

UCH-FC
MAF-D
P 397
C.1

**CONSIDERACIONES MICROCLIMATICAS EN LA SOBREVIVENCIA
DE SEMILLAS Y PLANTULAS DE *Kageneckia angustifolia* Don.
UNA ESPECIE DEL BOSQUE ESCLEROFILO
MONTANO DE CHILE CENTRAL**

Tesis

entregada a la Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas con Mención en Botánica

Facultad de Ciencias

por



Alejandro Pedro Peñaloza García

Abril 1996

Director de Tesis: Dra. Mary T. Kalin Arroyo

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Comisión de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato

ALEJANDRO PEDRO PEÑALOZA GARCIA

ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito de Tesis para optar al Grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Botánica.

Director de Tesis:

Dra. Mary T. Kalin Arroyo

.....

Comisión de Evaluación de Tesis:

Dr. Juan J. Armesto

Dr. Ramiro Bustamante

Dra. Gladys Fernández

Dr. Italo Serey

Juan J. Armesto
.....
Ramiro Bustamante
.....
Gladys Fernández
.....
Italo Serey
.....

A Jerónimo
Luis
y Hernán

AGRADECIMIENTOS

Quiero que sepan que agradezco a Paola, Alejandro y Catalina por permitir postergar largamente nuestros encuentros.

A Guillermo, Rosario, Carlos y Graciela.

A mi directora de tesis Dra. Mary T. Kalin Arroyo por invitarme al laboratorio de Botánica en 1987 y darme una oportunidad en ciencia. También agradezco de ella la independencia y autonomía inculcada a lo largo de nuestra amistad.

Al Dr. Juan Armesto quien realizó numerosos y valiosos comentarios en versiones preliminares de este manuscrito. Al Dr. Ramiro Bustamante por su profesionalismo para criticar esta tesis. A Diego Contreras por motivarme a seguir estudiando. A Pedro León por facilitarme las semillas de *Kageneckia angustifolia* utilizadas el primer año.

A Lohengrin Cavieres, Sandra Claros, Cristian von Bohlen, Juan Valencia y Carlos Valdés por su imprescindible colaboración en terreno. A Italo Bavestrello por trasladarme desinteresadamente a Villa Paulina.

A la Corporación Forestal (CONAF) por autorizar realizar este estudio en el Santuario de la Naturaleza "Yerba Loca".

A la oficina de la Comisión Científica Independiente del Proyecto Río Cóndor por las facilidades otorgadas en la preparación de este documento.

Esta tesis fue financiada por el Proyecto FONDECYT 92-1135 del Dr. Juan Armesto y la beca de Financiamiento de Tesis 92-092 del Departamento Técnico de Investigación (DTI) de la Universidad de Chile al Tesista.

Los estudios realizados en la Universidad de Chile abren posibilidades adimensionales en la realización de mi familia.

INDICE

Lista de Tablas	vi
Lista de Figuras	vii
Resumen	ix

CAPITULO I.- Introducción general

Introducción	1
Objetivos	7
Area de estudio	8
Clima	8
Especie de estudio	9

CAPITULO II.- Caracterización Microclimática en el Bosque de *Kageneckia angustifolia*

Introducción	11
Materiales y métodos	11
Cubierta de nieve	12
Acumulación de hojarasca	12
Mediciones microclimáticas	13
Resultados	15
Cubierta de nieve	15
Acumulación de hojarasca	17
Mediciones microclimáticas	17
Discusión	26
Caracterización de microhábitats	26
Comparación con el Bosque Esclerófilo de baja altitud	28

CAPITULO III.- Germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas de *Kageneckia angustifolia*

Introducción	32
Materiales y métodos	33
Viabilidad de las semillas almacenadas en el laboratorio	33
Banco de semillas	34
Viabilidad de las semillas en función del tiempo de permanencia en el suelo y microhábitat	35
Germinación de semillas en terreno	35
Fenología de germinación y sobrevivencia de plántulas	36
Resultados	37
Viabilidad de las semillas almacenadas en el laboratorio	37

Banco de semillas	37
Viabilidad de las semillas en función del tiempo de permanencia en el suelo y microhábitat	37
Germinación en terreno	40
Fenología de germinación	42
Sobrevivencia de plántulas	42
Discusión	46
 CAPITULO V.- Discusión general	 56
 ANEXO 1.- Tablas de resultados de Anova	 59
 ANEXO 2.- Caracterización mesoclimática del sitio de estudio	 63
 ANEXO 3.- Efecto de la temperatura asociada a la cubierta de nieve en la germinabilidad de