

DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y CONSERVACIÓN DE LA
NATURALEZA

EVALUACIÓN INICIAL DE ESTRATEGIAS DE
ESTABLECIMIENTO DE TRES ESPECIES ARBÓREAS EXÓTICAS
Y TRES NATIVAS EN CONDICIONES DE LABORATORIO

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Forestal

YAZMÍN MIRLEN VILLA PEÑAILILLO

Profesor Guía: Dr. Eduardo Martínez Herrera. Ingeniero Forestal.

Santiago, Chile

2018

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y
DE LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA
ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES
DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y CONSERVACIÓN DE LA
NATURALEZA

EVALUACIÓN INICIAL DE ESTRATEGIAS DE
ESTABLECIMIENTO DE TRES ESPECIES ARBÓREAS EXÓTICAS
Y TRES NATIVAS EN CONDICIONES DE LABORATORIO

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Forestal

YAZMIN MIRLEN VILLA PEÑAILILLO

Calificaciones:	Nota	Firma
Prof. Guía Dr. Eduardo Martínez Herrera	...7,0...
Prof. Consejero Dr. Carlos Magni Díaz	...7,0...
Prof. Consejero Dra. Karen Peña Rojas	...6,6...

DEDICATORIA

*“Toda naturaleza es un anhelo de servicio.
Sirve la nube, sirve el viento, sirve el surco.
Donde haya un árbol que plantar, plántalo tú;
Donde haya un error que enmendar, enmiéndalo tú;
Donde haya un esfuerzo que todos esquivan, acéptalo tú.
Sé el que aparta la piedra del camino, el odio entre los
corazones y las dificultades del problema.”*

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Eduardo Martínez, profesor guía, por las oportunidades brindadas, su apoyo, los conocimientos compartidos, su ayuda y sobre todo por la confianza depositada en mí para realizar este proyecto. A mis profesores consejeros, Carlos Magni y Karen Peña por el aporte realizado, recibirme y ayudarme cuando lo solicité.

Agradezco a CESAFA por el financiamiento brindado, y en especial a su personal María Julia, Ana Alvear, Nicole Toro, Carla Zelada, Betsabé Abarca, por el apoyo, resolución de dudas y su ayuda para cualquier detalle o material necesitado.

También, deseo agradecer a los alumnos de Taller de vivero por su ayuda al montaje de este ensayo, en especial a Paula González, Valentina Navarro, Danira Pineida, Cristina Aravena, Damaris Villanueva y Fabián Rojas, por su colaboración en la etapa de mayor importancia de esta memoria.

A mi mejor amigo y eterno compañero de niñez por siempre alentarme, por su confianza a lo largo de estos años, por creer en mí más que yo misma y brindarme ayuda con sus conocimientos de inglés, ¡Gracias BF!

Agradecer a mis compañeros de carrera, a todos con los que compartí durante estos años, en especial a mi querido Grupo Curso, por brindarme un espacio en sus corazones, por las locuras, la playa y tantos gratos momentos y proyectos compartidos.

A cada una de las personas que son parte hoy de mi vida y me han brindado una palabra de aliento, un abrazo, un minuto de sus días, una sonrisa. A mis entrañables amigas Jana, Kika, Nicolita, Silvia, Tía Claudia, Anita, Bernardita, a mis brujas queridas y tantos otros, gracias por estar a mi lado, compartir la vida y por creer siempre en mí.

Por último, y de manera especial agradezco a mi familia, a mis padres Doris y Hernán, a mis hermanos, Alexander, Richard y Jeremías, por apoyarme en cada proyecto que he emprendido, por su compromiso con cada una de mis locuras, por aguantarme en mis peores momentos y amarme tal cual soy. A mi padre Hernán Villa por ayudarme y alentarme siempre a alcanzar mis sueños y su apoyo incondicional durante esta larga etapa de mi vida, por caminar siempre a mi lado, enseñarme y compartir conmigo el amor por la naturaleza.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

1	INTRODUCCIÓN.....	1
1.1	Estrategias competitivas para lograr el establecimiento.....	2
1.1.1	Presión de propágulos	3
1.1.2	Crecimiento aéreo	3
1.1.3	Sistema radical y subterráneo.....	4
1.1.4	Mecanismo de invasión.....	8
1.2	Importancia del sistema radical como estrategia de ocupación del suelo	9
1.2.1	Antecedentes generales de las seis especies de interés	10
1.3	Objetivos	13
1.3.1	Objetivo general	13
1.3.2	Objetivos específicos	13
2	MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
2.1	Materiales	14
2.2	Métodos	15
2.2.1	Cuantificación del crecimiento inicial de la parte aérea y radical.	16
2.2.2	Análisis estadístico.....	17
2.2.3	Determinación de ventajas competitivas.....	18
3	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	19
3.1	Cuantificación y evaluación del crecimiento inicial de la parte aérea y radical. ..	19
3.1.1	Parte aérea	19
3.1.2	Crecimiento de raíces	22
3.1.3	Cotiledón.....	28
3.1.4	Índice longitud de tallo /longitud de raíz	30
3.2	Determinación de ventajas competitivas por la ocupación inicial del sustrato.	31
4	CONCLUSIONES	39
5	BIBLIOGRAFÍA	40
6	APÉNDICES	45
	Apéndice I: Capacidad de contenedor establecida por porómetros.	45
	Apéndice II: Representación de la embriogénesis de Pinus.	47

Apéndice III: Germinación	47
Apéndice IV: Pesos Frescos	48
Apéndice V: Humedades.	49
Apéndice VI: Índice biomasa tallo / biomasa raíz.....	50

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1: Detalle de la procedencia, tratamientos pregerminativos y capacidad germinativa de las semillas utilizadas, según especie.	14
Cuadro 2: Clasificación de las especies según su estrategia competitiva.....	37

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Proceso de invasión para especies exóticas invasoras	8
Figura 2: Diagrama del ensayo de crecimiento inicial y ocupación del sustrato.....	15
Figura 3: Longitud de la parte aérea	19
Figura 4: Biomasa aérea	20
Figura 5: Velocidad de crecimiento de la parte aérea.....	21
Figura 6: Longitud de la parte radical.....	23
Figura 7: Biomasa radical	24
Figura 8: Velocidad de crecimiento de la parte radical	25
Figura 9: Densidad radical (Lv).....	26
Figura 10: Semillas de las especies utilizadas en el ensayo	28
Figura 11: Biomasa del cotiledón	28
Figura 12: Índice longitud tallo/ longitud raíz	30
Figura 13: Componentes principales para la segunda semana.....	31
Figura 14: Componentes principales para la tercera semana.....	32
Figura 15: Componentes principales para la cuarta semana.....	33
Figura 16: Componentes principales para la quinta semana.....	34
Figura 17: Componentes principales total	35

RESUMEN

Actualmente en Chile, existen alrededor de 743 plantas exóticas, incluso algunas llegando a ser especies invasoras. Las plantas invasoras amenazan la biodiversidad del país, provocando graves efectos a los ecosistemas, ya que ocupan el nicho de especies nativas, desplazándolas o incluso extinguiéndolas. La zona central de Chile, donde se concentran las actividades productivas y la mayor población del país, es particularmente susceptible a las invasiones. Las estrategias de invasión consisten en mecanismos que les permiten a las plantas establecerse, competir exitosamente por los recursos y lograr su reproducción. Uno de estos mecanismos es la velocidad de ocupación del sustrato, por cuanto se espera que las plantas puedan alcanzar de manera más eficiente el frente húmedo del suelo, así lograr la dominancia en la competencia por otros recursos. En este contexto, este estudio tiene como objetivo principal evaluar las estrategias de establecimiento inicial de tres especies arbóreas exóticas y tres nativas en condiciones de laboratorio. Además, cuantificar y evaluar el crecimiento inicial de la parte aérea y radical de las especies analizadas y determinar si existen ventajas competitivas de ellas en la ocupación inicial de un sustrato homogéneo. Las especies estudiadas fueron peumo (*Cryptocarya alba*), quillay (*Quillaja saponaria*), espino (*Acacia caven*), falsa acacia (*Robinia pseudoacacia*), aroma país (*Acacia dealbata*) y pino radiata (*Pinus radiata*). Se utilizaron 50 semillas pretratadas por especie. Las semillas se sembraron en arena esterilizada en tubos de ensayo de vidrio de 60 ml. El ensayo se realizó en condiciones controladas de humedad, temperatura y luz, en cámara de crecimiento. Se usaron diez repeticiones por especie cada siete días durante cinco semanas (300 semillas). Todas las semanas se extrajo un grupo de diez muestras de todas las especies. Se midió longitud, peso fresco, peso seco, el contenido de agua o humedad y velocidad de crecimiento, tanto de las raíces como de su parte aérea, además, de la densidad de raíces y se construyen dos índices de tallo/raíz, para biomasa y longitud. El análisis de los datos se realizó por cada semana de muestreo mediante una prueba no paramétrica donde se comparó el crecimiento entre especies. Adicionalmente, se realizó un análisis de componentes principales con propósito de analizar la interacción de todas las especies y las variables. De acuerdo con la cuantificación y evaluación del crecimiento aéreo y radicular de las especies, se observa que *A. caven* dentro de las nativas y *P. radiata* dentro de las exóticas son las especies que tienden a crecer más durante las cinco semanas evaluadas. Además, se observó que el crecimiento de *C. alba* se asocia positivamente con el tamaño de sus cotiledones. Mientras que, *Q. saponaria*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*, tendieron a presentar los menores crecimientos para todas las variables evaluadas, no observándose grandes diferencias entre ellas.

No hay una clara ventaja, desde el punto de vista de crecimiento y ocupación del sustrato inicial, para el grupo de especies exóticas, contra el grupo de especies nativas evaluadas en esta investigación. Es probable que el éxito de las invasiones de las especies estudiadas se base en otras estrategias como; presión de propágulos, resistencia a estreses biótico y abióticos.

Palabras claves: exótica, nativa, plántula, estrategia inicial, ventaja competitiva, suelo, densidad radical.

ABSTRACT

Nowadays in Chile, there are about 743 exotic plants, some of them have even become invasive species. Invasive plants threaten the country's biodiversity causing serious effects to the ecosystems, since they occupy the niche of native species, moving them or even extinguishing them. The central zone of Chile where the productive activities and the largest population of the country is concentrated and particularly susceptible to invasions. Invasion strategies consist of mechanisms that allow plants to establish themselves, to compete successfully for resources and achieve their reproduction. One of these mechanisms is the speed of occupation of the substrate, as it is expected that plants can reach the wet layer of the soil in a more efficient way, so they can achieve dominance in the competition for other resources. In this context, this study has as main objective, to evaluate the initial establishment strategies of three exotic and three native tree species in laboratory conditions. In addition, this research wants to quantify and estimate the initial growth of the aerial and root part of the analyzed species, and determine if there are competitive advantages of them in the initial occupation of a homogeneous substrate. The examined species were Chilean acorn (*Cryptocarya alba*), soap bark tree (*Quillaja saponaria*), roman cassie (*Acacia caven*), black locust (*Robinia pseudoacacia*), silver wattle or mimosa tree (*Acacia dealbata*) and radiata pine (*Pinus radiata*). 50 pre-treated seeds per species were used. Seeds were sowed in sterile sand in 60 ml glass test tubes. The test was carried out under controlled conditions of humidity, temperature and light, in the growth chamber. Ten repetitions per species were used every seven days for five weeks (300 seeds). Every week, a group of ten samples of all species were collected. Length, fresh weight, dry weight, water content or humidity and growth rate were measured, both from the roots and from its aerial part, besides the root length density and two stem/root rates were constructed for biomass and length. The analysis of the data was carried out for each week of sampling by means of a non-parametric test where the growth between species were compared. Additionally, an analysis of main components was carried out with the purpose of analyzing the interaction of all species and variables. According to the quantification and estimation of the aerial and radicular growth of the species, it is observed that *A. caven* within the native and *P. radiata* within the exotic ones are the species that tended to grow more during the five evaluated weeks. Furthermore, it was observed that the growth of *C. alba* is positively associated with the size of its cotyledons. While, *Q. saponaria*, *A. dealbata* and *R. pseudoacacia*, tended to show the lowest growth for all the studied variables, no big differences were observed between each.

There is not a clear advantage from the point of view of the growth and occupation of the initial substrate for the group of exotic species against the group of native species studied in this research. It is probable that the success of the invasions of this topic is based on other strategies such as, propagule pressure, resistance to biotic and abiotic stresses.

Keywords: exotic, native, seedling, initial strategy, competitive advantage, soil, root length density.

1 INTRODUCCIÓN

En Chile actualmente, existe un gran número de plantas exóticas, incluso algunas llegando a ser especies invasoras, esto es uno de los principales factores que amenazan la biodiversidad del país, provocando graves efectos a los ecosistemas. Algunos de ellos pueden ser: disminución de la riqueza y abundancia de especies nativas, alteraciones en el ciclo de nutrientes y frecuencia de incendios forestales, cambio en el paisaje, pérdidas en la producción de cultivos, problemas en la salud humana, pérdida de servicios ecosistémicos y la alteración de interacciones ecológicas (Pauchard *et al.*, 2011; Fuentes *et al.*, 2014).

Se ha informado un alto número de especies exóticas o introducidas, siendo un 15% de la flora total del país introducida, 743 plantas, y solo un 4,2% corresponde a árboles y arbustos. El origen de estas especies es principalmente Europa y comienza cuando a partir desde el siglo XVI los colonizadores españoles, tratando de emular su país de origen, introdujeron cultivos agrícolas y algunos árboles característicos de la Península Ibérica (Pauchard *et al.*, 2011; Fuentes *et al.*, 2014).

No todas las especies exóticas son perjudiciales, algunas especies se naturalizan y mantienen poblaciones estables, sin la necesidad de la intervención humana. Otras en cambio se propagan en grandes áreas, ocupando hábitats naturales, siendo denominadas, especies exóticas invasoras (EEI) (Figuerola *et al.*, 2004; Fuentes *et al.*, 2014).

Las especies exóticas invasoras (EEI), por lo general no tienen competidores o controladores, pudiendo eliminar por completo a algunas especies nativas o endémicas del lugar. Además, ejercen gran presión, debido a que son grandes competidoras, principalmente por agua, nutrientes y/o luz. En las dos primeras juegan un rol importante las raíces y cómo estas se distribuyen en el suelo (Fuentes *et al.*, 2014).

El área mediterránea de la zona central es la más afectada, debido a que se concentra la mayor cantidad de habitantes y alteraciones ambientales, como un alto régimen de pastoreo y uso de la tierra, haciéndolas susceptibles a la invasión por especies exóticas, por lo que es importante conocer de ellas y tomar medidas para su control, ya que los ecosistemas mediterráneos son los que poseen mayor riqueza florística y endemismo (Figuerola *et al.*, 2004; Fuentes *et al.*, 2014).

La principal problemática es que las especies exóticas invasoras son generalmente colonizadoras, que ocupan el nicho de las especies nativas, desplazándolas o incluso extinguiéndolas (Figuerola *et al.*, 2004). En medio de este contexto, es importante evaluar la competencia que ejercen las especies exóticas invasoras sobre las especies nativas, en particular como ambas compiten por la ocupación del suelo en sus estados iniciales, que determinará el uso del agua y los nutrientes y más tarde la sobrevivencia de unas u otras.

Este estudio busca conocer las estrategias de ocupación inicial del suelo de tres especies arbóreas nativas pertenecientes al bosque esclerófilo y tres especies arbóreas exóticas categorizadas como invasoras durante sus estados iniciales de establecimiento en condiciones de laboratorio distribuidas también en esta zona, uno de los ecosistemas con mayor incidencias de invasiones biológicas. De esta manera, se espera determinar si las especies

exóticas poseen alguna ventaja competitiva por sobre las especies nativas en la ocupación del suelo en sus primeros estadios lo que las llevaría a una rápida colonización y supresión del bosque nativo.

Esta información es de gran relevancia, pues al conocer las estrategias de las especies exóticas estudiadas, podrían ser un aporte en la toma de medidas para la erradicación de estas especies, en el bosque nativo durante en sus primeros estadios. Además, la información del crecimiento y las estrategias de ocupación del suelo de las raíces en especies nativas, es una información base para la determinación de la sobrevivencia de las plantas en reforestaciones de siembra directas con inminente peligro de colonización de especies exóticas invasoras.

1.1 Estrategias competitivas para lograr el establecimiento

Es importante considerar el tipo de reproducción (sexual - asexual) de las plantas para evaluar el comportamiento inicial de cada una, el tipo de germinación (epigea - hipogea), así como el uso y dependencia de sus cotiledones y su estrategia inicial de ocupación del sustrato (Niklas, 2008).

Por lo general, las espermatofitas poseen cotiledones que pueden funcionar como órganos de guarda, absorbentes y fotosintéticos. Para el caso de las gimnospermas, los cotiledones poseen función fotosintética y absorbente, además, son verdes y funcionales incluso en la oscuridad, no necesitan de la luz. Mientras que para el caso de las angiospermas son funcionales si están a la luz y poseen funciones más variadas como protección, absorción, fotosíntesis, almacenamiento, o combinaciones de estas. En particular las dicotiledóneas son más diversas y han reportado más funciones de los cotiledones, según si la germinación es hipogea o epigea (Niklas, 2008).

Las semillas, esenciales en la reproducción sexual, pueden variar en masa entre el doble y el cuádruple dentro de una especie. El tamaño de la semilla es un rasgo hereditario y la variación en la masa ocurre más frecuentemente dentro de la planta que entre plantas o poblaciones y está ampliamente relacionada a la posición de la semilla en el fruto (Moles y Leishman, 2008). Según los mismos autores, para asegurar la sobrevivencia de la especie, la planta debería generar contingentes de semillas iguales, pero la variación existe y es atribuida a las limitaciones de la planta para producir una cohorte de semillas de masa homogénea. La masa de las semillas está relacionada positivamente con el porte inicial de las plántulas. Las plantas de semillas grandes tienden a ser más abundantes en medioambientes áridos (Salisbury, 1974; Baker, 1972), poseen una mejor sobrevivencia de plántulas. Semillas grandes se consideran una ventaja en hábitats secos ya que sobreviven más tiempo con privación de nutrientes, son más competitivas en lugares poco fértiles y más exitosas en competencias de plántula-plántula (Fenner, 1983; Moles y Leishman, 2008).

Por otra parte, las fitohormonas junto a los factores abióticos y bióticos, son las encargadas de controlar las diversas estrategias y cambios como la formación y apertura de la coleorriza después de la germinación; crecimiento bajo condiciones de sombra, a la luz roja lejana y presencia de vecinos; desarrollo de hojas y del meristema primordial de raíz; inicio de la dormancia bajo de condiciones de calor o frío; elongación de las raíces y pelos radicales; disminución del crecimiento y del metabolismo en respuesta a inundaciones o sequías;

crecimiento de raíces proteiformes (en racimo), bajo condiciones de poco fósforo y establecimiento de simbiosis con bacterias, micorrizas y huéspedes (Farnsworth, 2008).

Una vez superada la germinación, es importante conocer las estrategias competitivas que tienen las plántulas para lograr un establecimiento que asegure la viabilidad de la especie. A continuación, se describen algunas de las principales estrategias mediante las cuales las especies logran establecerse en el sitio.

1.1.1 Presión de propágulos

La presión de propágulos o esfuerzo de introducción se define como el número de individuos liberados en una zona, a medida que aumenta el número de individuos liberados o introducidos, también, lo hace la presión de propágulo. La presión de propágulo es un vínculo entre las primeras etapas de invasión y las posteriores, ya que juega un rol fundamental en el éxito inicial del establecimiento, además, podría explicar las diferencias de este éxito entre las diferentes especies. Por último, la presión de propágulos puede explicar por qué algunas especies se han introducido o invadido algunas zonas o regiones, pero no puede predecir cuales lo harán más adelante (Lockwood *et al.*, 2005).

En la medida que hay una mayor presión de propágulos, omitiendo la reproducción vegetativa, se debiera esperar una mayor lluvia de semillas, es decir, un mayor número de semillas por unidad de superficie en una temporada.

La presión de propágulos es una estrategia de establecimiento importante, ya que la mantención de la diversidad en los bosques está relacionada con la disponibilidad de semillas y el reclutamiento de plántulas (Parker *et al.*, 2008).

La superioridad numerica de las especies con semillas pequeñas es importante y les otorga una ventaja a la hora de competir, ya que al haber mayor disponibilidad de semillas y un reclutamiento mayor de estas, colonizan más sitios y van desplazando o suprimiendo a otras especies provenientes de semillas de mayor tamaño que, además, ven disminuido su reclutamiento por la predación. Sin embargo, no se debe olvidar el rol del banco de semillas del suelo sobre el reclutamiento de nuevas plantas, el cual es reflejo de la lluvia de semillas acual y pasada.

1.1.2 Crecimiento aéreo

Las plantas son vulnerables en el estadio de plántulas, cuando en un corto periodo de tiempo necesitan abandonar la dependencia total de las reservas de la madre a independencia total de las reservas fisiológicas. Las interacciones y restricciones del ambiente controlan el comportamiento de las plántulas, de tal forma que, la tasa relativa de crecimiento se correlaciona negativamente con el porte de la semilla. no, en muchos hábitats y familias de plantas, el crecimiento de plántulas provenientes de semillas grandes puede ser rápido, si hay suficiencia de recursos (Parker *et al.*, 2008).

En la fase inicial del estadio de plántula (recién emergidas), los individuos son muy sensibles a cualquier estrés debido a que ya no posee la resistencia de la semilla, ni la robustez de un adulto, por lo que deben crecer rápidamente, establecerse y competir por el espacio, luz, agua y nutrientes. Esto explicaría la inversión que realizan en su longitud aérea las especies.

Además, durante sus primeros estadios la planta está sometida a presiones selectivas con frecuencia opuestas, entre crecimiento y supervivencia, mayor capacidad para captar luz y dióxido de carbono, redundando en su mayor tasa de crecimiento o bien, en una mayor asignación de biomasa a las raíces, consiguiendo así captar más agua y nutrientes minerales del suelo, pero a la expensa de un menor crecimiento aéreo (Villar *et al.*, 2004).

Pequeñas diferencias en el tamaño inicial de las plántulas tienen consecuencia para la sobrevivencia de éstas. Las plantas más pequeñas provienen de semillas más pequeñas y son más propensas a morir por defoliación o daño físico (Facelli, 2008).

El tamaño de la semilla es crucial, como punto de partida, en el porte que alcanzará la plántula en las primeras etapas, generalmente, decisivas de su crecimiento. Así las semillas grandes son especies de lento crecimiento y con tejidos más densos y menor volumen, mientras que las semillas pequeñas, poseen un crecimiento más veloz, con tejidos menos densos, pero con mayor volumen. Además, las semillas pequeñas y de rápido crecimiento tienden a persistir más tiempo en el suelo y pueden emerger cuando las condiciones son favorables. Aunque para aseverar esto es importante incorporar las mediciones de la tasa de crecimiento relativo y la densidad de tejidos (Moles y Leishman, 2008).

1.1.3 Sistema radical y subterráneo

Las raíces son importantes para el anclaje, absorción de agua y minerales del suelo, almacenamiento de alimentos de reserva y síntesis de hormonas de crecimiento (Gregory, 2006). Las variaciones en la distribución y extensión de las raíces son importantes porque los árboles capaces de producir sistemas con raíces profundas y ramificadas absorben agua y minerales de un volumen de suelo más grande que los árboles con raíces más restringidas (Kozlowski, 1971; Pallardy, 2007).

La mayoría de las plantas tienden a desarrollar una alta concentración de raíces en el suelo superficial, debido a una mejor aireación, una mayor concentración de minerales que los horizontes más profundos y en algunos casos presentan una mayor humedad.

Las raíces grandes comprenden la mayor parte de la biomasa de las raíces, pero representan una pequeña fracción en términos de la densidad radical. Las raíces finas son responsables de la mayor parte de la absorción de agua y nutrientes y su número y longevidad son muy sensibles a las condiciones ambientales. En los ecosistemas forestales, por ejemplo, las raíces finas (<2 mm de diámetro) representan la mayor parte de la longitud de la raíz, pero una menor proporción en biomasa (Kozlowski, 1971; Pallardy, 2007).

La tasa de elongación de las raíces de las plantas leñosas varía entre las especies, los genotipos, la edad del árbol, la estación, el sitio y las condiciones ambientales. Las raíces pueden alargarse desde una fracción de milímetro hasta más de 25 mm por día durante el período de crecimiento más activo. Algunos autores encontraron que la elongación de las raíces era mayor durante la noche que durante el día (Pallardy, 2007).

Existen variaciones en la distribución de las raíces entre los ecosistemas, por ejemplo, las raíces se distribuyen más profundamente en ecosistemas xéricos (desierto, comunidades arbóreas esclerófilas, sabanas tropicales), pero también, en bosques templados de coníferas.

Las raíces son más superficiales en pastizales y en ecosistemas de suelos fríos (tundra y bosque boreal) (Kozłowski, 1971; Pallardy, 2007). Como estrategia de supervivencia la profundidad que pueden alcanzar las raíces desérticas, por ejemplo, es alcanzada en la adultez y no en su etapa de plántulas por su pequeño tamaño (Parker *et al.*, 2008).

La presencia o ausencia de las micorrizas determinaran el éxito de la germinación y el establecimiento de las plántulas, por lo que las estrategias del desarrollo radical y subterráneo está altamente controlado por las interacciones y restricciones del ambiente y el potencial génico de la madre (Parker *et al.*, 2008). De acuerdo con el mismo autor, las plantas leñosas de larga vida suelen tener bancos de semillas transitorios, a partir de los cuales se producen anualmente nuevas plántulas provenientes de la floración el año. Estas plántulas tienen demandas extractivas similares entre ellas y usualmente fallan debido a la falta de luz, humedad y otros recursos. Las plantas anuales y muchas herbáceas perennes tienen comportamientos similares en cuanto al banco de semillas transitorio, rápido crecimiento y explosividad de plántulas. Las primeras ventajas de estos tipos de plántulas es su habilidad de llenar espacios en la vegetación rápidamente, exceder la tasa de crecimiento de sus competidores y sobrevivir al daño por herbivoría (Parker *et al.*, 2008).

En general, las plántulas persistentes provienen de un banco de semillas transitorio (semillas recalcitrantes), tienen tolerancia a bajos niveles de luz y a menudo estrés de agua y nutrientes y se caracterizan por bajas tasas de crecimiento y mayor inversión en defensas y densidad de madera (Parker *et al.*, 2008).

Las plántulas de bancos de semillas persistente (semillas ortodoxas) son, generalmente, perennes, tienen preferencia por nuevos espacios, en algunos casos estas plántulas son de corta vida ya que suelen ser intolerantes a la sombra y no sobreviven más de un año solo en raras circunstancias de suficiente luz. Esto contrasta, a largo plazo con las plántulas persistentes, que son especies más tolerantes a la sombra y producen una alta densidad de plántulas en el sotobosque y rebrotes (Parker *et al.*, 2008).

De esta forma como estrategias iniciales se observa que las plantas provenientes de semillas pequeñas tienen menores tasas de supervivencia de plántulas, rápido crecimiento, mayor habilidad de dispersión en el espacio y tiempo, aventajándose al corto plazo. Mientras que las plantas de larga vida que provienen de semillas grandes tienen mayores tasas de supervivencia de plántulas, menor velocidad de crecimiento, aunque en su etapa adulta no pueden soportar alto rango de condiciones que soportaban durante el establecimiento (Moles y Leishman, 2008).

Estas estrategias son cruciales para determinar el potencial invasivo de una especie, aunque es difícil predecirlo solo con información de la ecología de las plántulas debido a la gran variación del comportamiento invasivo de las plantas. Mientras algunas especies no son invasivas cuando plántulas, siendo adultos pueden generar condiciones para asegurar su propio éxito de establecimiento de plántulas y perjudicar el éxito de las nativas (Hyatt, 2008).

Lo anterior más los factores bióticos y abióticos pueden llevar a una especie bien regulada por la comunidad nativa a ser dominantes de los estratos y colonizar nuevas áreas. Por ejemplo, una alta tasa de crecimiento relativo puede ser un predictor de la invasividad en

Pinus spp. La ecología de las plántulas puede ser dramáticamente diferente en rangos de crecimiento nativo o exóticos. Las plantas exóticas alteran las comunidades que las reciben y pueden crear condiciones a su favor o para reducir las plantas nativas por sobre las exóticas (Hyatt, 2008).

Las estrategias competitivas son aún una caja negra para los científicos, pues existen gran diversidad de plántulas y de gran vulnerabilidad en esta etapa. Se necesita estudiar más las interacciones con las micorrizas y el aprovechamiento de recursos para entender la dinámica bajo el sotobosque (Parker *et al.*, 2008).

Las plántulas están sujetas a una alta tasa de mortalidad en especial bajo condiciones de estrés, el tiempo de emergencia bajo estrés, la capacidad de sobrevivir bajo condiciones severas y crecer rápidamente en ambientes restrictivos, son cruciales. Las plantas han desarrollado varias adaptaciones morfológicas y fisiológicas para sobrevivir a la sombra, la sequía, la salinidad y al frío (Facelli, 2008).

Los patrones de reparto cambian con el medio ambiente (luz, minerales del suelo y el clima). Por ejemplo, en lugares secos aumentan los brassinosteroides y cambia la permeabilidad de la membrana, pero esto puede afectar otras resistencias. La variación en el porte de la semilla, los patrones de reparto de carbono, la estructura y fisiología de las plántulas son consideradas como influencias para la potencial sobrevivencia y establecimiento (Parker *et al.*, 2008).

A continuación, se detallan algunos de los mecanismos de las plántulas para algunos estresores.

1.1.3.1 Estrés ambiental

El régimen ambiental determina la medida en que se expresa el potencial hereditario de las plantas. Por lo tanto, las mismas especies crecen de manera diferente en sitios húmedos y secos, a la luz o a la sombra y en aire contaminado o limpio. A lo largo de su vida, las plantas leñosas son sometidas a múltiples estreses abióticas y bióticas de intensidad y duración variable que, al influir en los procesos fisiológicos, modifican su crecimiento. Los principales estreses abióticos incluyen baja intensidad de luz, sequía, inundaciones, temperaturas extremas, baja fertilidad del suelo, salinidad, viento y fuego. Entre los principales estreses bióticos se encuentran los ataques de insectos, patógenos y herbívoros, así como la competencia de las plantas y diversas actividades de los seres humanos (Kozlowski, 1971; Pallardy, 2007).

El porte de las semillas es crucial, ya que estas contienen las reservas para sostener a las plántulas. El mecanismo en ambientes de estrés es utilizar sus recursos más lentamente cuando el balance de carbono es negativo, de esta forma poder movilizar recursos (Facelli, 2008).

Las plántulas pueden optar por varias estrategias para pasar por las restricciones ambientales, pueden ser oportunistas o conservadoras, generales o especialistas, evasoras o tolerantes. Estos atributos se relacionan con la plasticidad y la arquitectura sobre y bajo el suelo, resultando con éxito en características fisiológicas y morfológicas determinadas por el potencial genético de las plántulas. Las plántulas que explotan rápidamente los recursos, por

ejemplo, no sobreviven a más de una temporada si no están en el lugar apropiado (Parker *et al.*, 2008).

1.1.3.2 Luz

La interacción de las fitohormonas y las señales del ambiente movilizan las reservas maternas para comenzar la germinación e iniciar el reparto de carbono. El primer factor restrictivo es la luz que controla la emergencia y el desarrollo temprano. Mientras que las fitohormonas controlan el crecimiento de las hojas y el desarrollo en ambientes con cambios de luz (Parker *et al.*, 2008).

Las plantas pueden optar por varias estrategias para las restricciones del medio ambiente. En este caso las plántulas pueden ser intolerantes o tolerantes a la sombra, esto va a repercutir directamente en su crecimiento y éxito de establecimiento, mientras las plantas intolerantes buscarán elongar con gran rapidez su parte aérea para alcanzar la luz, de esta manera asegurar su fotosíntesis y convertirse rápidamente en un organismo autótrofo, las tolerantes lo harán de manera más lenta. Además, esto traerá consecuencias a nivel de adulto, si la plántula es tolerante a la sombra cuando joven, su tasa máxima de fotosíntesis cuando adulto es menor a la tasa máxima de las intolerantes (Parker *et al.*, 2008).

1.1.3.3 Aleloquímicos

La alelopatía implica la liberación al entorno por parte de una planta un compuesto químico (aleloquímicos) que ocasiona un efecto sobre otra. Los metabolitos secundarios son producidos por las plantas para su autodefensa y se generan cuando la planta siente un estímulo antagónico que esté provocando daño a su estructura vegetal. Para todo fenómeno alelopático existe la planta donadora, que libera al medio ambiente estos compuestos ya sea por lixiviación, descomposición de residuos, exudación o volatilización. Estos compuestos químicos al ser incorporados por la planta receptora provocan un efecto perjudicial o benéfico sobre su germinación, crecimiento o desarrollo de esta última (Sampietro, 2007).

Los aleloquímicos son metabolitos secundarios, provenientes del metabolismo secundario de las plantas por lo que en estadios iniciales es difícil observarlas como donadoras, pero si son muy sensibles al efecto como receptoras, ya que en esta etapa son muy frágiles a cualquier estímulo (Sampietro, 2007). De acuerdo con lo anterior, mientras algunas especies no son invasivas cuando plántulas, siendo adultos pueden generar condiciones para asegurar su propio éxito de establecimiento de plántulas y perjudicar el éxito de las nativas, como la alelopatía (Hyatt, 2008).

1.1.3.4 Enfermedades

Las plantas leñosas están sometidas a diferentes estresores bióticos, entre las principales tensiones se encuentran los ataques de insectos, patógenos y herbívoros (Kozlowski, 1971; Pallardy, 2007). Las plantas más pequeñas son más propensas a morir por defoliación o daño físico. (Facelli, 2008). La herbivoría y patógenos influyen la tasa de crecimiento relativo y el área foliar específica (Parker *et al.*, 2008).

Las plantas para defenderse de estos estresores pueden metabolizar metabolitos secundarios que actúan como repelentes naturales o le otorgan propiedades a sus hojas que las convierten en poco palatables (Sampietro, 2007).

1.1.4 Mecanismo de invasión

Otro antecedente importante son los diferentes mecanismos que poseen las plantas para realiza la invasión. A continuación, se enumeran las principales hipótesis (Lorenzo y González, 2010):

- Hipótesis de resistencia biótica
- Teoría de la fluctuación de la disponibilidad de recurso
- Hipótesis del nicho vacío
- Hipótesis de la diversidad-invasibilidad
- Facilitación por biota del suelo
- Hipótesis de la crisis de la invasión
- Hipótesis de los enemigos naturales
- Evolución del incremento de la capacidad competitiva
- Rasgos reproductivos
- Competidor Superior
- Hipótesis de las “nuevas armas”
- Mecanismos integrados

Dentro de este estudio se intentan visualizar la hipótesis del competidor superior, definida como las diferencias en las capacidades competitivas que pueden determinar que las especies invadan nuevas áreas. Algunas capacidades reproductivas permiten que ciertas especies se establezcan antes, más rápido y en mayores cantidades que otras, habilidades que ponen en ventaja a estos invasores por sobre sus competidores nativos (Lorenzo y González, 2010).

El proceso de invasión consta de varias fases, a continuación, se muestra un modelo explicativo de ellos, donde es posible visualizar donde entran a ser cruciales estas estrategias y ventajas a la hora de realizar la invasión.

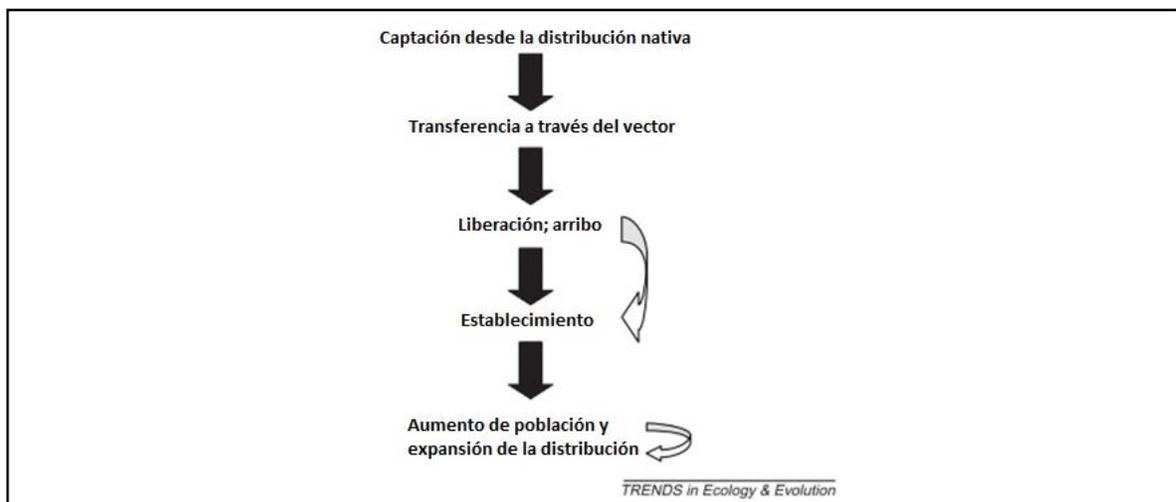


Figura 1: Proceso de invasión para especies exóticas invasoras. Las flechas negras sólidas representan transiciones exitosas. Las flechas blancas representan las estrategias competitivas (p. ej. presión de propágulos) que aumentarán las probabilidades de éxito en la fase de establecimiento y aumento de la población y expansión de la distribución. **Fuente:** Lockwood *et al.* 2005.

1.2 Importancia del sistema radical como estrategia de ocupación del suelo

Las raíces son una estructura compleja de gran importancia para las plantas, tienen diversas funciones de anclaje, captación de agua y nutrientes, síntesis de hormonas, almacenamiento entre otras. A pesar de la importancia de este órgano para la planta, su estudio siempre ha sido muy complejo (Schiefelbein y Benfey, 1991).

La morfología de las raíces está determinada por la genética de cada especie, también, es guiada en gran medida por factores ambientales. Se ha estudiado que los efectos de la gravedad, los gradientes químicos del sustrato, la humedad, luz, temperatura, aireación y raíces de plantas adyacentes, pueden modificar la elongación, creación de raíces laterales y como estas hacen uso de los recursos (Schiefelbein y Benfey, 1991, Hodge *et al.*, 2009; Gregory, 2006).

La plasticidad y desarrollo del sistema radicular, representa un punto de suma importancia y más aún en sus estados iniciales, ya que es lo que les permitirá establecerse luego de la germinación, por lo que es de gran relevancia su estudio (Schiefelbein y Benfey, 1991).

Las raíces tienen un desarrollo primario y, además, un crecimiento secundario, característico de las raíces de las gimnospermas y presente en la mayor parte de las dicotiledóneas, ausente en la mayoría de las monocotiledóneas. Generalmente, las plantas pasan por una secuencia de etapas predecibles entre la germinación y la madurez, esto viene en gran parte determinado genéticamente y es alterado y modelado por las condiciones medioambientales (Silva *et al.*, 2003; Gregory, 2006).

En plantas de gran tamaño como los árboles, las raíces juegan un rol fundamental en el anclaje y las raíces tienden a crecer más en profundidad para evitar los descalces, por lo que se encuentran con mayor frecuencia raíces pivotantes y fasciculadas. En las primeras existe una raíz principal, de mayor elongación y grosor desde donde crecen raíces de segundo, tercer, cuarto grado y pelos radicales, mientras que, en el segundo caso, las raíces provienen de la misma zona (hipocótilo), son muy homogéneas en elongación y grosor, y en de cada una de ellas se desarrollan raíces de menos grados y pelos radicales (Malamy, 2005; Gregory, 2006).

En general, la arquitectura de las raíces es bastante compleja y varía entre y dentro de las especies. Las diferencias de forma entre monocotiledóneas y dicotiledóneas permiten algunas generalizaciones sobre la profundidad de enraizamiento y la distribución relativa de las raíces, pero los recursos se distribuyen de forma heterogénea en el suelo y, además, están sujetos al agotamiento local. De acuerdo con lo anterior, el desarrollo y crecimiento de los sistemas radicales pueden llegar a ser altamente asimétricos en la disposición espacial, lo que determinará la capacidad de la planta para asegurar los recursos (Malamy, 2005; Gregory, 2006).

Existen diversas mediciones y en los últimos 20 años ha crecido el interés por descubrir qué pasa bajo el suelo, aunque ninguna técnica ha demostrado ser capaz de proporcionar toda la información que se requiere del sistema radicular. Se han utilizado una gran variedad de métodos para medir diferentes características de los sistemas radiculares, como la masa de raíces, longitud de raíces, longevidad y rotación, mediante observación directa, etc. Estos

métodos resultan difíciles ya que los suelos, son opacos, por lo que la observación continua es casi imposible, además, la perturbación del suelo puede cambiar su medio ambiente, dando lugar a modificaciones en el crecimiento y la función de las raíces, esto ha sido un gran problema a la hora de escoger los métodos adecuados para evaluar el crecimiento y actividad de las raíces. Dado esto existen distintos métodos cada uno más adecuado para algún propósito en particular. A continuación, se presentan algunas de las técnicas más usadas (Gregory, 2006).

Las mediciones más frecuentes son requeridas para evaluar el tamaño de la raíz y la forma en la que se distribuyen con la profundidad y su cambio en el tiempo. Rara vez se pueden extraer raíces intactas desde el suelo por lo que en general, se extraen ya sea intactas o perturbadas y se lavan antes de realizar las mediciones, debido a la gran variación espacial, se necesitan un gran número de muestras replicadas o individuales para obtener estimaciones exactas de los parámetros de la raíz. Las mediciones más comunes corresponden a la masa de la raíz, longitud, distribución en el perfil del suelo, longevidad, densidad y volumen (Gregory, 2006).

1.2.1 Antecedentes generales de las seis especies de interés

Todas las especies consideradas en este estudio pertenecen a las espermatofitas, cinco de ellas corresponden a angiospermas más particularmente a las magnoliopsidas o dicotiledóneas, *Acacia caven*, *Acacia dealbata*, *Robinia pseudoacacia*, *Quillaja saponaria* y *Cryptocarya alba*. Mientras que solo una, *Pinus radiata*, pertenece a las gimnospermas o pinofitas (Pinopsidas). Esto será determinante para evaluar el comportamiento inicial de cada una, además, del tipo de germinación que posee cada especie que, también, determinará el uso de sus cotiledones y su estrategia inicial (Niklas, 2008).

Dentro de las seis especies utilizadas, cinco de ellas poseen germinación epigea (*Acacia caven*, *Acacia dealbata*, *Robinia pseudoacacia*, *Quillaja saponaria* y *Pinus radiata*), ésta favorece la función fotosintética de los cotiledones que emergen como “foliolos”, mientras que solo una posee germinación hipogea donde la función predominante en este caso es de almacenamiento (*Cryptocarya alba*) (Niklas, 2008).

1.2.1.1 Espino

Acacia caven Mol., es una especie nativa perteneciente al género *Acacia*, familia de las Mimosáceas, presenta hábito arbustivo o arbóreo, de 2 a 6 metros de altura y 50 cm de diámetro generalmente, pero puede alcanzar incluso el metro en condiciones favorables. Sus hojas son caducas, compuestas bipinnadas, con 12 a 20 pares de foliolos pequeños, oblongos y sésiles. Las flores son hermafroditas, sésiles, de color amarillo anaranjado, muy perfumadas y se encuentran en glomérulos densos. Su fruto es una legumbre subleñosa, indehiscente, oblonga, de color castaño negruzco. Posee varias semillas por vaina, de 15 a 22, son ovas, comprimidas, de 5-9 mm de largo y dispuestas en cuatro hileras dentro de un tejido esponjoso. Se distribuye desde Copiapó hasta Concepción, es un representante característico del bosque esclerófilo del Valle central de Chile, perteneciente al tipo forestal esclerófilo, es una especie muy plástica adaptada a climas secos y terrenos erosionados, principalmente al clima de tipo mediterráneo (Benedetti, 2012 a). Presente principalmente en las formaciones de bosque espinoso mediterráneo y matorral arborecente esclerófilo mediterráneo según Luebert y Plischoff (2006).

1.2.1.2 Peumo

Cryptocarya alba Mol., pertenece al género *Cryptocarya*, dentro de la familia Lauraceae, es una especie endémica, de hábito arbóreo llegando a los 15 metros e incluso a los 30 metros de altura, con diámetros cercanos al metro, sus hojas son perennes, simples, alternas a opuestas, coriáceas, aromáticas, aovadas-elípticas u oblongas, de 1-8 cm de largo por 1,5-4,5 cm de ancho, cara superior de color verde, la inferior verde azulada, con margen entero ondulado y pecíolo corto. Las flores se encuentran agrupadas en racimos densos axilares, son hermafroditas, de colores verdosos a amarillo - verdoso, glabros o pubescentes; con seis tépalos carnosos. El fruto se es una drupa ovalada, carnosa, comestible, lisa y muy olorosa, de 1,5-1,8 mm de largo y 7-10 mm de ancho, roja a rosada en la madurez. La semilla es exalbuminada con un embrión grande, de forma elipsoidal, presentando una sola semilla en el interior de cada fruto. Distribuida desde el sur de la provincia del Limarí hasta la provincia de Cautín, especie perteneciente al bosque esclerófilo, de clima mediterráneo debiendo adaptarse a estas condiciones, perteneciente al Tipo Forestal esclerófilo (Benedetti, 2012 b). Presente principalmente en las formaciones de bosque esclerófilo mediterráneo y bosque caducifolio mediterráneo según Luebert y Pliscoff (2006).

1.2.1.3 Quillay

Quillaja saponaria Mol., pertenece al género *Quillaja*, de la familia Quillajaceae, es una especie arbórea endémica, pudiendo alcanzar hasta los 30 metros de altura y 1,5 metros de diámetro, sus hojas son esclerófilas, perennes, coriáceas, alternas, oblongas, de borde casi liso y estípulas caducas y pequeñas., de color verde amarillento. Las flores son hermafroditas, blanquecinas y aplanadas, de 15 mm de longitud, dispuestas en pequeños corimbos terminales o solitarias. El fruto está compuesto de 5 carpelos sésiles, 5 estilos terminales libres y 5 folículos estrellados, coriáceos, de 3 a 5 cm de diámetro. Las semillas son numerosas y comprimidas y terminan en un ala de 15 mm de largo por 4 a 5 cm de ancho. Distribuida desde Ovalle hasta Collipulli, una de las especies más recurrente del tipo forestal esclerófilo, con amplio espectro ambiental, de climas mediterráneos y gran capacidad para establecerse en suelos pobres y erosionados (Correa y Martínez, 2013). Presente principalmente en las formaciones de bosque esclerófilo mediterráneo y matorral arborecente esclerófilo mediterráneo y psamófilo mediterráneo según Luebert y Pliscoff (2006).

1.2.1.4 Aromo país

Acacia dealbata Link., perteneciente al género *Acacia*, de la familia de las Fabaceae, de origen australiano, introducido para uso ornamental, su primer registro en el país fue en 1869. Es un árbol siempreverde, de hasta 15 metros de alto. Hojas compuestas de 10-20 cm de largo, folíolos lineares de 3-4 mm de largo. Flores en capítulos, agrupadas en racimos de color amarillo. El fruto es una legumbre de 5 -9 cm. de largo, con semillas de 2-3 mm. Distribuida en Chile desde la Región de Valparaíso hasta la Región de Los Lagos, incluyendo el Archipiélago de Juan Fernández e Isla de Pascua. Se da de forma abundante en terrenos erosionados, pastizales y zonas ribereñas. Dentro de sus impactos potenciales, tenemos la reducción de diversidad bajo su copa, por los procesos alelopáticos producidos bajo su dosel, interrupción de flujos de agua y aumento de la erosión en las orillas de cursos agua. Las principales características que hacen a este árbol una especie invasora es su rápida dispersión, ya sea por agua, animales o actividades humanas, se reproduce ya sea por semillas o de forma vegetativa con gran éxito y germinando rápidamente después de incendios u otro tipo de perturbaciones. Además, rebrota vigorosamente desde los tocones (Fuentes *et al.*, 2014).

Calificada en 19 según el método AWRA (Australian Weed Risk Assessment) adaptado para la situación chilena, este método evalúa el potencial invasor de una especie (Pheloung et al., 1999; Fuentes et al., 2014).

1.2.1.5 Falsa Acacia

Robinia pseudoacacia L. perteneciente al género *Robinia*, de la familia de las Fabaceae, de origen norteamericano, introducido para uso ornamental, su primer registro en el país fue en 1869. Es un árbol caducifolio, de hasta 25 metros de alto. Hojas compuestas, imparipinnadas, generalmente, con espinas en la base. Cada hoja posee 3-10 folíolos de 2,5-4,5 cm de largo. Flores agrupadas en racimos, de color blanco con la base amarilla. El fruto es una legumbre de hasta 10 cm de largo, oblonga. Semillas de 4-7 mm de largo. Distribuida en Chile desde la Región de Valparaíso hasta la Región del Biobío, incluyendo Isla de Pascua. Se da de forma frecuente orillas de caminos, áreas ribereñas, bosques perturbados, pastizales, praderas, áreas quemadas, zonas urbanas y rurales. Dentro de sus impactos potenciales, tenemos la formación de densas poblaciones que desplazan la vegetación nativa, la supresión a especies intolerantes a la sombra, bajo su follaje y la competencia por polinizadores con las especies nativas. Las principales características que hacen a este árbol una especie invasora (AWRA 15) es su rápida dispersión, ya sea por agua, movimientos de tierra, animales o actividades humanas, se reproduce ya sea por semillas y de forma vegetativa por regeneración desde las raíces. El banco de semillas puede permanecer por más de 88 años activo en el suelo. Crece con gran éxito y en abundancia después de perturbaciones, se ha observado que después de incendios, aumenta la germinación y la densidad de plántulas (Fuentes *et al.*, 2014).

1.2.1.6 Pino radiata

Pinus radiata D. Don., perteneciente al género *Pinus*, de la familia de las Pinaceae, proveniente de California y México, introducido para uso ornamental y fines productivos, su primer registro en el país fue en 1885. Es un árbol perenne, de hasta 38 metros de alto. Hojas muy angostas en forma de aguja, llamadas acículas, de color verde oscuro, 6 -15 cm de largo las que crecen en grupos de tres. Conos seróticos asimétricos de 6-15 cm largo y 5-8 cm de ancho. Semillas aladas de 6-7 mm de largo. Distribuida en Chile desde la Región de Coquimbo a la Región de Los Ríos. Se da de forma abundante en praderas y pastizales, dunas costeras, zonas de matorral. Dentro de sus impactos potenciales, tenemos la acumulación de acículas en el suelo, eliminando la vegetación nativa e impidiendo su establecimiento. Las principales características que hacen a este árbol una especie invasora (AWRA 20), es su rápida dispersión por viento y su reproducción por semillas, además, la regeneración y dispersión se ven favorecidas por el fuego (Fuentes *et al.*, 2014).

1.3 Objetivos

1.3.1 Objetivo general

Conocer las estrategias de establecimiento inicial de tres especies arbóreas exóticas y tres nativas en condiciones de laboratorio.

1.3.2 Objetivos específicos

Cuantificar y evaluar el crecimiento inicial de la parte aérea y radicular de las especies escogidas en igualdad de condiciones.

Determinar si existen ventajas competitivas de las especies en la ocupación inicial de un sustrato homogéneo.

2 MATERIALES Y MÉTODOS

El ensayo de crecimiento inicial y ocupación del sustrato se realizó durante los meses de octubre y noviembre en la cámara de crecimiento vegetal, ubicada en del Laboratorio de Ecofisiología Vegetal y Genética de la Facultad de Ciencias Forestales y Conservación de la Naturaleza de la Universidad de Chile.

2.1 Materiales

Para el estudio se utilizaron 50 semillas previamente pretratadas de cada una de las seis especies evaluadas: *Cryptocarya alba*, *Quillaja saponaria*, *Acacia caven*, *Robinia pseudoacacia*, *Acacia dealbata*, y *Pinus radiata* (cuadro 1).

Cuadro 1: Detalle de la procedencia, tratamientos pregerminativos y capacidad germinativa de las semillas utilizadas, según especie.

Especie	Procedencia	Tratamiento pregerminativo	Cap. Germinativa (%)
<i>Acacia caven</i> "Espino"	Región Metropolitana marzo 2016	H ₂ SO ₄ x 60 + H ₂ O x 24 horas	98
<i>Quillaja saponaria</i> "Quillay"	Región de Coquimbo mayo 2016	H ₂ O x 24 horas	92
<i>Robinia pseudoacacia</i> "Acacia falsa"	Región Metropolitana julio 2016	H ₂ SO ₄ x 90 + H ₂ O x 24 horas	88
<i>Pinus radiata</i> "Pino radiata"	X Región F. Mininco septiembre 2016	H ₂ O x 24 horas	96
<i>Acacia dealbata</i> "Aromo país"	Región Metropolitana enero 2016	H ₂ SO ₄ x 45 + H ₂ O x 24 horas	85
<i>Cryptocarya alba</i> "Peumo"	Región Metropolitana abril 2016	H ₂ O x 24 horas Semillas germinadas	100

Se utilizaron tubos de ensayos de vidrio de 60 ml de volumen (2,5 cm de diámetro por 14,5 cm de largo). Cada tubo de ensayo se recubrió con papel metálico para evitar el fototropismo negativo. El sustrato que se utilizó corresponde a arena (tamizada a 2,25 mm y esterilizada en la estufa a 70°C por 24 h.), esto permitió extraer las plántulas con mayor facilidad y separar las raíces minimizando su perturbación y pérdida de raicillas.

Se utilizó una cámara de crecimiento modelo MGC—450HPY-2, equipada con control de temperatura, humedad; e iluminación (día – noche). La cámara posee un sistema de circulación de aire que homogeneiza las condiciones al interior. La temperatura sin luz va desde 0 - 50° C y de 10 – 50° C con luz, poseen una estabilidad de ± 1° C. La humedad se controla en un rango de 50 - 90% de humedad relativa. La intensidad de la luz varía de 0 a 25.000 Lx.

Para el secado de las muestras se usó una estufa con aire forzado marca BINDER, programable en temperatura, 5° C por sobre la temperatura ambiente hasta 300° C con precisión de un grado, además, se puede programar para varios días de funcionamiento continuo.

Las muestras fueron pesadas en una balanza de alta precisión de diezmilésimas (cuatro decimales), provista de un bloque de pesaje electromagnético, que garantiza máxima precisión y fiabilidad.

2.2 Métodos

El ensayo de crecimiento inicial y ocupación del sustrato se llevó a cabo en tubos de ensayo que fueron llenados con 80 g de arena, los cuales fueron mantenidos a capacidad de contenedor, cuyo valor fue establecido preliminarmente por medio de porómetros de suelo (apéndice I). Además, la cámara fue programada con un ciclo de 16 horas con luz de día (100%, 25.000 Lx.) y 8 horas noche (0%, 0 Lx.). La temperatura se programó en 20°C y la humedad relativa en 100%, ambas de forma constante. Para evitar pudrición por hongos, se realizó una aplicación con pomarzol (2 g l⁻¹) en las semanas primera y cuarta.

Las mediciones se realizaron cada siete días a partir de la fecha de instalación, se extrajeron 10 plántulas por especie, según el protocolo establecido y se realizaron las siguientes mediciones para cada una de ellas; longitud de la parte aérea y radical, el peso fresco de las partes aérea, radical y los cotiledones, estos últimos fueron pesados aparte para evitar errores de muestreo por la diferencia de tamaño de semilla, además, se determinó la longitud total radical según el método de las intersecciones (Newman, 1966; Böhm, 1979) (Figura 2). Por último, luego del proceso de secado se registró el peso seco de cada sección de la planta. Los datos obtenidos, fueron procesados y se determinó la densidad de raíces, el contenido de agua o humedad y velocidad de crecimiento de cada parte; además, se construyeron dos índices de tallo/raíz.

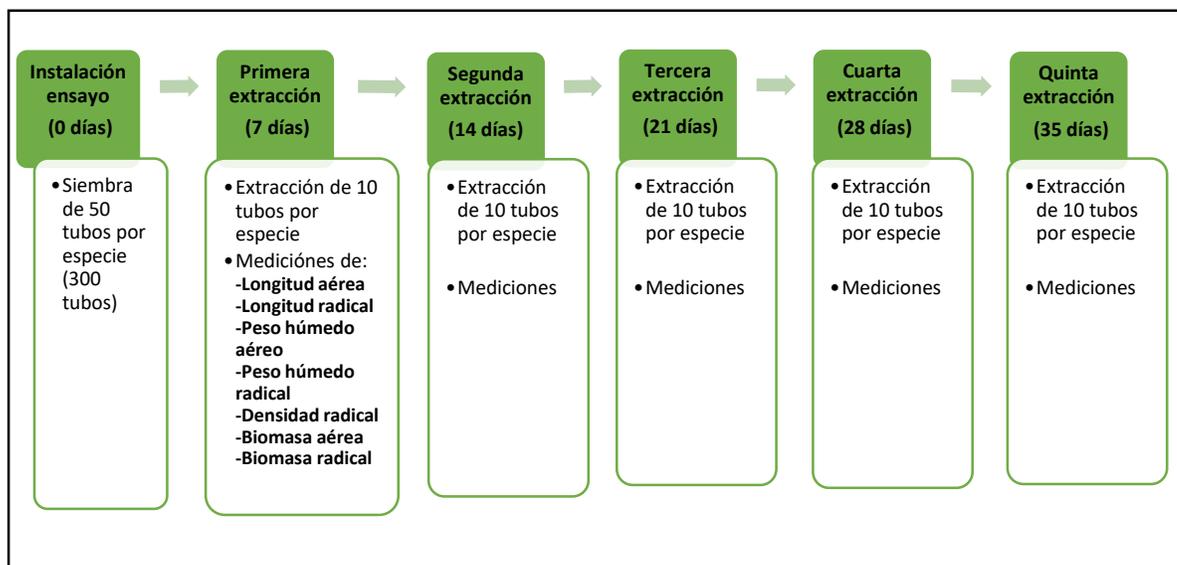


Figura 2: Diagrama del ensayo de crecimiento inicial y ocupación del sustrato.

2.2.1 Cuantificación del crecimiento inicial de la parte aérea y radical.

Para la extracción y medición de las plantas correspondientes de cada semana se siguieron los pasos detallados a continuación:

1. Primero se extrajeron de la cámara de crecimiento 10 plántulas (tubos) de cada especie, se dispusieron en un porta-tubos y se efectuó el transporte de los tubos con plántulas a otro sector, adaptado para tal efecto, donde se realizaron las mediciones y procedimientos de separación.
2. Luego se identificó y marcó el cuello de la planta, se separó cuidadosamente las plántulas del sustrato. Además, se efectuó un registro fotográfico de la plántula completa con un instrumento de referencia.
3. A continuación, se seccionaron las plántulas en parte aérea, radical y cotiledones con un bisturí y se midió la longitud de la parte aérea y parte radical con una regla, además, se registraron los pesos frescos de la parte aérea, cotiledones y parte radical con una balanza de precisión de cuatro dígitos.
4. Adicionalmente, se realizó la medición de la longitud radicular total, con láminas reticuladas. Las raíces se introdujeron en un plato transparente con una lámina reticulada de 0,5 cm con un volumen de agua, para evitar superposición y lograr un espaciado al azar, luego se contaron el número de intersecciones entre las raíces y las líneas verticales y horizontales (Miranda, 2004).
5. Finalmente, cada una de las muestras fueron llevadas a la estufa de secado a 65° C hasta alcanzar peso constante, se fijó el tiempo de secado que requieren las muestras en 24 horas, ya que es suficiente por el tamaño de las muestras. Luego cada muestra se pesó en la balanza de precisión y registraron los pesos secos o biomasa obtenidos para cada sección de la plántula.

Los datos obtenidos, fueron procesados y se determinó la humedad y velocidad de crecimiento de cada parte, y la densidad de raíces por el método de Newman (1966). Además, se construyeron dos índices de tallo/raíz, para biomasa y longitud.

Los pesos frescos (Apéndice IV) de cada parte, no fueron considerados en los resultados, ya que no aportaban datos relevantes y presentaron una gran variabilidad. Se presumió que las condiciones de temperatura del lugar en el que se realizaron las mediciones pueden haber afectado estos datos.

2.2.1.1 Humedad

La humedad fue calculada según la ecuación 1. Se determinó para la parte aérea y la parte radical (Apéndice V), pero no fueron discutidas, ya que no aportaban datos relevantes para el estudio principalmente por las dudas asociadas a la medición del peso fresco.

Ecuación 1:

$$H = \frac{(\text{peso fresco} - \text{peso humedo})}{\text{peso seco}} * 100$$

2.2.1.2 Velocidad de crecimiento

La velocidad de crecimiento fue calculada según la ecuación 2. Se determinó para la parte aérea y la parte radical.

Ecuación 2:

$$V = \frac{\text{Longitud}}{\text{días}}$$

2.2.1.3 Densidad de raíces

La densidad de raíces representa la distribución espacial del sistema radicular y es la media aritmética entre el largo de raíces en relación con un plano en tres dimensiones o volumen de suelo (Ecuación 3). Esta medición permitió interpretar de mejor forma la eficiencia en la absorción de nutrientes y agua (Mengel y Kirkby, 1982).

Ecuación 3:

$$Lv = \frac{\text{Longitud radical total (cm)}}{\text{Volumen suelo (cm}^3\text{)}}$$

Lv, por sus siglas en inglés o densidad, según Mengel y Kirkby (1982).

Para calcular la longitud radical total se utilizó el método de las intersecciones propuesto por Newman (1966) y simplificada por Böhm (1979), de acuerdo con la ecuación 4.

Ecuación 4:

$$R = N * \text{Factor de longitud}$$

Donde R, es la longitud radical total, N es el número de intersecciones y el factor de longitud puede variar entre 0,393; 0,786; 1,57 o 3,93 para grillas de 0,5; 1; 2 y 5 cm respectivamente. En este caso, los tamaños de las raíces medidas fueron menores a un metro, por lo que se utilizó una lámina reticulada de 0,5 cm (Miranda, 2004).

2.2.1.4 Índice tallo / raíz

Se construyeron dos índices, longitud de tallo/ longitud de raíz y biomasa tallo/ biomasa raíz (apéndice VI), este último no fue considerado para los análisis ya que, presentaba pocos datos debido a que existieron algunas especies que para varias semanas presentaron valores muy cercanos a cero, que no pudieron ser registrados incluso por la balanza de cuatro decimales.

2.2.2 Análisis estadístico

El análisis inicial propuesto fue un análisis de varianza, para un diseño factorial completamente aleatorizado de dos factores, especie (seis niveles) y tiempo (cinco niveles), con trece variables respuestas (longitud de la parte aérea y radical, peso fresco de la parte aérea, radical y cotiledón, peso seco de parte aérea, radical y cotiledón, densidad radical y contenido de agua o humedad y velocidad de crecimiento de cada parte. Este análisis fue descartado ya que, al probar los supuestos de normalidad de los residuos y homogeneidad de las varianzas, los resultados fueron negativos inclusive al tratar de estandarizar los datos.

Se optó entonces por la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Se realizó una prueba paramétrica independiente para cada semana. Las pruebas se llevaron a cabo con un nivel de confianza de $\alpha = 0,05$. Además, se realizó una comparación de a pares y el procedimiento usado para juzgar la significancia de las comparaciones múltiples postuladas es el descrito en Conover (1999), que corresponde a una prueba LSD de Fisher, pero para pruebas no paramétricas (Balzarini *et al.*, 2008). Los análisis estadísticos se realizaron con el software estadístico InfoStat (Di Renzo *et al.*, 2016).

2.2.3 Determinación de ventajas competitivas

Este trabajo se enfocó en la etapa de establecimiento de las plantas, descrito por Lockwood *et al.* (2005). Con los datos, de las variables antes medidas, se realizó un análisis multivariado de componentes principales (ACP). El análisis de componentes principales y los gráficos conocidos como “biplot” permiten reducir la dimensión y examinar todos los datos en un espacio de menor dimensión que el espacio original de las variables. Además, permite identificar asociaciones entre observaciones, entre variables y entre variables y observaciones (Balzarini *et al.*, 2008). Se consideraron todas las variables medidas para el análisis de componentes principales (longitud de la parte aérea y radical, peso seco aéreo, radical y cotiledón, peso fresco aéreo, radical y cotiledón; humedad aérea y radical densidad de raíces, velocidad de crecimiento aéreo y radical). Adicionalmente, se realizó una recopilación de antecedentes sobre las estrategias de establecimiento inicial que ayudó a la discusión e interpretación de las asociaciones observadas en los ACP.

También, se realizó una clasificación de las especies, donde se utilizó un método de estandarización Feature Scaling o MinMax Scaler (ecuación 5), este procedimiento permitió llevar los promedios de cada variable por especie a un número entre cero y uno con límites definidos (máximo y mínimo de cada variable).

Ecuación 5:

$$Y = \frac{\bar{x} \text{ var} - \text{Min var}}{\text{Máx var} - \text{Min var}}$$

Luego estos se promediaron (ecuación 6) y se obtuvo un número único para cada especie que permitió elaborar un listado de mayor a menor según el valor de ranking obtenido en la ecuación 6, donde se consideraron nueve variables (longitud de la parte aérea y radical, peso seco aéreo, radical y cotiledón, densidad de raíces, velocidad de crecimiento aéreo y radical y índice de longitud de tallo/ longitud de raíz). Adicionalmente, se realizó un ranking con las mismas variables antes nombradas sin la biomasa de cotiledón para evitar introducir algún error por la diferencia de tamaño de semilla, pero el ranking mantuvo su orden por lo que se consideró sólo el primer cálculo.

Ecuación 6:

$$\text{Ranking} = \frac{1}{9} * \text{var 1} + \frac{1}{9} * \text{var 2} + \dots + \frac{1}{9} * \text{var 9}$$

De esta manera se determinó que especies tienen una mejor estrategia competitiva en la ocupación inicial de un sustrato homogéneo y se construyó el ranking.

3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 Cuantificación y evaluación del crecimiento inicial de la parte aérea y radical.

A continuación, se presentan los resultados obtenidos del ensayo, para la parte aérea, radical y cotiledones de las especies estudiadas. Debido a que la cosecha de material involucró la muerte de los ejemplares, cada semana se evaluó un grupo de plantas diferentes.

3.1.1 Parte aérea

En la primera semana (siete días después de la siembra), solo *A. caven*, registró presencia de parte aérea (Figura 3).

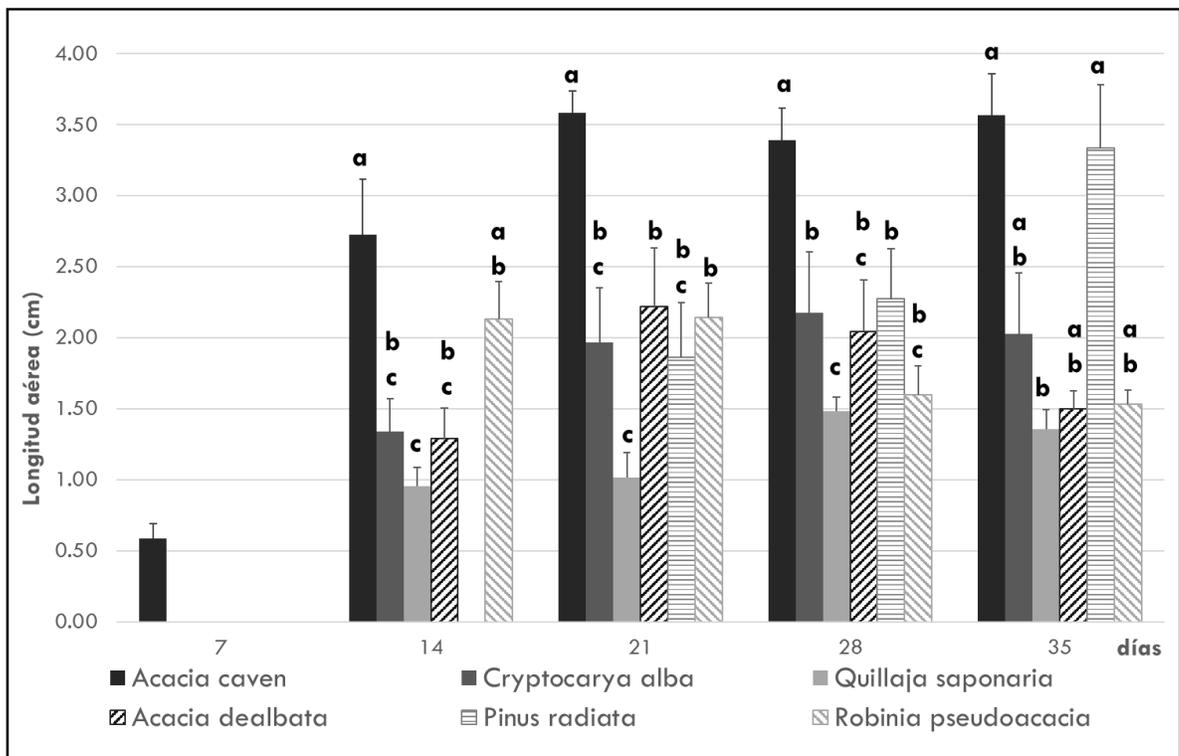


Figura 3: Longitud de la parte aérea (media \pm error estándar con $n=10$). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies, en la semana de evaluación.

Para la segunda semana, 14 días, se observó la ausencia de parte aérea para *P. radiata*, además, *Q. saponaria* fue la especie que tuvo una longitud aérea significativamente menor que *A. caven* y *R. pseudoacacia*. Mientras que, *A. caven* tuvo una longitud aérea mayor que *C. alba*, *Q. saponaria* y *A. dealbata* (Figura 3).

A los 21 y 28 días se observó diferencias significativas en la longitud aérea donde *A. caven* incrementó aproximadamente en un 24% su parte aérea siendo significativamente mayor que el incremento de las otras especies estudiadas. También, en ambas semanas se observa que *Q. saponaria* fue la especie que tendió a crecer menos, presentando diferencias significativas con *A. caven*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia* el día 21, mientras que el día 28 presentó

diferencias significativas con *A. caven*, *C. alba* y *P. radiata*. Finalmente, a los 35 días se observa que *Q. saponaria* tiene un incremento significativamente menor que *A. caven* y *P. radiata* y estas dos tendieron a crecer más que las otras especies del ensayo (Figura 3).

La tendencia de crecimiento que mostró *P. radiata* fue también observada por Sorol *et al.* (2012), para *Acrocomia aculeata* en un ensayo de similares características realizado en perlita, sustrato igualmente inerte y evaluado cada semana a partir de la siembra por ocho semanas. Según Villar *et al.* (2004), el crecimiento de la parte aérea está regulado por las presiones selectivas a las que está sometida la plántula, entre crecimiento aéreo y aumentar su capacidad de captar luz y dióxido de carbono o bien, aumentar su supervivencia, con una mayor asignación de biomasa a las raíces, consiguiendo así captar más agua y nutrientes minerales del suelo.

Además, Villar *et al.* (2014), asegura que una fuerte inversión en biomasa de raíz hace que la inversión en hojas sea muy baja. Por lo que se podría esperar que las especies con menor crecimiento aéreo estén realizando una inversión en su parte radical o bien tengan un bajo crecimiento generalizado.

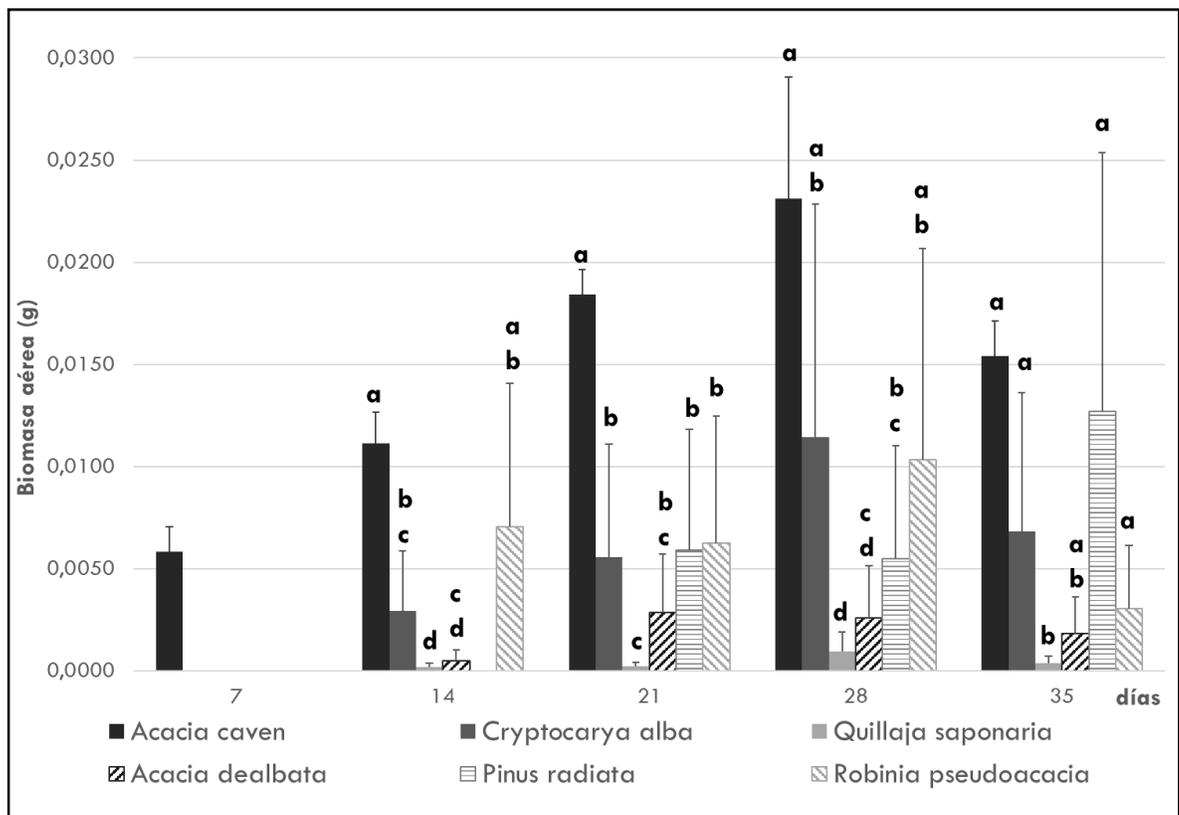


Figura 4: Biomasa aérea (media \pm error estándar con n=10). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación.

Como muestra la figura 4, a los 14 días, *A. caven* y *R. pseudoacacia* fueron las especies que presentaban mayor biomasa aérea, sin diferencias significativas entre ellas, mientras que *Q. saponaria* junto a *A. dealbata*, presentaron la menor biomasa, también, sin diferencias significativas entre ellas. Además, *P. radiata* no registró parte aérea a los 14 días.

A los 21 días se observó diferencias significativas de *A. caven* con el resto de las especies, presentando un mayor desarrollo de biomasa aérea (Figura 4).

Para los 28 y 35 días casi no se observan diferencias significativas entre las especies, pero las que tendieron a presentar un menor crecimiento fueron que *Q. saponaria* y *R. pseudoacacia*. Mientras que, para los 35 días en particular, las que tendieron a acumular mayor biomasa aérea fueron *A. caven* y *P. radiata* (Figura 4).

Los resultados de biomasa aérea observados concordarían con algunos autores que indican que la asignación de la biomasa a los diferentes órganos de la planta varía mucho con el desarrollo ontogenético (Villar *et al.*, 2004; Pallardy, 2007). Esto explicaría la alta variabilidad de asignación de biomasa aérea que realizaron las especies utilizadas.

Además, Villar *et al.* (2004), indica que las especies caducifolias poseen mayor biomasa aérea que las perennifolias durante su fase inicial, ya que la caducidad de su hoja les da una mayor tasa de crecimiento. Esto no se observó con claridad durante el ensayo ya que *R. pseudoacacia* y *A. caven*, ambas caducifolias tendieron a asignar mayor biomasa aérea durante los 14 días, pero, *A. dealbata*, también caducifolia, fue de las especies que tendió a acumular menor biomasa durante todo el ensayo (Figura 4).

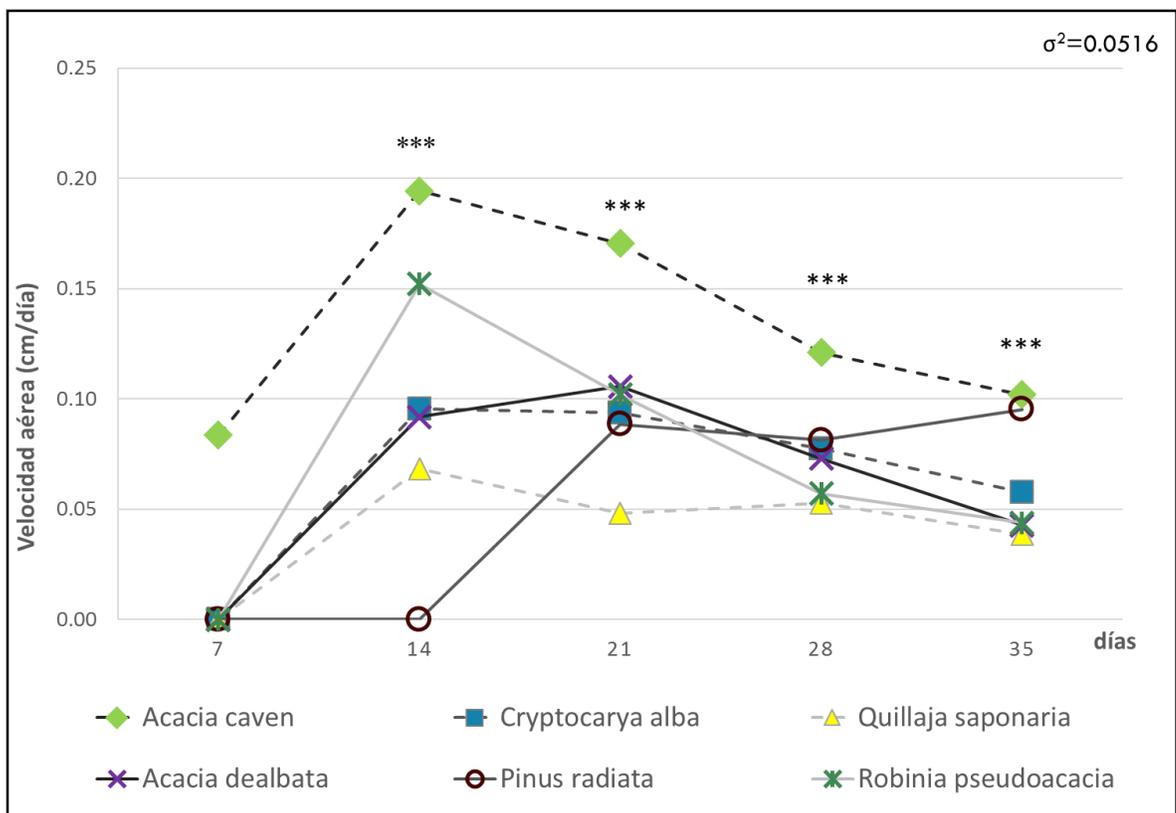


Figura 5: Velocidad de crecimiento de la parte aérea. Los asteriscos representan que existen diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies para esa semana.

En general se observó que todas las especies luego de alcanzar un máximo de velocidad de crecimiento, ya sea en la segunda o tercera semana, tendieron a disminuir o mantener su tasa

de crecimiento excepto por *P. radiata* que tiende a seguir aumentando hasta la semana 35 (Figura 5). Además, se observó que para la totalidad del ensayo *A. caven* presentó una velocidad de crecimiento de la parte aérea significativamente mayor que el resto de las especies estudiadas. Mientras que, *C. alba* presentó una velocidad de crecimiento significativamente mayor que *R. pseudoacacia*, *A. dealbata* y *Q. saponaria* para la totalidad del ensayo. Finalmente, *Q. saponaria* presentó una velocidad de crecimiento de su parte aérea significativamente menor que *A. caven*, *C. alba*, *P. radiata* y *R. pseudoacacia*, también, para el total de semanas medidas (Figura 5).

También, fue posible distinguir en la figura 5 tres comportamientos similares, por un lado *A. caven* y *R. pseudoacacia* que comenzaron de forma muy rápida y luego de alcanzar su máximo de velocidad de crecimiento en la segunda semana comenzaron a disminuir de forma notoria. Por otra parte, *C. alba*, *A. dealbata* y *Q. saponaria* presentaron un comportamiento similar donde luego de alcanzar la velocidad máxima de crecimiento de su parte aérea estas tienden a estabilizar y/o disminuir su velocidad de crecimiento, pero de forma menos drástica que las especies anteriormente descritas. Mientras que, *P. radiata* presenta un comportamiento complemente diferente pues presenta una fase de retardación inicial mayor, pero luego de alcanzar su máximo de velocidad de crecimiento se estabiliza y tiende a seguir aumentando la velocidad con la que crece su parte aérea.

Lo anterior podría deberse a que luego de alcanzar el máximo de velocidad de crecimiento las plántulas comienzan a depender exclusivamente del medio (fuentes externas), coincidiendo con lo descrito por Kitajima y Fenner (2000), que señalaron que se podría considerar que la planta ha pasado la etapa de plántula cuando comienza a depender exclusivamente de fuentes externas, por lo que evidenciarían esta reducción o estabilización de su velocidad de crecimiento. Las plántulas se desarrollaron en un medio casi estéril como la arena, por lo que al depender exclusivamente de este no pueden sustentar esas velocidades de crecimiento, excepto por *P. radiata* que se ha estudiado que a pesar de bajar su rendimiento maderero se establece y crece sin problemas en sustratos de este tipo (Schlatter, 1977), lo que coincide con su comportamiento antes descrito.

Generalmente, el patrón de crecimiento de un organismo describe una curva sigmoidea, de tres fases. La primera fracción describe la retardación y pérdida de masa seca durante la germinación, para el desarrollo del embrión, luego acusa un crecimiento expo-lineal y, finalmente, después de alcanzar el máximo de velocidad de crecimiento este entra en una meseta estacionaria donde el crecimiento comienza a decrecer (Barrera *et al.*, 2010). Este patrón se ha observado para el índice de área foliar, la acumulación de biomasa aérea y tasa de crecimiento o velocidad (g./días) en diferentes especies como *Canavalia ensiformis* L., *Zea mays* L., *Lycopersicon esculentum* Mill. (Ortiz *et al.*, 2005; Solorio *et al.*, 2009; Hernández y Soto, 2012).

3.1.2 Crecimiento de raíces

La elongación de la raíz de las plantas leñosas es variable y depende principalmente del genotipo, la edad del árbol, la estación, el sitio y las condiciones ambientales. La tasa de elongación puede ir de una fracción de milímetros hasta más de 25 mm por día, durante el periodo de mayor crecimiento activo (Pallardy, 2007).

En la primera semana, *P. radiata* no germinó, por lo cual no registró parte radical (Figura 6).

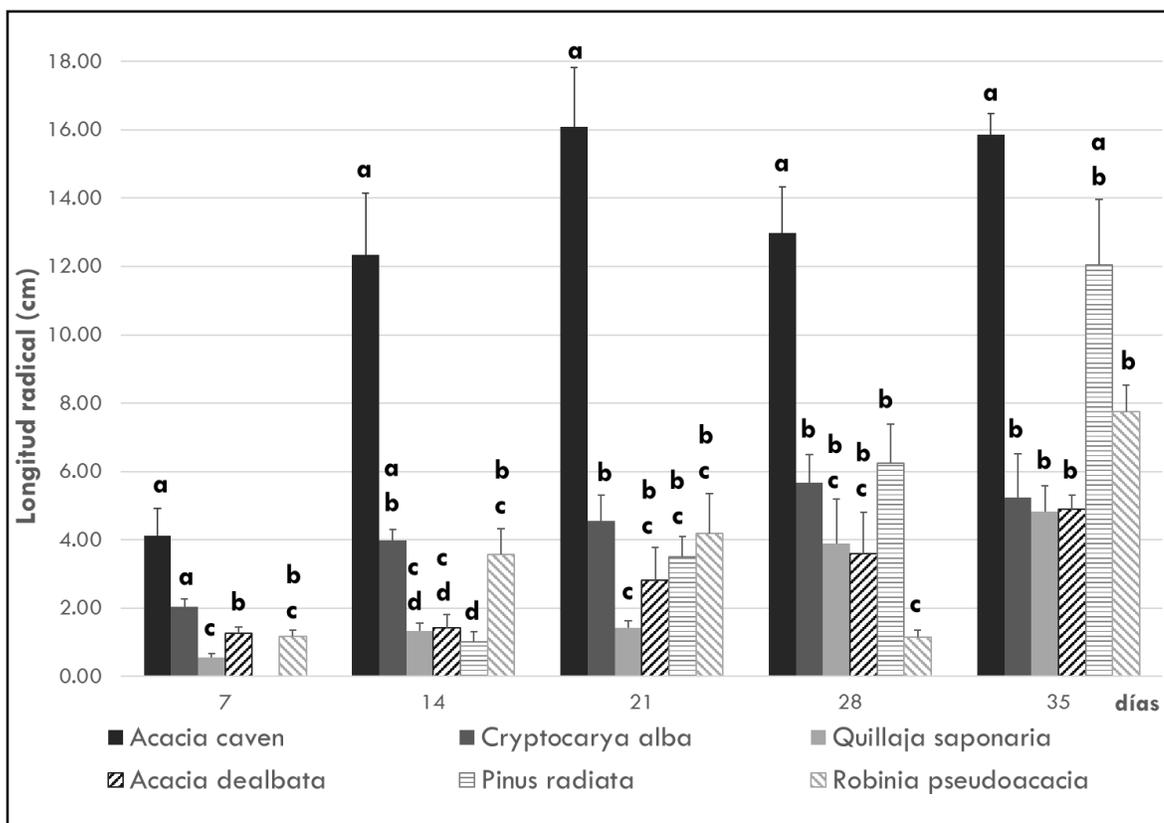


Figura 6: Longitud de la parte radical (media \pm error estándar con $n=10$). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación.

La figura 6 muestra que la primera semana (7 días), *A. caven* y *C. alba* fueron las especies que presentaron una longitud radical significativamente mayor que las demás especies estudiadas, y *A. dealbata* presentó una longitud de raíz significativamente mayor que *Q. saponaria*.

Para la segunda semana, 14 días, se observó la formación de raíces en *P. radiata*. También, se observó que *A. caven* presentó una longitud radical significativamente mayor que *A. dealbata*, *R. pseudoacacia*, *P. radiata* y *Q. saponaria*. Además, la longitud radical de *P. radiata* fue significativamente menor que *A. caven*, *C. alba* y *R. pseudoacacia* (Figura 6).

Para los días 21 y 28, se observó que *A. caven* presentó una longitud radical significativamente mayor que el resto de las especies evaluadas. Además, se observó a los 21 días que *Q. saponaria* presentó una longitud radical significativamente menor que *A. caven*, *C. alba*, mientras que a los 28 días la longitud radical de *R. pseudoacacia* fue significativamente menor que *A. caven*, *C. alba* y *P. radiata* (Figura 6).

En el caso de la última semana de evaluación 35 días se observó que *A. caven* presentó una longitud de raíces significativamente mayor que *A. dealbata*, *C. alba*, *R. pseudoacacia* y *Q. saponaria*, mientras que no presentó diferencias significativas con *P. radiata* (Figura 6).

Las elongaciones radiculares observadas podrían deberse a que las plantas en general profundizan sus raíces para asegurar la obtención de agua en los períodos de sequía que ocurren en los ambientes mediterráneos en la época estival debido a las adaptaciones que desarrollaron sus progenitores (Villar *et al.*, 2004; Villar *et al.*, 2014).

Además, Laynez-Garsaball *et al.* (2007), indican que la proliferación de la raíz permitiría la exploración de un mayor volumen de suelo y asegurar más tiempo de sobrevivencia a la planta. Un caso visible de esto es tamarugo que posee un doble sistema de raíces, y en su fase inicial de plántula desarrolla rápidamente una raíz pivote que alcanza una longitud de 80 a 120 cm de largo, mientras el vástago tiene solo entre 8 y 12 cm, bajo condiciones donde la napa freática es muy profunda, ya que en situaciones con napas freáticas superficiales esto no se observa (Acevedo *et al.*, 2007). Según lo expuesto en la figura 6, un comportamiento similar al antes mencionado, con gran elongación inicial de su pivote sería presentada por *A. caven* (Benedetti, 2012 a).

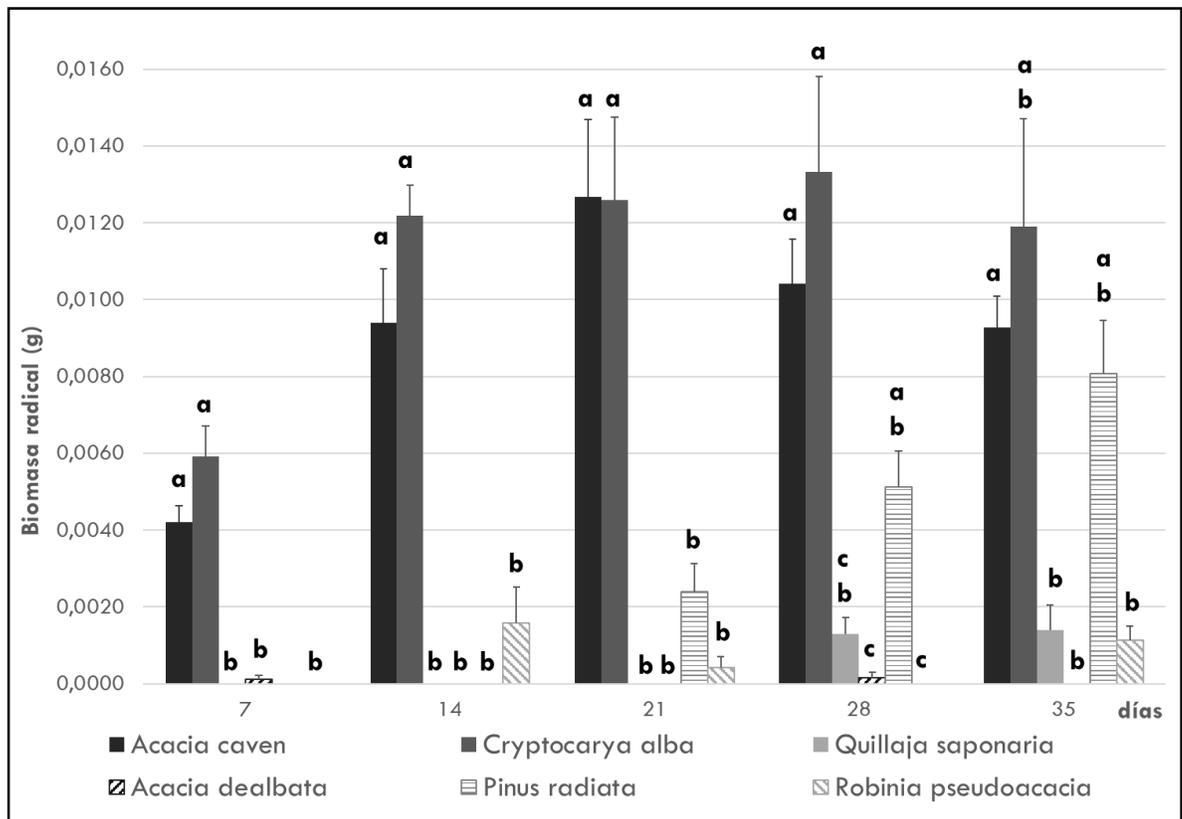


Figura 7: Biomasa radical (media \pm error estándar con $n=10$). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación.

En el caso de la biomasa radical, se observó que las especies *A. caven* y *C. alba* fueron las que registraron una biomasa radical significativamente mayor a las otras especies analizadas en los días 7, 14 y 21. Mientras que, para el resto de las especies no se observan diferencias significativas entre ellas y presentaron una baja acumulación de biomasa radical (Figura 7).

Para la cuarta semana de evaluación (28 días), *A. caven*, *C. alba* y *P. radiata* presentaron una biomasa radicular significativamente mayor que *A. dealbata* y *R. pseudoacacia* (Figura 7).

Finalmente, en la figura 7 se evidenció que a los 35 días *A. caven* presentó una biomasa radicular significativamente mayor que *Q. saponaria*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*.

Estos resultados de biomasa radical concordarían con lo evidenciado por Villar *et al.* (2004), que describe que el peso de las semillas les confiere ciertas ventajas y una semilla grande origina plántulas con mayor biomasa. Además, indica que el peso de la semilla esta correlacionado positivamente con el crecimiento de la raíz; es decir, las plántulas emergidas de semillas grandes tienden a invertir preferentemente en biomasa radical, concordando en el caso de *C. alba* que realizó, como se esperaba, una fuerte inversión en biomasa radical, dada la baja inversión que realizó en biomasa aérea, coincidiendo con lo descrito por Villar *et al.* (2014) (Figura 7). Además, podemos mencionar desde el punto de vista ecológico, una planta con mayor biomasa radical tendría un crecimiento más lento de sus órganos, como se observa a continuación, pues tarda más en hacer tejidos más densos, pero a cambio podría tener algunas ventajas y una mayor supervivencia.

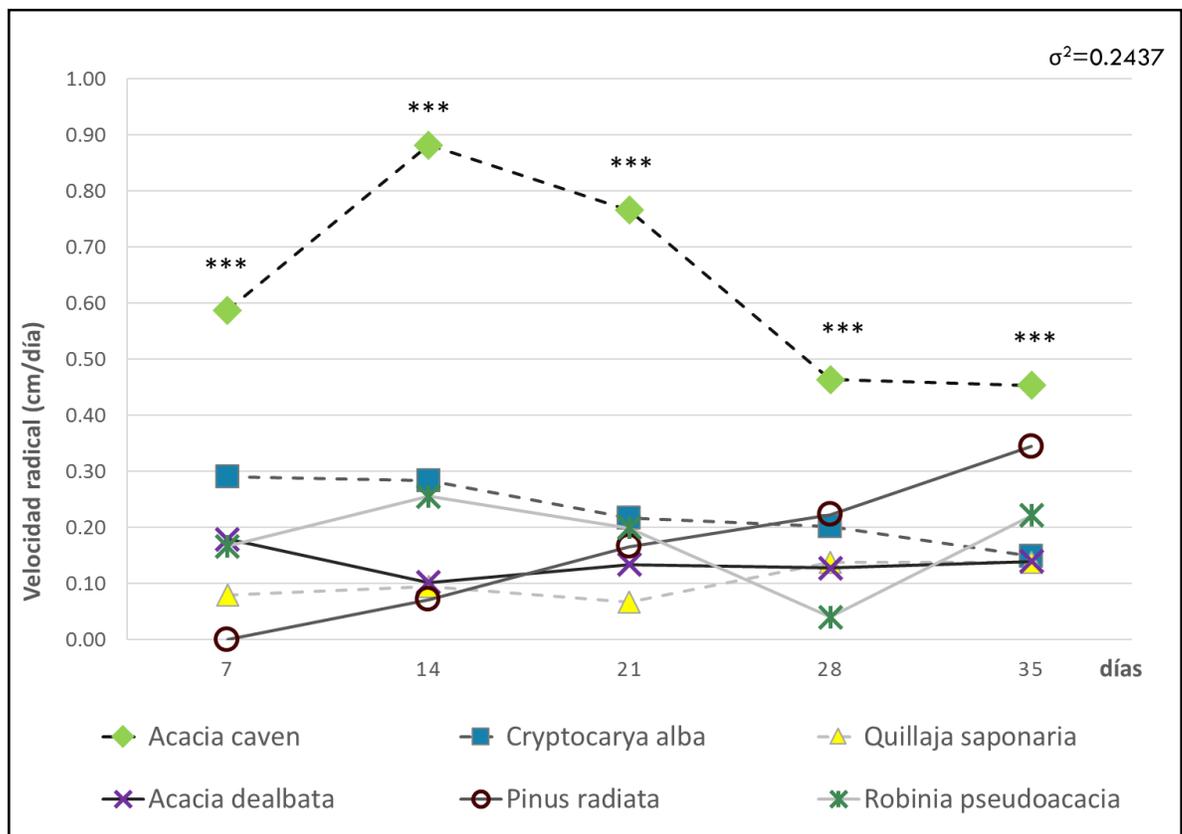


Figura 8: Velocidad de crecimiento de la parte radical. Los asteriscos representan que existen diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre especie para esa semana.

Al evaluar la totalidad del ensayo se observa que *A. caven* presentó una velocidad de crecimiento de la parte radical significativamente mayor que el resto de las especies estudiadas. Además, *Q. saponaria* presentó una velocidad de crecimiento de su parte radical significativamente menor que todas las otras de las especies analizadas durante todo el ensayo. Mientras *C. alba*, *P. radiata*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*, no presentan diferencias entre ellas al analizar el total del ensayo (Figura 8).

También, fue posible distinguir en la figura 8 tres comportamientos similares, por un lado *A. caven* y *R. pseudoacacia* que muestran un ascenso donde alcanzaron su máxima a los 14 días y luego un descenso y posterior estabilización en la velocidad de crecimiento de su parte radical. Por otra parte *C. alba*, *A. dealbata* y *Q. saponaria* presentaron un comportamiento similar donde estas tendieron a crecer de forma estabilizada durante todo el ensayo aumentando y/o disminuyendo su velocidad de crecimiento, pero de forma muy sutil. Por otro lado, *P. radiata* presenta un comportamiento diferente pues presenta un retardo inicial, pero fue aumentando la velocidad de crecimiento radical de forma constante. Para el final del ensayo, su velocidad de crecimiento radical seguía en alza (Figura 8).

El comportamiento de la velocidad de la raíz podría deberse a que una proliferación mayor de la raíz permitiría la exploración de un mayor volumen de suelo y, como consecuencia, una sobrevivencia mayor de la planta (Lloret *et al.*, 1999; Villar *et al.*, 2014). Donde en este caso destaca la gran elongación inicial de *A. caven* (Benedetti, 2012 a) y el aumento constante de velocidad de crecimiento de la parte radical de *P. radiata*, presentando ambas valores medios similares al final del ensayo, 35 días (Figura 8).

Por otra parte, la gran diferencia de *A. caven* en la velocidad radical con las demás especies analizadas, podría deberse a su gran plasticidad y adaptación a climas mediterráneos, ya que para combatir la sequía y aumentar su supervivencia, elonga a mayor velocidad su parte radical, y presenta una estrategia diferente en la elongación inicial de su raíz principal (Lloret *et al.*, 1999; Laynez-Garsaball *et al.*, 2007; Benedetti, 2012 a; Villar *et al.*, 2014).

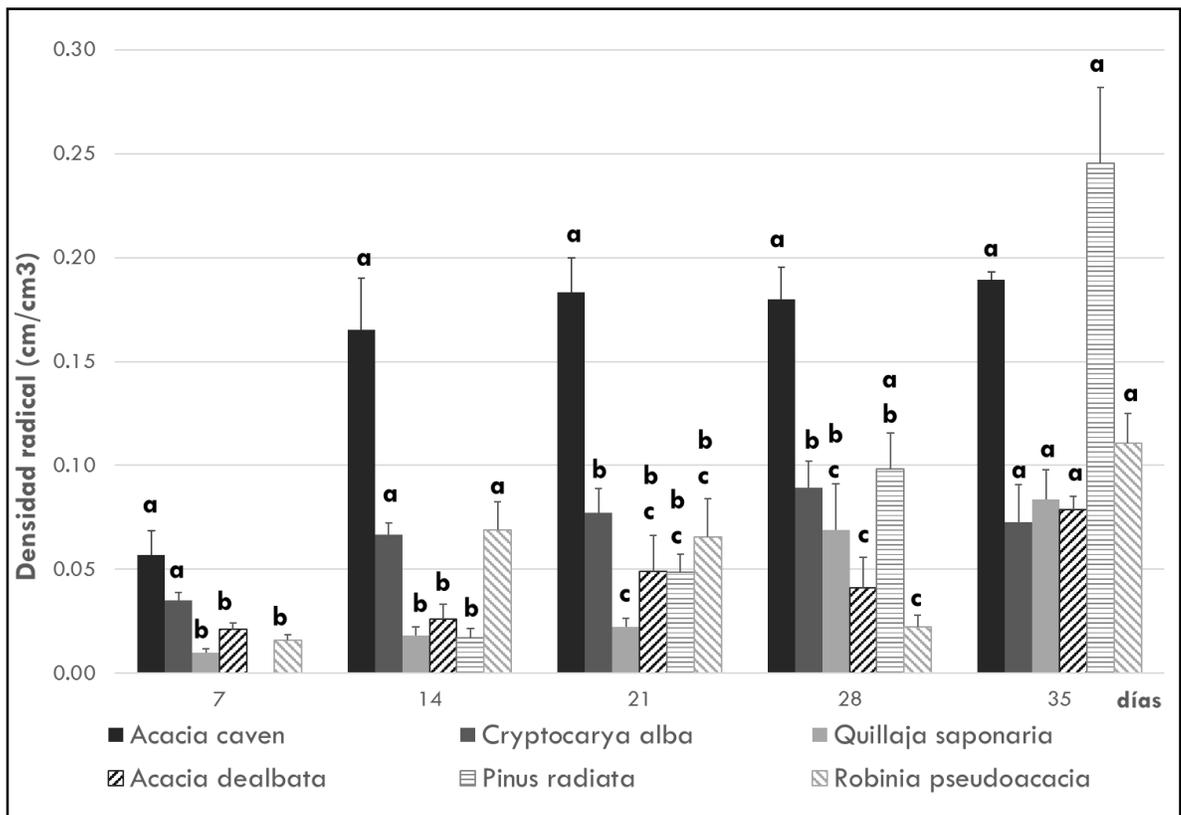


Figura 9: Densidad radical (Lv) (media \pm error estándar con n=10). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación.

Según la figura 9, a los 7 días *A. caven* y *C. alba* no presentaron diferencias significativas entre ellas y tuvieron una densidad radical significativamente mayor que las otras especies, mientras que el resto de las especies no presentaron diferencias significativas en densidad de raíces entre ellas. Además, *P. radiata* no presentó parte radical por lo que no es posible observar su densidad para esta semana.

A los 14 días las especies con densidad radical significativamente mayor fueron *A. caven*, *C. alba* y *R. pseudoacacia*, sin presentar diferencias significativas entre ellas. Mientras que, el resto de las especies *P. radiata*, *A. dealbata* y *Q. saponaria*, presentaron valores significativamente más bajos en densidad radical (Figura 9).

Para los 21 días (Figura 9), *A. caven* es la que presentó una densidad de raíces significativamente mayor a el resto de las especies, y *C. alba* fue significativamente mayor en densidad de raíces que *Q. saponaria*.

El día 28 *A. caven* presentó una densidad de raíces significativamente mayor que *A. dealbata*, *C. alba*, *R. pseudoacacia* y *Q. saponaria*. Además, *P. radiata* fue significativamente mayor en densidad de raíces que *A. dealbata* y *Q. saponaria*. En cambio, el día 35, la diferencia en densidad de raíces se pierde, ya que no se observan diferencias significativas entre las especies (Figura 9).

De igual forma, se observó la tendencia de *A. caven* a tener mayor densidad radical durante todos los períodos de evaluación, tendencia que mostró *P. radiata*, en las dos últimas determinaciones, incluso presentando un valor promedio mayor en la última semana de medición (Figura 9).

En general se observó una tendencia a aumentar la densidad radical (Lv) con el tiempo, de todas las especies (Figura 9), igual que lo señalado para *Leucaena leucocephala*, donde se midieron 5 plantas por tratamiento a los días 15, 30, 45, 60 y 110 días después de la germinación, sembradas en tubos de PVC con suelo franco arenoso (Guevara y Guenni, 2013).

Los resultados de densidad radical (Lv) según Acevedo (1979), están dados porque esta propiedad determina la absorción de agua y la distancia que recorre el agua hacia la superficie de absorción, por lo que todas las especies aumentaron su densidad radical incluso en condiciones favorables, estando siempre a capacidad de contenedor. Además, Acevedo (1979), señala que el crecimiento radical, también, está regulado por el crecimiento de los otros órganos de la planta. Esto concuerda con lo visto anteriormente ya que las especies que tendieron a desarrollar más su parte aérea, también, tendieron a presentar una mayor densidad radical.

3.1.3 Cotiledón



Figura 10: Semillas de las especies utilizadas en el ensayo. De izquierda a derecha: *Acacia cavem*, *Cryptocarya alba*, *Quillaja saponaria*, *Robinia pseudoacacia*, *Acacia dealbata*, *Pinus radiata*.

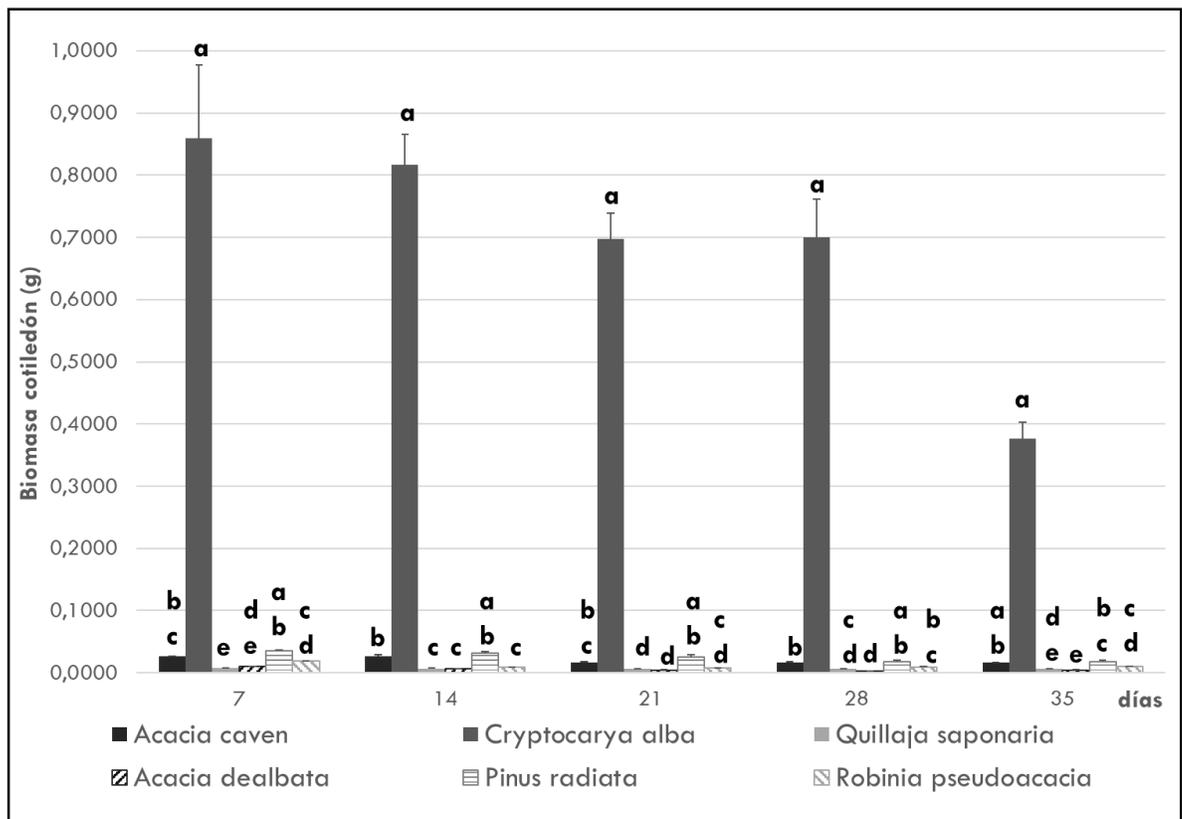


Figura 11: Biomasa del cotiledón (media \pm error estándar con $n=10$). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación.

En la figura 11, se observa que a los 7 días *C. alba* presentó una biomasa de cotiledón significativamente mayor que *A. cavem*, *Q. saponaria*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*. Además, *Q. saponaria* presentó una biomasa de cotiledón significativamente menor que *C. alba*, *A. cavem*, *P. radiata* y *R. pseudoacacia*.

A los 14 días *C. alba* siguió presentando una biomasa de cotiledón significativamente mayor que *A. caven*, *Q. saponaria*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*. Además, se observa que *A. caven* presentó una biomasa de cotiledón significativamente mayor que *Q. saponaria*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*. Mientras que *Q. saponaria*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia* no presentaron diferencias significativas entre ellas y presentaron una biomasa de cotiledón significativamente menor que *C. alba*, *A. caven* y *P. radiata* (Figura 11).

En la tercera semana de medición, 21 días, se observó que *C. alba* siguió presentando biomasa de cotiledón significativamente mayor que *A. caven*, *Q. saponaria*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*. Mientras que *Q. saponaria* y *A. dealbata* presentaron una biomasa de cotiledón significativamente menor que *C. alba*, *A. caven* y *P. radiata* (Figura 11).

También es posible observar, en la figura 11, que a los 28 días *C. alba* siguió en la misma dinámica presentando una biomasa de cotiledón significativamente mayor que *A. caven*, *Q. saponaria*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*. Además, *A. caven* presentó una biomasa de cotiledón significativamente mayor que *Q. saponaria* y *A. dealbata*. Por otro lado, *A. dealbata* presentó una biomasa de cotiledón significativamente menor que *C. alba*, *A. caven*, *R. pseudoacacia* y *P. radiata* (Figura 11).

Finalmente, a los 35 días se observó que *C. alba* presentó una biomasa de cotiledón significativamente mayor que *Q. saponaria*, *A. dealbata*, *P. radiata* y *R. pseudoacacia*. Además, *A. dealbata* presentó una biomasa de cotiledón significativamente menor que *C. alba*, *A. caven*, *R. pseudoacacia* y *P. radiata* (Figura 11).

En general se observa una disminución de la biomasa de los cotiledones a medida que avanzan los días, esto es lo esperable ya que los cotiledones son las reservas que están abasteciendo de alimento a las plántulas hasta que ésta pueda establecerse como un organismo fotosintéticamente competente. Además, el sustrato utilizado era muy pobre por lo que hacen uso de este recurso sobre todo en esta fase de retardación, donde se forma el embrión. (Villar *et al.*, 2004; Barrera *et al.*, 2010; Villar *et al.*, 2014).

También, el peso de la semilla es de vital importancia, como punto de partida, en el tamaño que alcanzará la plántula en las primeras etapas de acuerdo con Villar *et al.* (2004). Según lo anterior, se observó que *C. alba* siendo la especie de semilla más grande registró gran biomasa radical pero no fue la especie que registró mayor crecimiento.

Para el caso de *P. radiata* es importante destacar que es la única gimnosperma del ensayo, mientras que las demás especies son dicotiledóneas (dos cotiledones), por lo que el comportamiento de esta es diferente. *P. radiata* es una especie policotiledónea y desde la semilla emergen los cotiledones, que pueden ir desde 5 a 12, son muy parecidos a las acículas y se tienden a confundir con estas, además, estos cotiledones son fotosintéticamente funcionales incluso en la oscuridad, lo que podría representar una ventaja para esta especie (Allessio *et al.*, 2008) (Ver Apéndice II).

3.1.4 Índice longitud de tallo /longitud de raíz

Es importante destacar que, en la primera semana, siete días luego de la siembra, sólo *A. caven* presentó crecimiento de la parte aérea. Además, a los 21 y 35 días no se observaron diferencias significativas entre las especies.

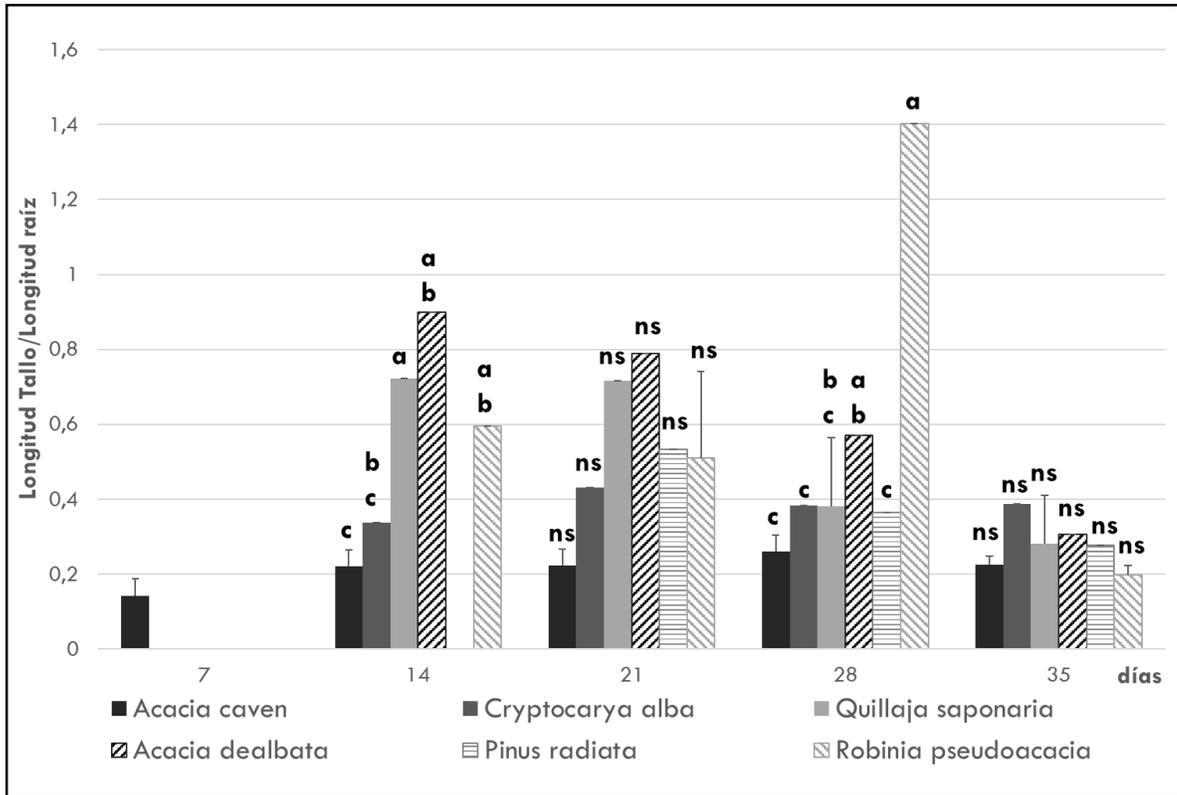


Figura 12: Índice longitud tallo/ longitud raíz (media \pm error estándar con n=10). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación (**ns** = no significativo).

A los 14 días se observa que *Q. saponaria* presentó una relación longitud tallo raíz significativamente mayor que *A. caven* y *C. alba*, desarrollando más su parte aérea. Por otro lado, *A. caven* presentó una relación longitud tallo raíz significativamente menor que *Q. saponaria*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*, desarrollando más su parte radical. Finalmente, *P. radiata* no registró relación longitud tallo raíz para esta semana (Figura 12).

A los 28 días, cuarta semana de medición, *R. pseudoacacia* registró una relación longitud tallo raíz significativamente mayor que *A. caven*, *C. alba*, *Q. saponaria* y *P. radiata*, elongando más su parte aérea obteniendo valores superiores a 1. Mientras que *A. caven*, *C. alba* y *P. radiata* no presentan diferencias significativas entre ellas y tuvieron una relación longitud tallo raíz significativamente menor que *A. dealbata* y *R. pseudoacacia* ya que elongaron más su parte radical (Figura 12).

En general en la figura 12 se observa que las especies tendieron a elongar más su parte radical que la parte aérea (índice menor a 1). Lo que coincide con lo descrito por Murcia *et al.* (2006), que estudió girasoles durante los primeros estados de desarrollo donde las plantas desarrollan

más su parte radical y luego aumenta esta relación con el tiempo (más cercana o mayor a 1). Esto podría deberse a las adaptaciones a períodos de restricción hídrica heredadas genéticamente debido a su procedencia. Siendo esta rápida o mayor elongación del sistema radicular una de las adaptaciones a la sequía que presentan estas especies, permitiendo que la parte radical pueda alcanzar el frente húmedo del suelo.

3.2 Determinación de ventajas competitivas por la ocupación inicial del sustrato.

A partir de los resultados obtenidos hasta este punto, se desarrolló un análisis de componente principales de las especies para cada semana y uno con las cinco semanas en conjunto. En la primera semana de análisis, debido a la usencia de parte aérea de la mayoría de las especies, no fue posible realizar el análisis de componente principales, pero de igual forma esta semana se encuentra representada en el análisis con las cinco semanas en conjunto.

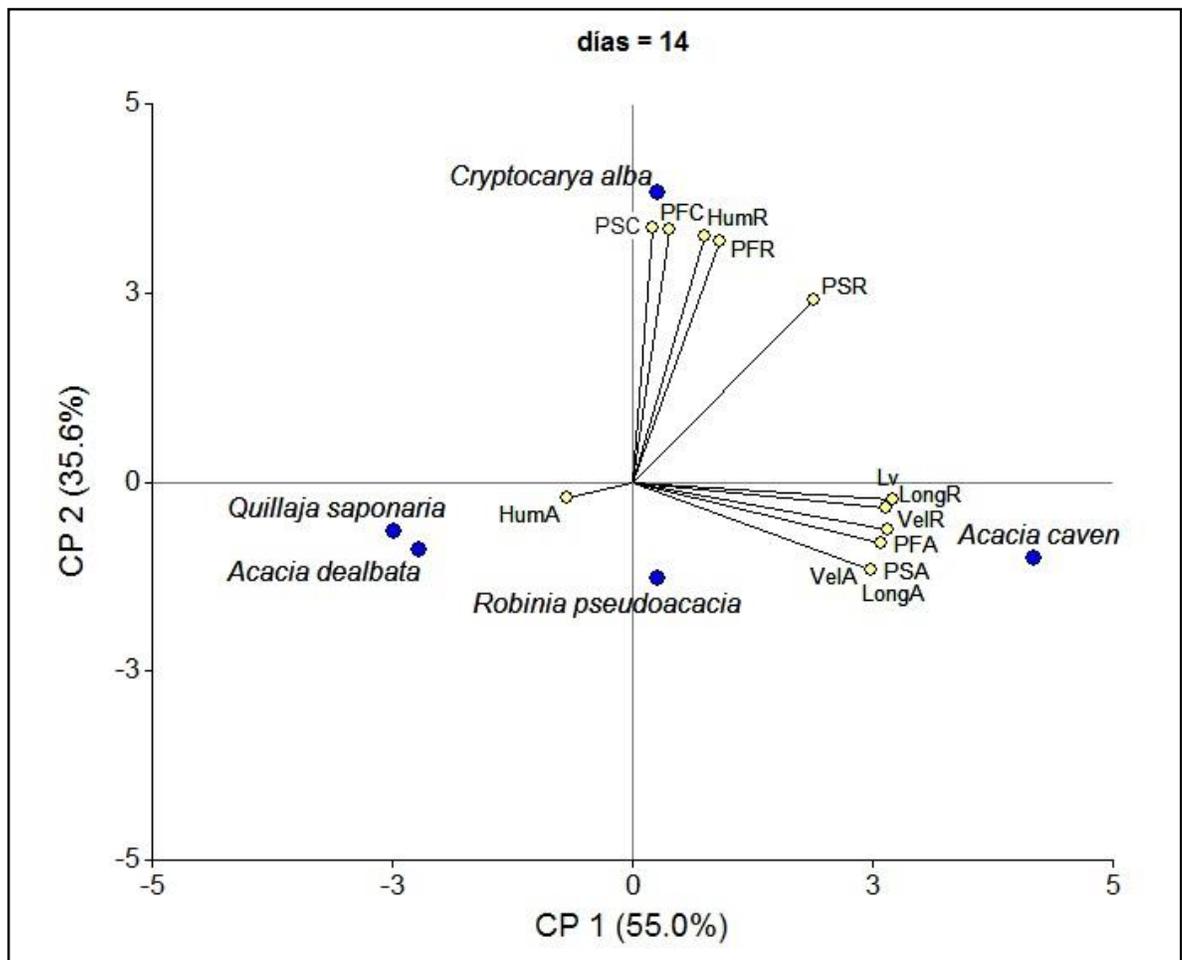


Figura 13: Componentes principales para la segunda semana. **LongA**, longitud aérea. **PFA**, peso fresco parte aérea. **PSA**, peso seco parte aérea. **VelA**, velocidad aérea. **HumA**, humedad aérea. **LongR**, longitud radical. **PFR**, peso fresco radical. **PSR**, peso seco radical. **VelR**, velocidad radical. **HumR**, humedad radical. **Lv**, densidad radical. **PFC**, peso fresco del cotiledón. **PSC**, peso seco del cotiledón.

En la Figura 13, se observa que el componente principal 1 se asocia a las variables crecimiento de la parte aérea, longitud y densidad de raíces, mientras que el componente principal 2 se asocia a las variables de masa de cotiledones y masa de raíz. Los componentes 1 y 2 explicaron en un 90,6 % la varianza experimental para esta semana (14 días). Además, se pudo observar que el crecimiento de *C. alba* estuvo fuertemente ligado a su cotiledón y la biomasa de su raíz. Mientras que *A. caven* estuvo fuertemente relacionado con variables como longitud radical (LonR), densidad radical (Lv), peso fresco parte aérea (PFA), peso seco parte aérea (PSA), longitud aérea (LongA), velocidad radical (VelR), velocidad aérea (Vela) (Figura 13).

También, se observó una asociación positiva entre los pesos del cotiledón (PSC, PFC) y el peso de la raíz (PFR, PSR), variables muy ligadas al crecimiento de *C. alba* (Figura 13).

Por otro lado, para el caso de *R. pseudoacacia*, se observó por su distancia al centro (sin variabilidad), que no estuvo tan relacionada con las variables antes nombradas para *A. caven*, por otra parte, *A. dealbata* y *Q. saponaria*, no tuvieron relación alguna con la mayoría de las variables y son muy similares entre sí, después de 14 días de ensayo (Figura 13).

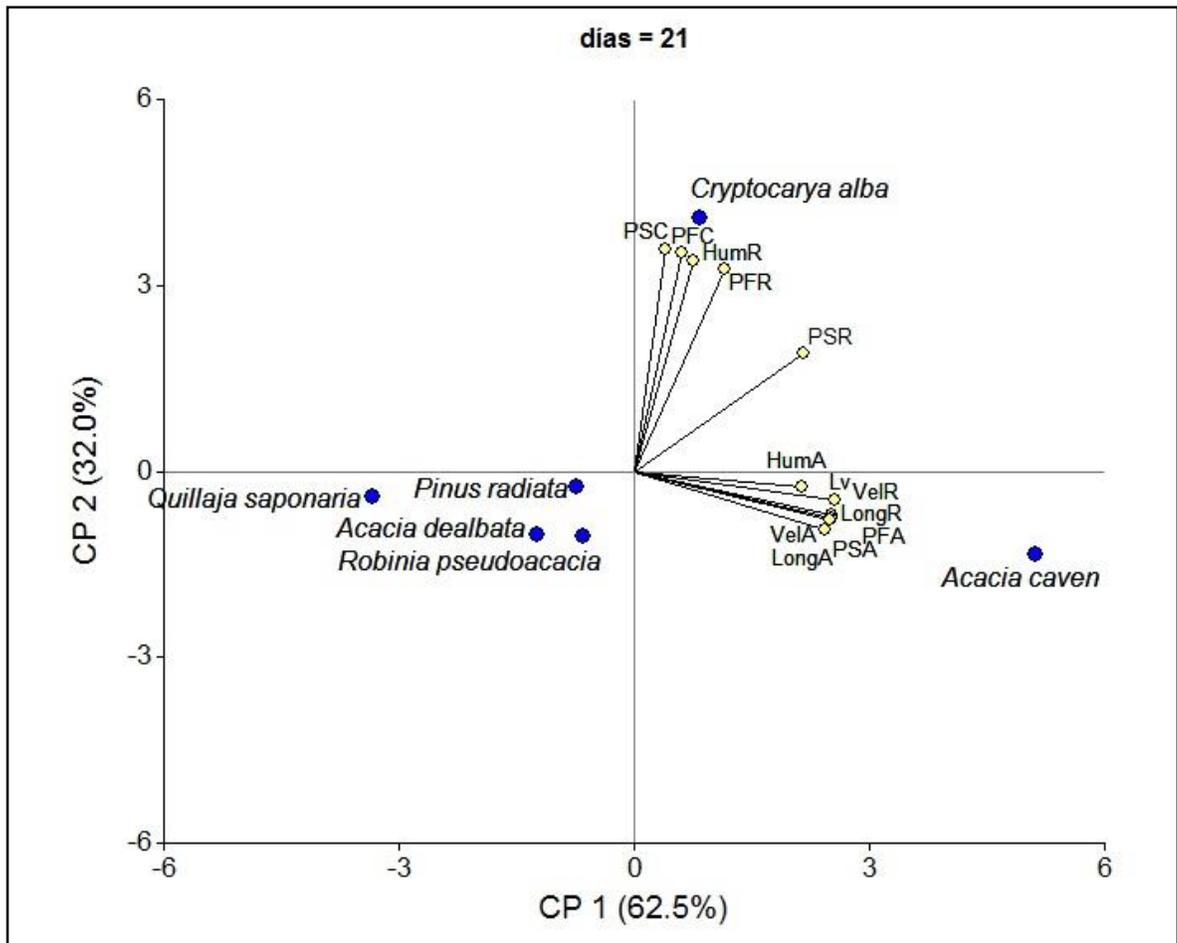


Figura 14: Componentes principales para la tercera semana. **LongA**, longitud aérea. **PFA**, peso fresco parte aérea. **PSA**, peso seco parte aérea. **VelA**, velocidad aérea. **HumA**, humedad aérea. **LongR**, longitud radical. **PFR**, peso fresco radical. **PSR**, peso seco radical. **VelR**,

velocidad radical. **HumR**, humedad radical. **Lv**, densidad radical. **PFC**, peso fresco del cotiledón. **PSC**, peso seco del cotiledón.

Para la tercera semana, se observó que ambas componentes (1 y 2), explicaron la varianza del ensayo en un 94,5% (Figura 14). Además, se observó la incorporación de *P. radiata* con muy baja variabilidad. Por otra parte, *C. alba* siguió en la misma dinámica muy relacionado a los pesos de su cotiledón y raíz, aunque se observó un leve acercamiento a otras variables, aumentando la asociación positiva entre estas. También, *A. caven* siguió muy relacionado a las variables asociadas al desarrollo de la parte aérea y radical.

Para el caso de *R. pseudoacacia* y *A. dealbata*, no se observó relación con las variables asociadas al desarrollo de la parte aérea y radical, siendo muy similares entre ellas. Mientras que, *Q. saponaria* fue la especie de menor desempeño y no se observan relación alguna con las variables (Figura 14).

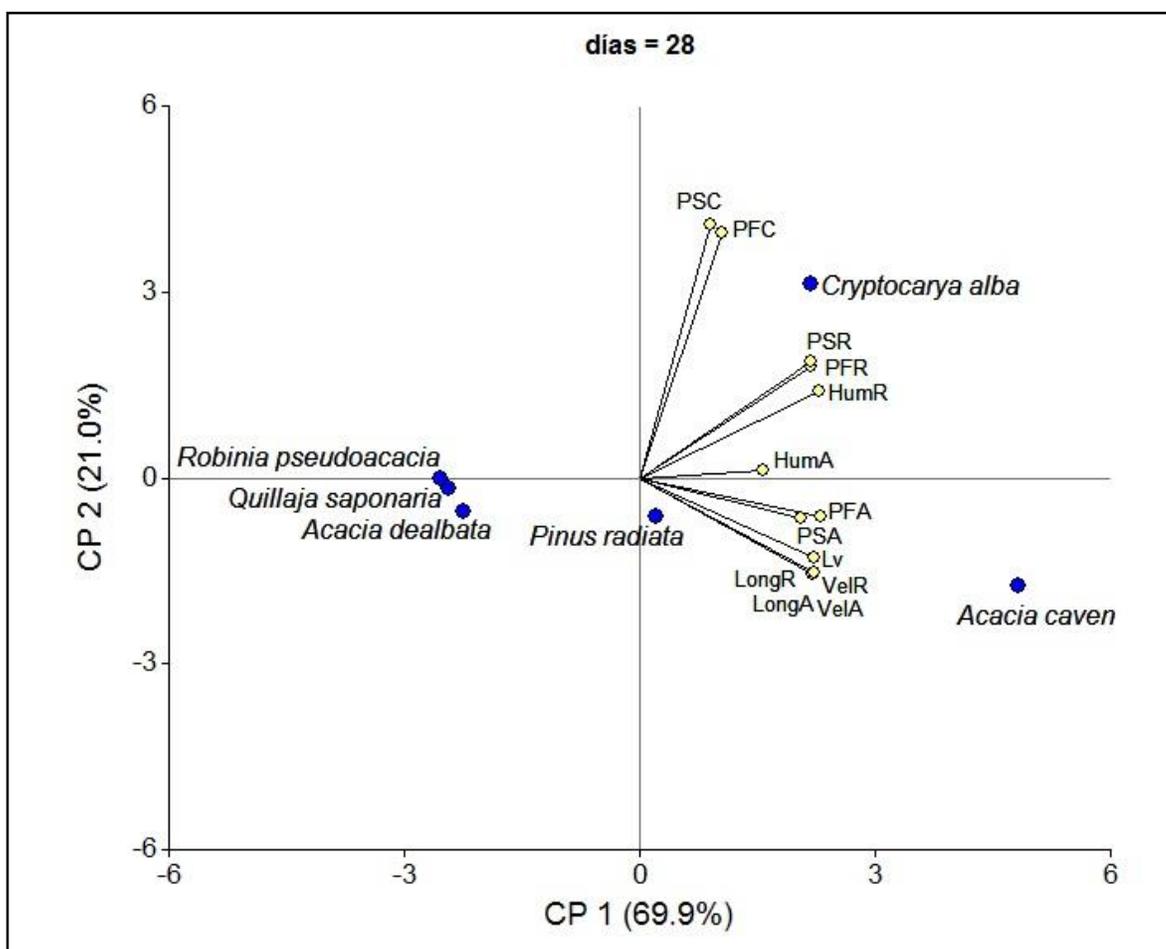


Figura 15: Componentes principales para la cuarta semana. **LongA**, longitud aérea. **PFA**, peso fresco parte aérea. **PSA**, peso seco parte aérea. **VelA**, velocidad aérea. **HumA**, humedad aérea. **LongR**, longitud radical. **PFR**, peso fresco radical. **PSR**, peso seco radical. **VelR**, velocidad radical. **HumR**, humedad radical. **Lv**, densidad radical. **PFC**, peso fresco del cotiledón. **PSC**, peso seco del cotiledón.

En la cuarta semana (Figura 15), las componentes principales (1 y 2), explicaron la varianza experimental en un 90,9%. Además, se siguió observando que peumo estuvo altamente relacionado a sus cotiledones y los pesos y humedad de su raíz, por lo que la mayoría de sus esfuerzos fueron puestos en desarrollar su raíz más en biomasa que en longitud y densidad. Lo que concuerda con Moles y Leishman (2008), quienes indicaron que las especies provenientes de semillas grandes como es el caso de peumo, poseen una mayor masa pero menor densidad y una menor velocidad de crecimiento de sus tejidos.

Por otro lado, se observó que para el caso de *A. caven*, esta continuó muy relacionada con las variables de crecimiento de ambas partes y *P. radiata* mostró un acercamiento con estas variables, relacionándose positivamente con ellas. Por último, para el caso de *A. dealbata*, *R. pseudoacacia* y *Q. saponaria*, no presentaron grandes diferencias entre ellas y se encuentran asociadas negativamente con todas las variables que describen el crecimiento, es decir que, bajo las condiciones experimentales de esta investigación, tienen un mal comportamiento para lograr un establecimiento efectivo en comparación con *P. radiata* y *A. caven* (Figura 14).

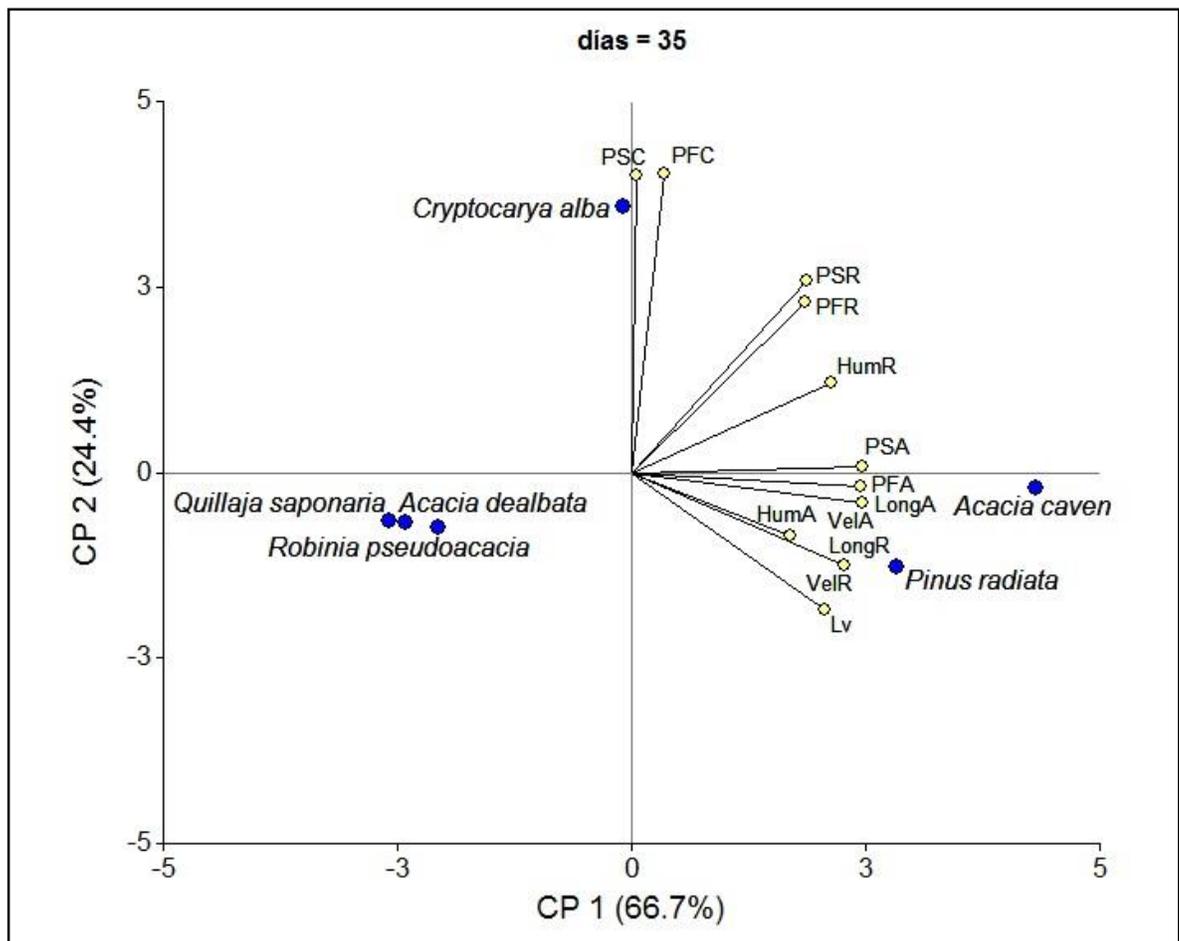


Figura 16: Componentes principales para la quinta semana. **LongA**, longitud aérea. **PFA**, peso fresco parte aérea. **PSA**, peso seco parte aérea. **VelA**, velocidad aérea. **HumA**, humedad aérea. **LongR**, longitud radical. **PFR**, peso fresco radical. **PSR**, peso seco radical. **VelR**, velocidad radical. **HumR**, humedad radical. **Lv**, densidad radical. **PFC**, peso fresco del cotiledón. **PSC**, peso seco del cotiledón.

Para la quinta y última semana de ensayo (Figura 16), se observó que la varianza experimental estuvo explicada en un 91,1% por las componentes principales 1 y 2. También, fue posible visualizar a *C. alba* en la misma dinámica y más cercana a las variables del cotiledón, estando poco relacionado con las demás variables medidas.

Por otra parte, *P. radiata* se encontró muy cercana y relacionada fuertemente a la mayoría de las variables, sobre todo a las variables de longitud, velocidad y densidad radical. Además, se observó muy cercana a *A. caven*, que a lo largo del ensayo se mantuvo asociada a la mayoría de las variables en especial a las variables ligadas a la parte aérea (Figura 16). Por último, al igual que en la cuarta semana, *R. pseudoacacia*, *A. dealbata* y *Q. saponaria*, no presentaron grandes diferencias entre ellas y se encuentran asociadas negativamente con todas las variables que describen el crecimiento, es decir que, bajo las condiciones experimentales de esta investigación, tienen un mal comportamiento para lograr un establecimiento efectivo en comparación con *P. radiata* y *A. caven* (Figura 15 y 16).

Para visualizar la media de todas las semanas, se realizó el gráfico 17, donde se encuentran consideradas las cinco semanas de mediciones.

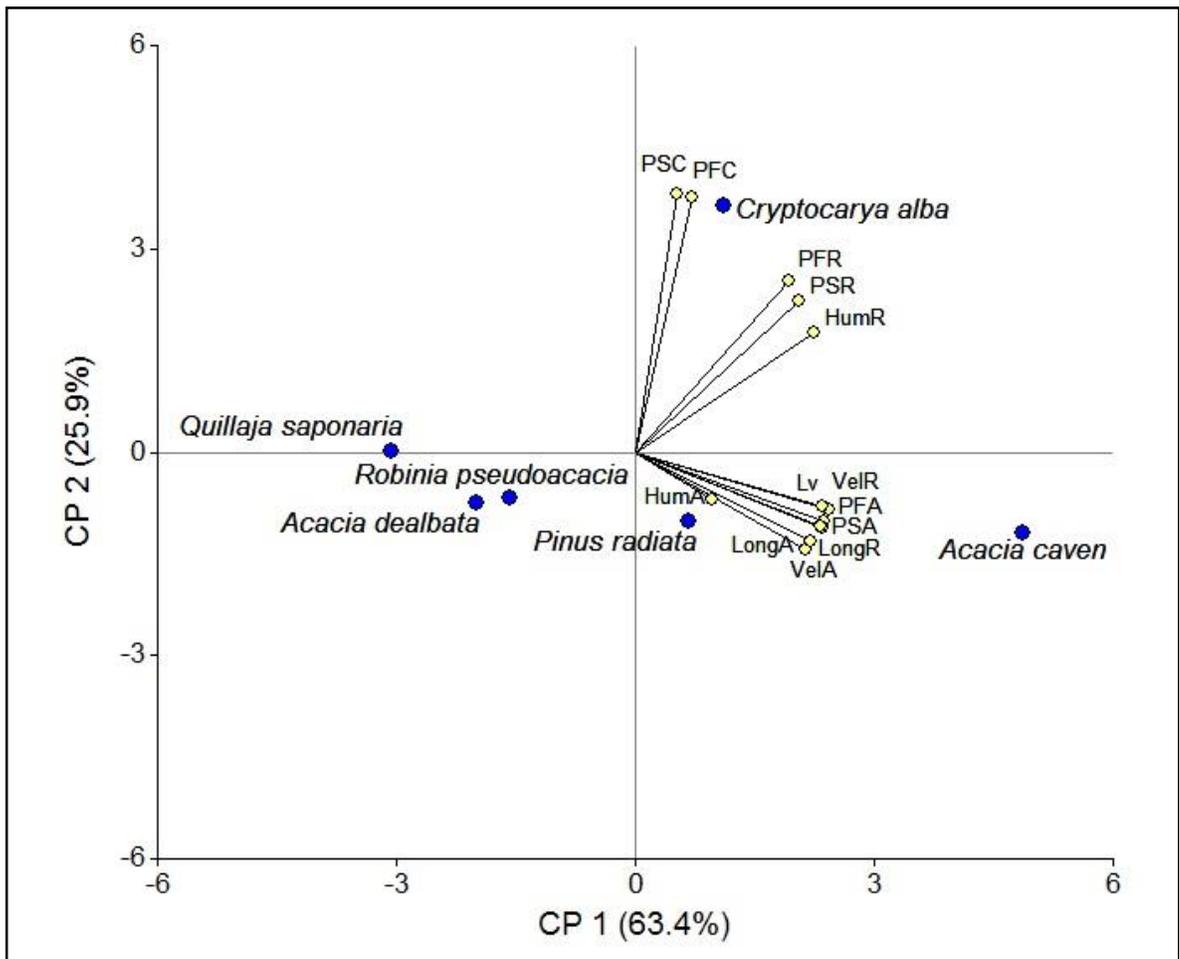


Figura 17: Componentes principales total. **LongA**, longitud aérea. **PFA**, peso fresco parte aérea. **PSA**, peso seco parte aérea. **VelA**, velocidad aérea. **HumA**, humedad aérea. **LongR**, longitud radical. **PFR**, peso fresco radical. **PSR**, peso seco radical. **VelR**, velocidad radical.

HumR, humedad radical. **Lv**, densidad radical. **PFC**, peso fresco del cotiledón. **PSC**, peso seco del cotiledón.

De la Figura 17, se desprende que la varianza experimental explicada por las componentes 1 y 2 fue de un 89,3%. Además, *C. alba*, como en todas las semanas estuvo altamente relacionado con el peso tanto fresco como seco de sus cotiledones, la biomasa y humedad de su raíz. También, se observó que siguiendo la tendencia de las cuatro semanas antes graficadas *A. caven* estuvo altamente relacionada, y se mantuvo siempre estable, con la gran mayoría de las variables, entre ellas la longitud, velocidad, humedad, peso seco y fresco de su parte aérea y la densidad, velocidad y longitud radical.

Por otra parte, *P. radiata*, cercana al origen debido a la influencia de las dos primeras semanas donde presentó prácticamente ausencia de desarrollo tanto radical como aéreo, debido a su menor energía germinativa. Por lo que se observó una correlación positiva con y entre las variables, pero se encontró más lejana a *A. caven*, contrario a lo que se pudo observar en la última semana de medición (Figura 17).

Por último, se observó a *R. pseudoacacia* y *A. dealbata* sin grandes diferencias y menos correlacionadas a las variables que las especies antes nombradas. Por otra parte, *Q. saponaria* fue la especie que tuvo la menor correlación con las variables medidas en el ensayo (Figura 17).

De acuerdo con los objetivos planteados y cómo fue posible visualizar en los gráficos anteriores (Figuras 13 a 17) y lo revisado sobre la estrategia del competidor superior, los mejores competidores fueron *A. caven*, y *P. radita*, ya que realizaron una ocupación sustrato de una manera más eficaz y veloz, tanto en profundidad como en densidad radical. Además, a la vez lograron establecer su parte aérea con gran tamaño, biomasa y velocidad, lo que les otorga ciertas ventajas competitivas durante la fase de establecimiento, que les permitiría colonizar nuevas áreas con éxito. Cabe recordar que ambas especies son reconocidas como especies pioneras por lo que su genotipo determina las diferencias en sus estrategias y sobrevivencia, haciéndolas unas rápidas colonizadoras.

Por otra parte, este estudio al ser realizado en tubos de ensayo con un diámetro pequeño no consideró la evaluación de una estrategia de ocupación del sustrato más superficial y horizontal, por lo que no se descarta que algunas de las otras especies podrían tener este tipo de estrategia. Además, es posible que las estrategias de competencia de *A. dealbata*, *Q. saponaria*, *R. pseudoacacia*, especies provenientes de semillas pequeñas, esté basada en la presión de propágulo, y en colonizar más sitios ya que poseen ventaja numérica, son menos palatables que las semillas grandes y persiste mucho más tiempo en el suelo (Moles y Leishman, 2008).

A pesar de que las estrategias iniciales son cruciales para determinar el potencial invasivo de una especie, como indicó Hyatt (2008), no es posible determinarlo solo con la ecología de plántulas, ya que algunas especies de adultos desarrollan condiciones propicias para asegurar su propio éxito, como podría ser el caso de *A. dealbata* y su alelopatía estudiada por Aguilera *et al.* (2015), donde se muestra que *A. dealbata* puede interferir en el establecimiento de especies herbáceas y, también, puede afectar especies arbóreas, como es el caso de *Q.*

saponaria que vio impedida su germinación por los efectos de extractos de hojas y semillas de *A. dealbata*.

Para el caso de *C. alba*, una especie proveniente de semilla grande y germinación hipogea, donde la función predominante de sus cotiledones es de almacenamiento, el éxito en el establecimiento de las plántulas está radicado en porte de sus semillas, ya que estas contienen grandes reservas para sostenerlas, mayores tasas de sobrevivencia, menor velocidad de crecimiento, con tejidos más densos y menor volumen. Además, durante la etapa de plántulas, sobreviven más tiempo con privación de nutrientes, son más competitivas en lugares poco fértiles y más exitosas en competencias de plántula-plántula, aunque en su etapa adulta no pueden soportar el alto rango de condiciones que soportaban durante el establecimiento (Moles y Leishman, 2008).

El presente estudio logra entregar antecedentes, hasta entonces no publicados sobre crecimiento inicial de las especies incluidas en este ensayo. Aunque, según lo discutido anteriormente sería recomendable realizar un ensayo con contenedores más grandes que consideren las otras estrategias de ocupación inicial del suelo y, además, con semillas de una madre conocida para determinar cuanta influencia tiene el genotipo por sobre las condiciones ambientales para este atributo.

A continuación, se muestra la clasificación realizada para visualizar las estrategias competitivas de las plantas.

Cuadro 2: Clasificación de las especies según su estrategia competitiva.

Especie	Ranking
<i>Acacia caven</i>	0,33
<i>Cryptocarya alba</i>	0,23
<i>Pinus radiata</i>	0,20
<i>Robinia pseudoacacia</i>	0,15
<i>Acacia dealbata</i>	0,13
<i>Quillaja saponaria</i>	0,09

Como se observa en el cuadro anterior (Cuadro 2) la mejor estrategia para las condiciones dadas en el ensayo es de *A. caven*, lo que coincide con los resultados presentados anteriormente. En el segundo lugar de esta clasificación quedó *C. alba*, pero este resultado puede ser algo engañoso, ya que esta especie presentaba un alto peso seco del cotiledón y un gran peso seco radical (variables ponderadas para la realización de este listado), pero como ya se discutió anteriormente, esta especie presenta los cotiledones de mayor tamaño y su crecimiento está muy ligado a este factor dando origen a tejidos muy densos, con gran biomasa, pero poco desarrollo en cuanto a longitud, velocidad y densidad radical (Figuras 6, 8 y 9). Respecto a la estrategia competitiva *P. radiata* ha quedado en tercer lugar, pero resulta evidente que tiende a ser superior en longitud, velocidad de crecimiento de sus tejidos y densidad radical (Figuras 3, 5, 6 8 y 9). Respecto a el cálculo del ranking, se realizó también sin la biomasa del cotiledón, para evitar introducir un error suponiendo que por la diferencia de portes en la semilla de las especies utilizadas esta variable representaría una ventaja para

C. alba, pero el ranking mantuvo su orden por lo que se utilizó el primer cálculo realizado con todas las variables (Cuadro 2). *R. pseudoacacia* y *A. dealbata*, se muestran muy cercanas entre si teniendo un bajo desempeño, mientras que *Q. saponaria* fue la más deficiente en cuanto a su estrategia competitiva para las condiciones planteadas y posiblemente su procedencia, esto coincide con lo observado en la Figura 17.

4 CONCLUSIONES

De acuerdo con la cuantificación y evaluación del crecimiento de las especies estudiadas, se observa que, entre las especies nativas, *A. caven* es la especie que tendió a crecer más durante las cinco semanas evaluadas, logrando los valores medios más altos para longitud, biomasa y velocidad de la parte aérea, longitud, velocidad y densidad radical. Mientras que, para las especies exóticas, *P. radiata* es la que tendió a crecer más, alcanzando los valores medios más altos para longitud y biomasa aérea, longitud, biomasa, velocidad y densidad radical.

El crecimiento de *C. alba* es altamente dependiente de sus cotiledones y su biomasa radical, aunque desarrolla sus tejidos de manera más lenta. Mientras que, *Q. saponaria*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*, tendieron a presentar los menores crecimientos para todas las variables no observándose grandes diferencias entre ellas.

En general se observa que las especies tienden a elongar su parte radical por sobre su parte aérea, lo que responde al estadio en el que se encuentran, ya que luego con el tiempo esta relación longitud parte aérea / longitud parte radical tiende a aumentar hacia valores cercanos a 1. También, se observa que *A. caven* y *P. radiata*, tienden a elongar más su parte radicular, pudiendo suponer, para el caso de *A. caven*, que las adaptaciones a la sequía de esta especie, la hace elongar rápidamente su parte radical para encontrar el frente húmedo. *P. radiata* a pesar de poseer una fase de retardación mayor, tendió a realizar una ocupación inicial del sustrato de mejor manera, con una gran densidad radical y en menor tiempo que las otras especies medidas. Lo que representa una gran ventaja competitiva en este estadio.

No se observa una tendencia o patrón que haga pensar que las especies exóticas utilizadas en este estudio presentan alguna ventaja de crecimiento inicial por sobre el grupo de especies nativas consideradas.

5 BIBLIOGRAFÍA

- ACEVEDO, E. (1979). Interacciones Suelo-Agua-Raíz en el procesode absorción de agua por las plantas. *Bolentín técnico, Escuela de Agronomía, Universidad de Chile*, 44: 17-25.
- ACEVEDO, E., ORTIZ, M., FRANCK, N., & SANGUINETI, P. (2007). *Relaciones Hídricas de Prosopis tamarugo Phil. Uso de Isotopos Estables*. Santiago: Facultad de Ciencias Agronómicas, Serie Ciencias Agronómicas N° 14, Universidad de Chile.
- AGUILERA, N., BECERRA, J., GUEDES, L. M., VILLASEÑOR-PARADA, C., GONZÁLEZ, L., & HERNÁNDEZ, V. (2015). Allelopathic effect of the invasive *Acacia dealbata* Link (Fabaceae) on two native plant species in south-central Chile. *Gayana Bot.* 72 (2), 231-239.
- ALLESSIO, M., THOMAS, V., & SIMPSON, R. L. (2008). *Seedling Ecology ann Evolution*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- BAKER, H. G. (1972). Seed weight in relation to environmentalconditions in California. *Ecology* 53, 997–1010.
- BALZARINI, M. G., GONZALEZ, L., TABLADA, M., CASANOVES, F., DI RIENZO, J. A., & ROBLEDO, C. W. (2008). *Infostat, Manual del Usuario*. Córdoba, Argentina: Brujas.
- BARRERA, J., SUÁREZ, D., & MELGAREJO, L. M. (2010). II Análisis de crecimiento en plantas. En L. M. MELGAREJO, *Experimentos de Fisiología Vegetal* (págs. 25-37). Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- BENEDETTI, S. (2012 a). *Monografía de ESPINO Acacia caven (Mol.) Mol*. Obtenido de Programa de Investigación de Productos Forestales no Madereros: <http://biblioteca.infor.cl/DataFiles/30781-2.pdf>
- BENEDETTI, S. (2012 b). *Monografía de PEUMO Cryptocarya alba (Mol) Looser*. Obtenido de Información Tecnológica de Productos Forestales No Madereros del Bosque Nativo en Chile: http://www.pfnm.cl/paqtecnologicos/peumo/monografia_peumo.pdf
- BILDERBACK, T. (2009). A Nursery Friendly Method for Measuring Air Filled Porosity of Container Substrates. *SNA Research Conference* , Vol. 54, 212-215.
- BÖHM, W. (1979). Methods of studying root systems. *Institut fur pflanzenbau und pflanzenzuchtung der Universitat Gottingen*, 33: 188.

- CHAPPELL, M., & LE BUDE, A. (s.a.). Measuring Physical Soil Properties to Improve Plant Growth and Disease Management. *Measuring Physical Soil Properties to Improve Plant Growth and Disease Management*. Georgia and North Carolina, E.E.U.U: Nursery Extensión Specialist. Obtenido de <https://www.slideshare.net/crboyer/measuring-soil-physical-properties-to-improve-plant-growth-and-disease-management>
- CONOVER, W. J. (1999). *Practical Nonparametric Statistics*. New York: John Wiley & Sons.
- CORREA, C., & MARTÍNEZ, A. (2013). *Antecedentes Silvícolas y Tecnológicos de Quillaja saponaria Mol.* Obtenido de Información Tecnológica de Productos Forestales No Madereros del Bosque Nativo en Chile: http://www.gestionforestal.cl/pfnm/paqtecnologicos/quillay/informacion_quillay.pdf
- DI RENZO, J. A., CASANOVES, F., BALZARINI, M. G., GONZALEZ, L., TABLADA, M., & ROBLEDO, C. W. (2016). InfoStat versión 2016. *Grupo InfoStat*. Córdoba, Argentina: Universidad Nacional de Córdoba.
- FACELLI, J. (2008). Specialized seedlings strategies I: seedlings in stressful environments. En M. ALESSIO, V. THOMAS, & R. SIMPSON, *Seedling Ecology and Evolution* (págs. 56-78). New York: Cambridge University Press.
- FARNSWORTH, E. (2008). Physiological and morphological changes during early seedling growth: roles of phytohormones. En M. ALESSIO, V. THOMAS, & R. SIMPSON, *Seedling Ecology and Evolution* (págs. 150-171). New York: Cambridge University Press.
- FENNER, M. (1983). Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of Compositae. *New Phytologist* 95, 697–706.
- FIGUEROA, J., CASTRO, S., MARQUET, P., & JAKSIC, F. (2004). Exotic plant invasions to the mediterranean region of Chile: causes, history and impacts. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 465-483.
- FONTENO, W. C., HARDEN, C. T., & BREWSTER, J. P. (2003). *Hort. Substrates Lab. NCSU, Raleigh, NC*. Obtenido de Procedures for determining physical & hydraulic properties of horticultural substrates. : http://www.ncsu.edu/project/hortsublab/pdf/porometer_manual.pdf
- FUENTES, N., SÁNCHEZ, P., PAUCHARD, A., JONATHAN, U., CAVIERES, L., & MARTICORENA, A. (2014). *Plantas Invasoras del Centro-Sur de Chile: Una Guía de Campo*. Concepción, Chile.: Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB).
- GREGORY, P. (2006). *Plant roots: Growth, activity, and interaction with soils*. Inglaterra: Blackwell Publishing Ltd.

- GUEVARA, E., & GUENNI, O. (2013). Densidad y longitud de raíces en plantas de *Leucaena leucocephala* (Lam) De Wit. *MULTICIENCIAS*, 13(4), (372 - 380).
- HERNÁNDEZ, N., & SOTO, F. (2012). Influencia de tres fechas de siembra sobre el crecimiento y rendimiento de especies de cereales cultivados en condiciones tropicales. Parte I. Cultivo del maíz (*Zea mays* L.). *cultrop vol.33 no.2*, 44-49.
- HODGE, A., BERTA, G., DOUSSAN, C., MERCHAN, F., & CRESPI, M. (2009). Plant root growth, architecture and function. *Plant Soil*, 321: 152-187.
- HYATT, L. (2008). Does seedling ecology matter for biological invasions? En M. ALESSIO, V. THOMAS, & R. SIMPSON, *Seedling Ecology and Evolution* (págs. 295-306). New York: Cambridge University Press.
- KITAJIMA, K., & FENNER, M. (2000). Ecology of Seedling Regeneration. En M. FENNER, *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (págs. 331-360). Wallingford: CABI Publishing.
- KOZLOWSKI, T. T. (1971). *Growth and Development of Trees, Volume I*. New York and London: Academic Press.
- LAYNEZ-GARSABALL, J., MÉNDEZ, J. R., & MAYZ-FIGUEROA, J. (2007). Crecimiento de plántulas a partir de tres tamaños de semilla de dos cultivares de maíz (*Zea mays* L.), sembrados en arena y regados con tres soluciones osmóticas de sacarosa. *IDESIA Chile*, Vol. 25, N° 1, 21-36.
- LLORET, F., CASANOVAS, C., & PEÑUELAS, J. (1999). Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root: shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology*, 13, 210-216.
- LOCKWOOD, J. L., CASSEY, P., & BLACKBURN, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *TRENDS in Ecology and Evolution*, Vol. 20, No. 5.
- LORENZO, P., & GONZÁLEZ, L. (2010). Alelopatía: una característica ecofisiológica que favorece la capacidad invasora de las especies vegetales. *Ecosistemas*, 19 (1): 79-91.
- LUEBERT, F., & PLISCOFF, P. (2006). *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. Santiago, Chile: Editorial Universitaria, Primera Edición.
- MALAMY, J. (2005). Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant, Cell and Environment*, 28, 67-77.
- MENGEL, K., & KIRKBY, E. (1982). Principles of plant nutrition. *International potash institute bern*, 655.

- MIRANDA, G. (2004). Producción de raíces de trigo, papas y arvejas creciendo bajo distintos niveles de fósforo. *Tesis presentada para optar al grado de Licenciado en Agronomía*, 7-17. Valdivia, Región de los Ríos, Chile: Universidad Austral de Chile.
- MOLES, A., & LEISHMAN, M. (2008). The seedling as part of a plant's life history strategy. En M. ALESSIO, V. THOMAS, & R. SIMPSON, *Seedling Ecology and Evolution* (págs. 217-237). New York: Cambridge University Press.
- MURCIA, M., DEL LONGO, O., ARGÜELLO, J., PEREZ, M. A., & PERETTI, A. (2006). Evaluación del crecimiento de plántulas de cultivares de girasol con diferentes proporciones de ácidos oleico/linoleico en respuesta a la baja temperatura. *Revista Brasileira de Sementes*, Vol. 28, n° 2, p.95-101.
- NEWMAN, E. I. (1966). A method of estimating the total length of root in a sample. *J. Appl. Ecol.*, 3: 139-145.
- NIKLAS, K. (2008). Embryo morphology and seedling evolution. En M. ALESSIO, V. THOMAS, & R. SIMPSON, *Seedling Ecology and Evolution* (págs. 103-128). New York: Cambridge University Press.
- ORTIZ, J., REYES, P., ORTIZ G., S., MEJÍA, S., & CORTÉS, H. (2005). Análisis de crecimiento de *canavalia*. *Acta Agronómica Volumen 54, Número 4*, 33-40.
- PALLARDY, S. G. (2007). *Physiology of Woody Plants*. San Diego, California: Elsevier Inc.
- PARKER, V. T., SIMPSON, R. L., & LECK, M. A. (2008). The seedling in a ecological and evolutionary context (synthesis chapter). En M. A. LECK, V. T. PARKER, & R. L. SIMPSON, *Seedling Ecology and Evolution* (págs. 371-386). Cambridge: Cambridge University Press.
- PAUCHARD, A., GARCÍA, R., LANGDON, B., & FUENTES, N. (2011). Capítulo 6: Invasiones de plantas introducidas en Chile y su impacto en la biodiversidad: Historia, estado y desafíos para su gestión. En E. FIGUEROA, *Conservación de la Biodiversidad en las Américas: Lecciones y recomendaciones de políticas*. (págs. 147-182). Santiago: FEN-Universidad de Chile. Obtenido de Conservación de la Biodiversidad en las Américas: Lecciones y recomendaciones de políticas.
- PHELOUNG, P., WILLIAMS, P., & HALLOY, S. (1999). A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management*, 57, 239-251.
- SALISBURY, E. J. (1974). Seed size and mass in relation to environment. *Proceedings of the Royal Society of London B* 186, 83-88.

- SAMPIETRO, A. R. (2007). Facultad de Bioquímica, Química y Farmacia. Universidad Nacional de Tucumán de Cátedra de Fitoquímica. Instituto de Estudios Vegetales. *ALELOPATÍA: Concepto, características, metodología de estudio e importancia*. Obtenido de HIPERTEXTOS DEL ÁREA DE LA BIOLOGÍA: <http://www.biologia.edu.ar/plantas/alelopatia.htm>
- SCHIEFELBEIN, J., & BENFEY, P. (1991). The Development of Plant Roots: New Approaches to Underground Problems. *The Plant Cell*, Vol. 3, 1147-1 154.
- SCHLATTER, J. E. (1977). La relación entre suelo y plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en Chile Central análisis de la situación actual y planteamientos para su futuro manejo. *Bosque Vol. 2 N° 1* , 12-32.
- SILVA, J., REGO, F., & MARTINS-LOUCAO, M. (2003). Root distribution of Mediterranean woody plants. Introducing a new empirical model. *Plant Biosystems*, 137 (1) 63-72.
- SOLORIO, N., PAZ, F., ODI, M., & BOLAÑOS, M. (2009). Modelo expo-lineal del crecimiento y equivalencia de la productividad de un tomate cultivado en invernadero. *Terra Latinoam vol.27 no.2*, 143-151.
- SOROL, C., HAUPENTHAL, D., & RECKZIEGEL, M. E. (2012). Caracterización de la germinación, la plántula y el crecimiento inicial de *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. *ROJASIANA Vol. 11 (1-2)*, 21-30.
- VILLAR, R., LOPEZ-IGLESIAS, B., RUIZ-BENITO, P., DE LA RIVA, E. G., & ZAVALA, M. A. (2014). Crecimiento de plántulas y árboles de seis especies de *Quercus*. *revista científica de ecología y medio ambiente*, 23 (2): 64-72.
- VILLAR, R., RUIZ-ROBLETO, J., QUERO, J., POORTER, H., VALLADARES, F., & MARAÑÓN, T. (2004). Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En Ministerio de Medio Ambiente, & F. VALLADARES (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. (págs. 191-227). Madrid, España: EGRAF S.A.

6 APÉNDICES

Apéndice I: Capacidad de contenedor establecida por porómetros.

La capacidad de contenedor es el total de agua que queda en el contenedor después de saturar y drenar libremente por gravedad. Para esto es necesario realizar mediciones y determinar propiedades estructurales y físicas del sustrato por medio porómetros manuales contruidos de forma casera (Fonteno *et al.*, 2003; Bilderback, 2009).

Se construyeron tres porómetros manuales. Para su confección se utilizó tubo de PVC de 11 cm. de diámetro, por 15 cm. de alto, provistos de una tapa gorro de PVC, con 4 orificios para el drenaje de 0,5 cm de diámetro (Figura 1). El volumen promedio de los tres porómetros es de 1347 ml (Bilderback, 2009; Chappell y Le Bude, [s.a.]).



Figura 1: Porómetros manuales contruidos.

Por medio de esta técnica se determinó la densidad aparente, porosidad total, porosidad llena de aire y la capacidad de retención de agua del sustrato. Con los que se calculará la capacidad de contenedor (Fonteno *et al.*, 2003; Bilderback, 2009; Chappell y Le Bude, [s.a.]).

Los pasos a seguir para realizar la medición comienzan con una pre-humectación del sustrato, esto evitará la expansión o contracción del sustrato durante el proceso y evitará error en las mediciones. Luego, los porómetros deben ser llenados con el sustrato hasta el borde superior, sin desbordar, sacando las posibles bolsas de aire con pequeños golpes y deben ser pesado para que los tres porómetros posean pesos similares (Fonteno *et al.*, 2003; Bilderback, 2009; Chappell y Le Bude, [s.a.]).

Para continuar con la medición los porómetros ya llenos deben ser llevados a un recipiente para ser saturados con agua. Se debe verter el agua por fuera de los porómetros hasta que el nivel alcance el borde superior de estos, sin que entre el agua por encima y así impedir la flotación del sustrato. Las muestras deben ser saturadas por al menos una hora o hasta que se observe agua brillar entre las partículas del sustrato en la parte superior del porómetro. Puede ser necesario adicionar agua a medida que esta es absorbida por los porómetros (Bilderback, 2009; Chappell y Le Bude, [s.a.]).

Para finalizar se hace el drenaje y medición del drenaje. Cada porómetro debe drenar de forma individual y libremente por al menos una hora o hasta que deje de escurrir. El drenaje debe ser recogido y medido en unidades de volumen para cada porómetro. Además, las muestras de suelo de cada porómetro deben ser pesadas y llevadas a una estufa de convección a 105°C hasta alcanzar peso constante (Bilderback, 2009; Chappell y Le Bude, [s.a.]).

Luego con los datos del volumen total del porómetro, peso del sustrato drenado, peso del sustrato seco y el agua drenada. Se realizan los cálculos que se detallan a continuación para cada repetición (Fonteno *et al.*, 2003; Bilderback, 2009; Chappell y Le Bude, [s.a.]).

$$✓ \text{ Porosidad llena de aire (AFP)} = \frac{\text{Volumen drenado}}{\text{Volumen total porómetro}}$$

$$✓ \text{ Capacidad de retención de H}_2\text{O} = \frac{\left(\frac{\text{Peso del sustrato drenado}}{\text{Peso del sustrato seco}}\right)}{\text{Volumen total porómetro}}$$

$$✓ \text{ Porosidad Total} = \text{AFP} + \text{Capacidad de retención de H}_2\text{O}$$

$$✓ \text{ Densidad Aparente} = \frac{\text{Peso del sustrato seco}}{\text{Volumen total porómetro}}$$

$$✓ \text{ Capacidad contenedor (Vw)} = \text{Peso del sust. drenado} - \text{Peso del sust. seco.}$$

A continuación, se muestran los cálculos realizados para el sustrato a utilizado, Arena.

Cuadro 1: Cálculos asociados a la capacidad de contenedor para la arena.

Porómetro	Vol Contenedor	H2O drenada	Peso sust. drenado	P sust seco(estufa)	Porosidad llena de aire	cap. Retención	Porosidad Total	Densidad Aparente
1	1360	8.8	2416.5	1946	0.00647059	0.34595588	0.35242647	1.43088235
2	1359	10.2	2440.5	1966	0.00750552	0.34915379	0.35665931	1.44665195
3	1322	14.4	2454.5	1960	0.01089259	0.37405446	0.38494705	1.48260212
Promedio					0.00828956	0.35638804	0.36467761	1.45337881
Porómetro	Vw	Densidad Aparente	Mw cont	W cont	Vs cont	Theta CONT	Arena	
1	470.5	1.43088235	470.5	0.24177801	1360	0.34595588		
2	474.5	1.44665195	474.5	0.241353	1359	0.34915379		
3	494.5	1.48260212	494.5	0.25229592	1322	0.37405446		
Promedio	479.833333	1.45337881	479.833333	0.24514231		0.35638804		

Apéndice II: Representación de la embriogénesis de Pinus.

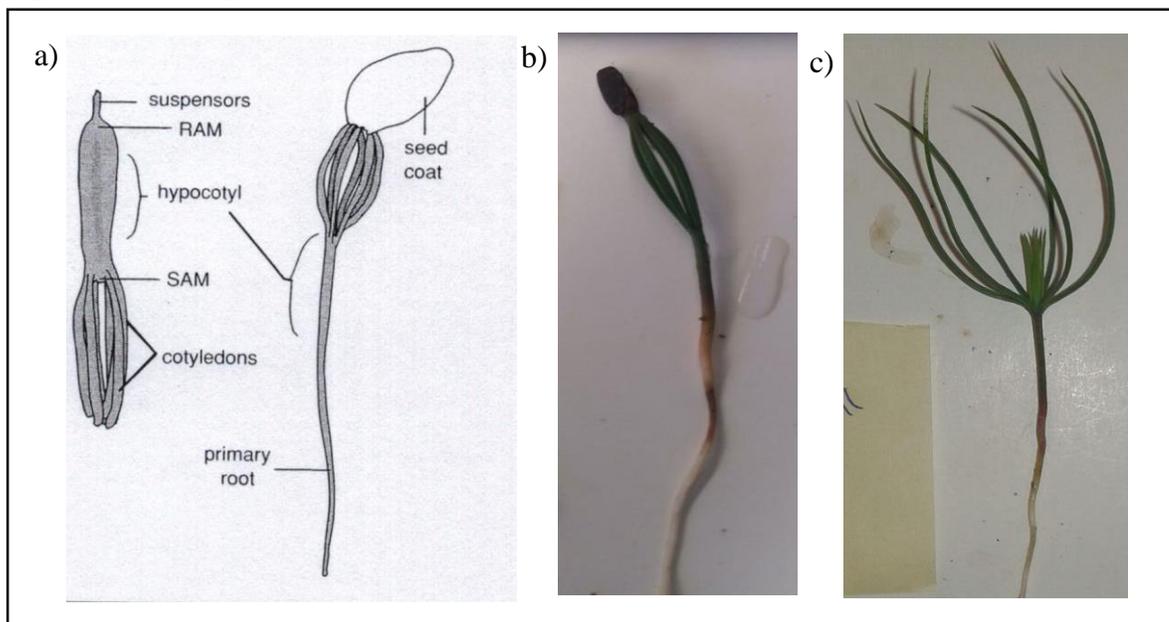


Figura 2: Representación de la embriogénesis de Pinus. a) Embriogénesis de Pinaceae (Allessio *et al.*, 2008). b) *Pinus radiata* tercera semana, 21 días. c) *Pinus radiata* cuarta semana, 28 días.

Apéndice III: Germinación

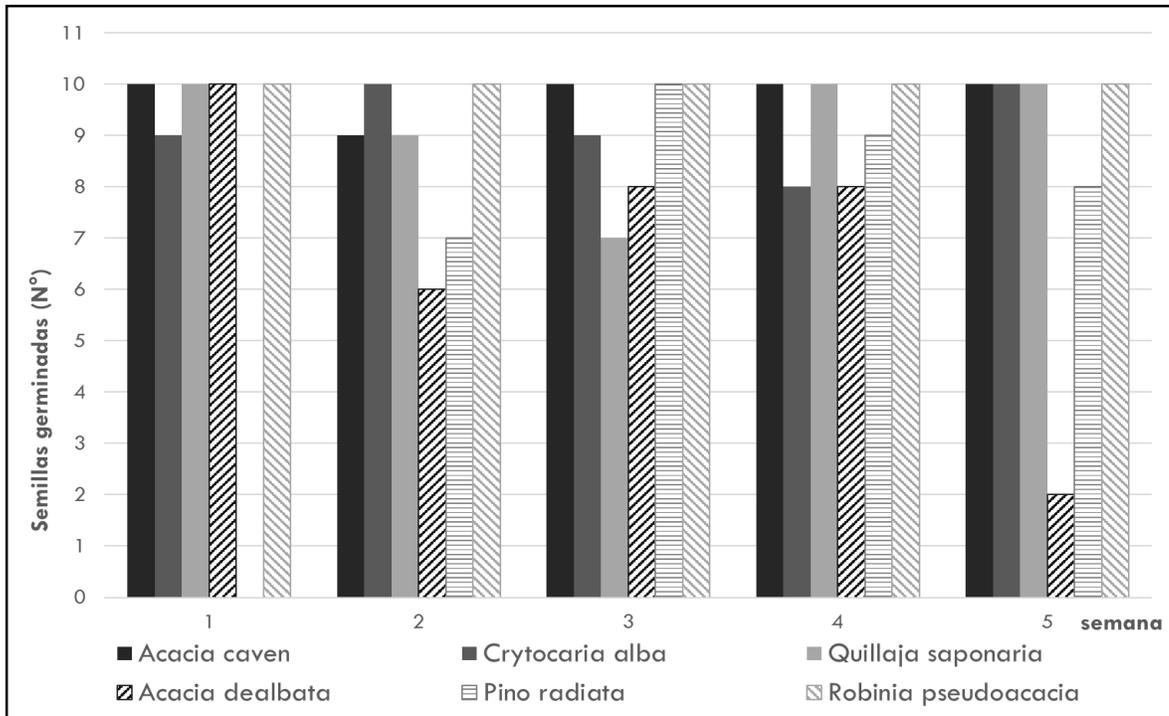


Figura 3: Semillas germinadas por semana.

Apéndice IV: Pesos Frescos

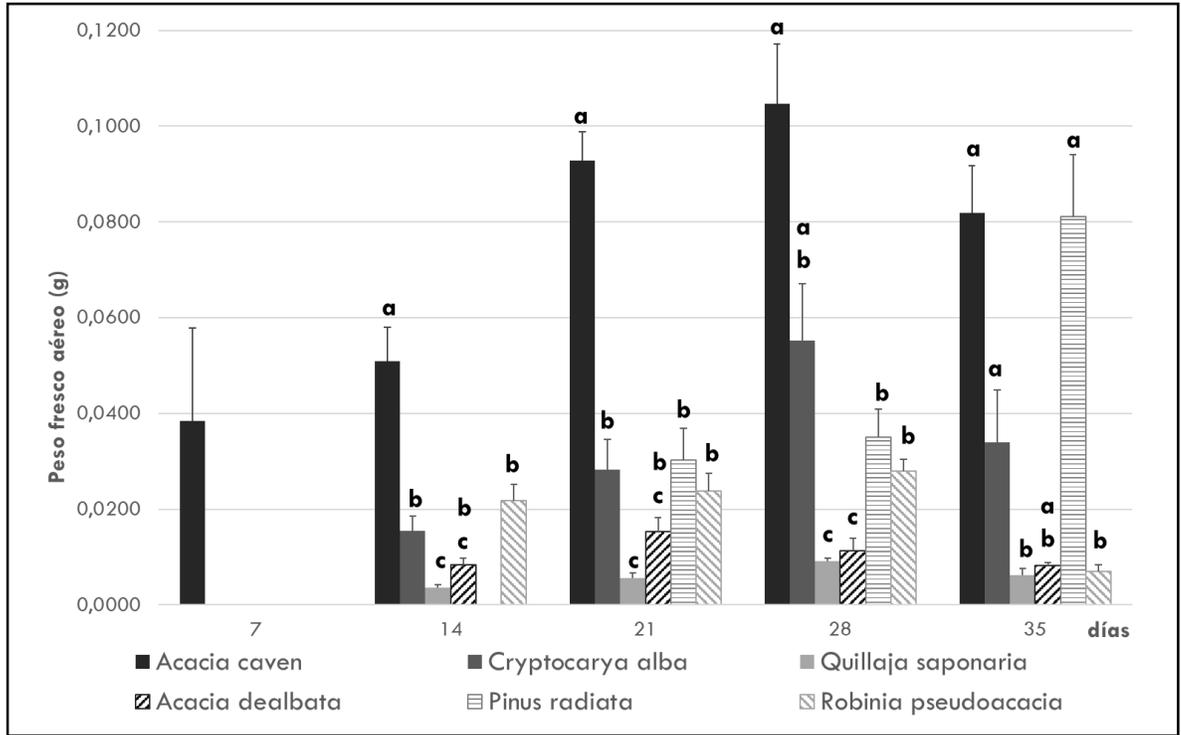


Figura 4: Peso fresco parte aérea (media \pm error estándar con n=10). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación.

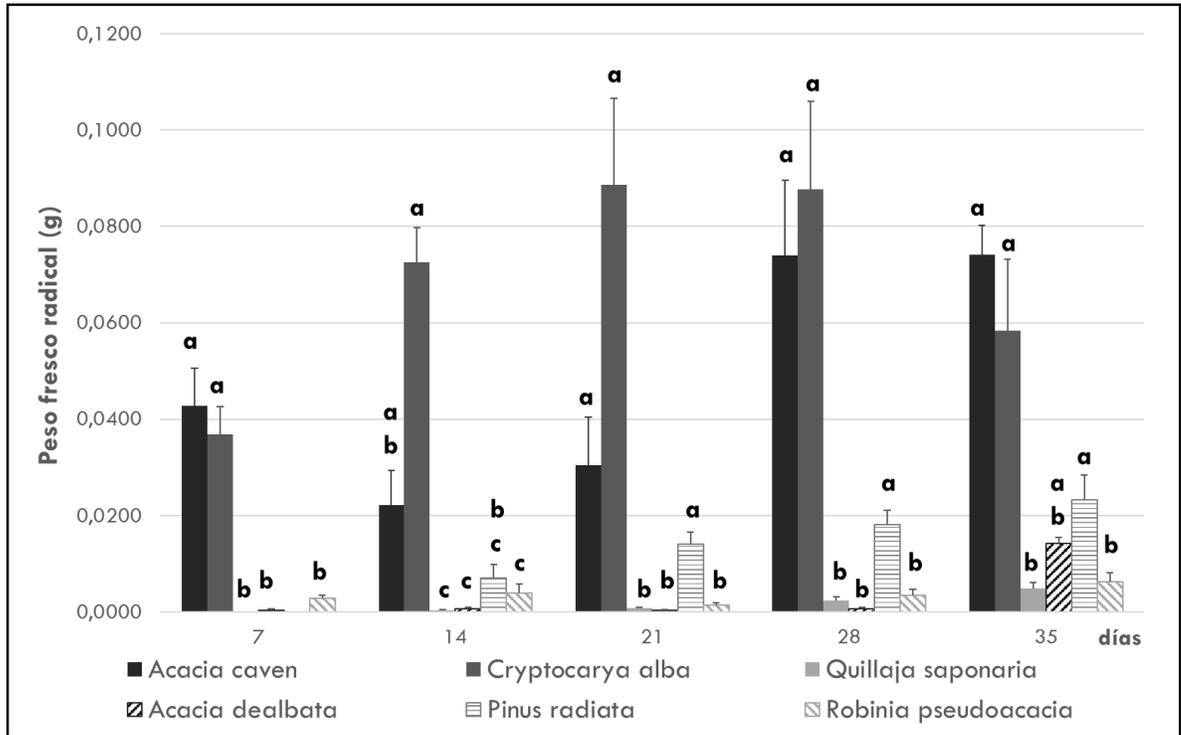


Figura 5: Peso fresco parte radical (media \pm error estándar con n=10). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación.

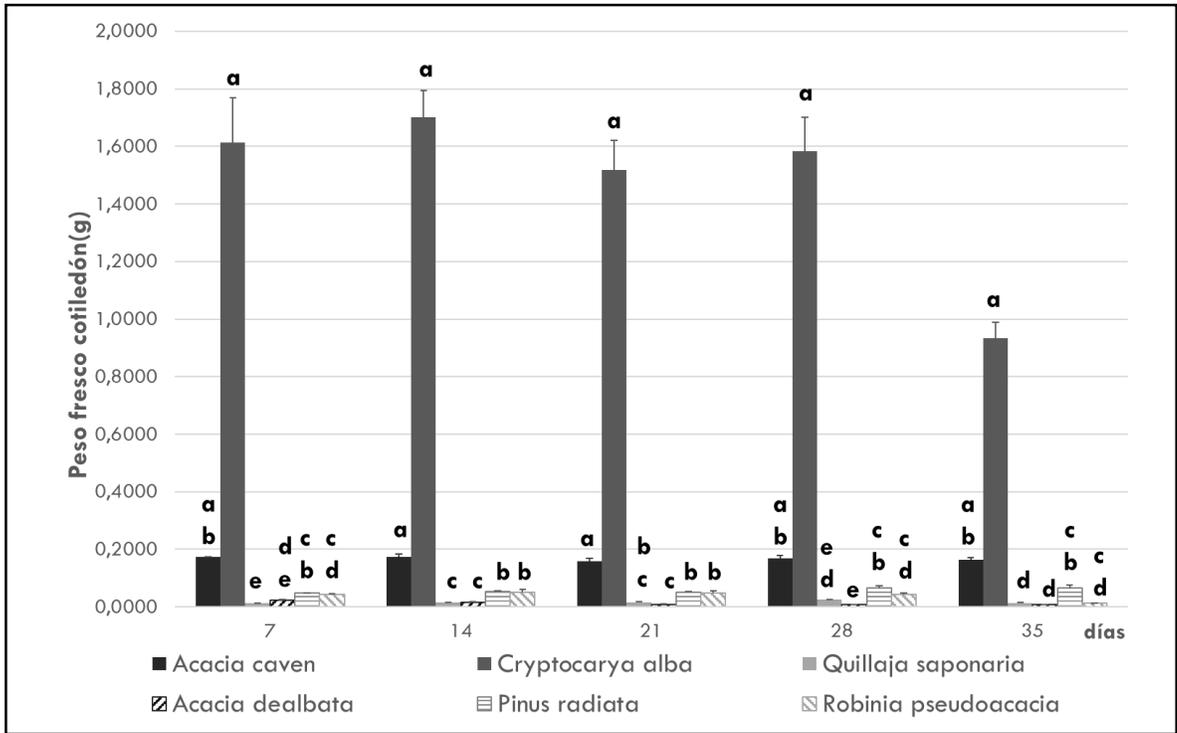


Figura 6: Peso fresco cotiledón (media \pm error estándar con n=10). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación.

Apéndice V: Humedades.

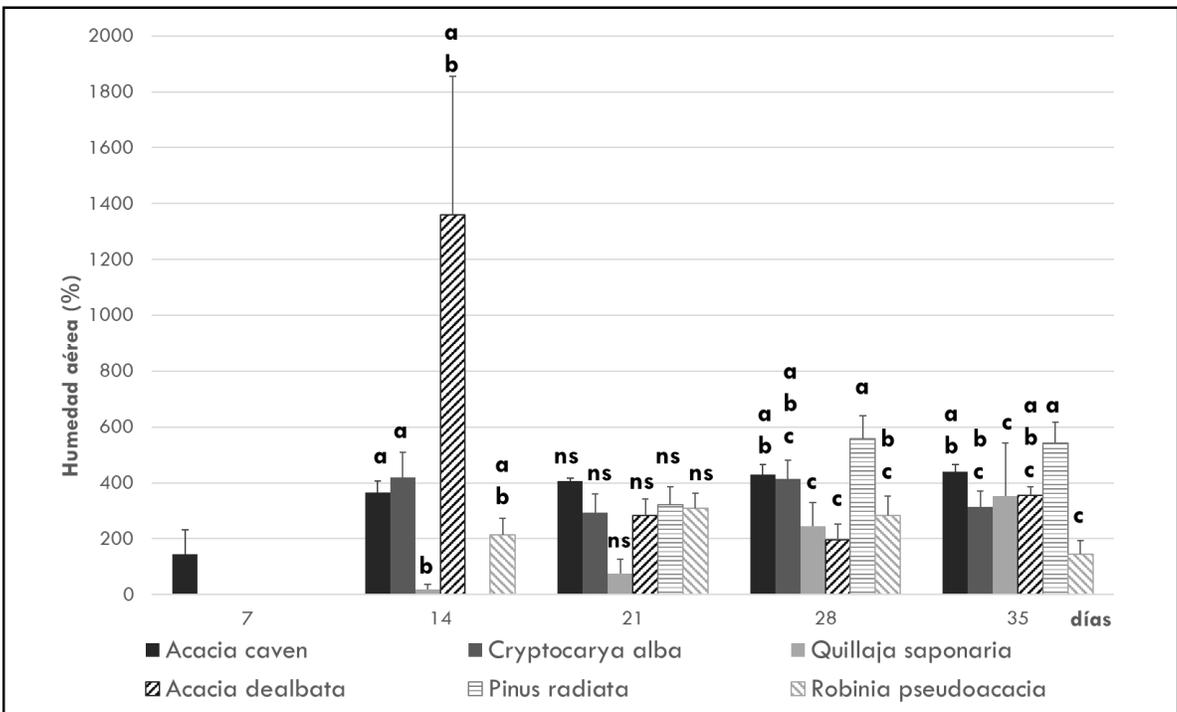


Figura 7: Humedad parte aérea (media \pm error estándar con n=10). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación (ns = no significativo).

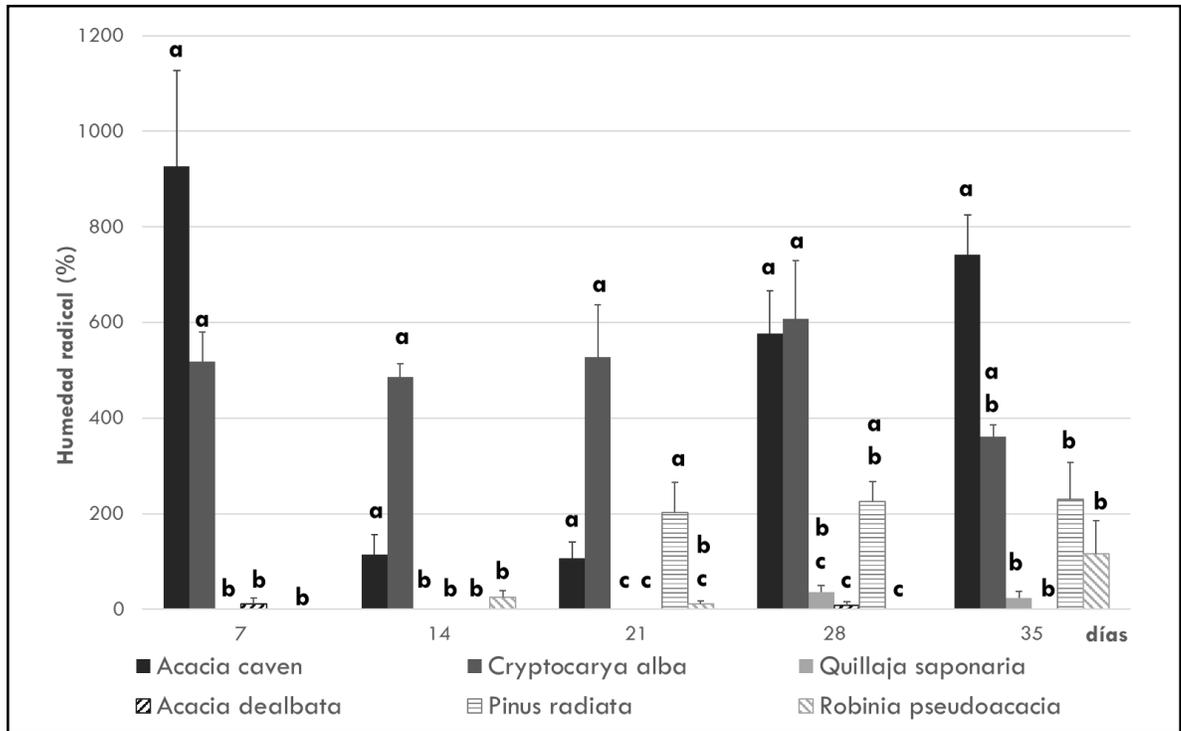


Figura 8: Humedad parte radical (media \pm error estándar con n=10). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación.

Apéndice VI: Índice biomasa tallo / biomasa raíz

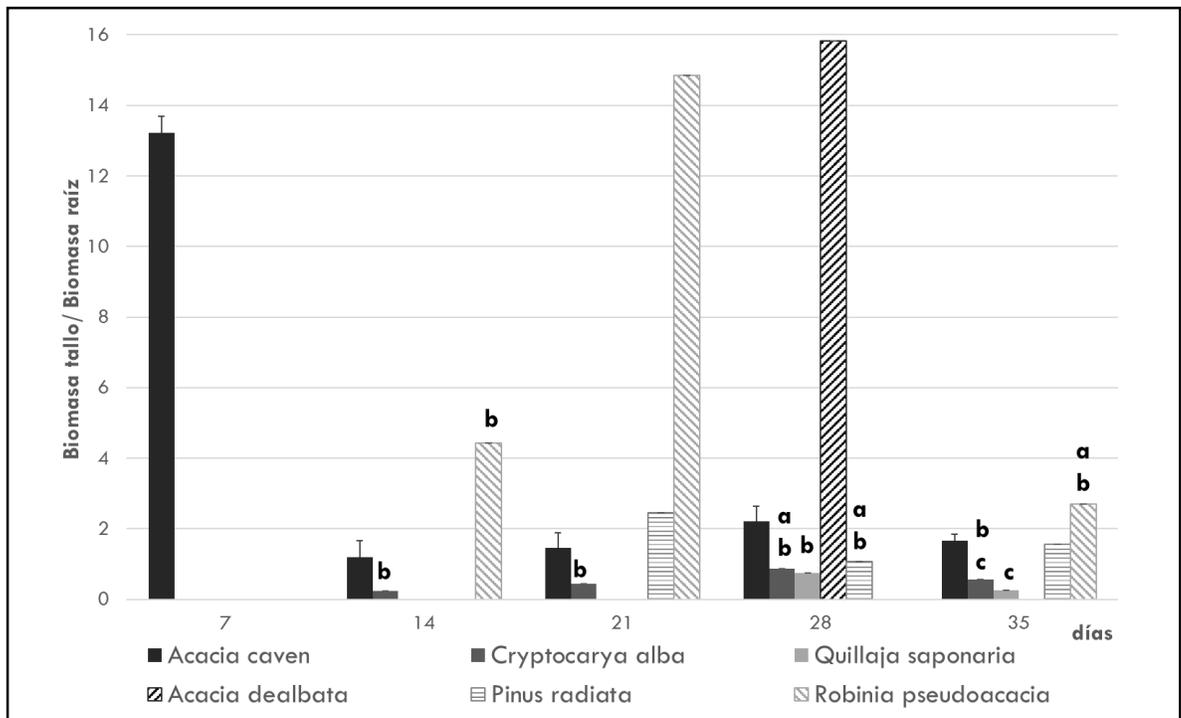


Figura 9: Índice biomasa tallo / biomasa raíz (media \pm error estándar con n=10). Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre las especies en la semana de evaluación.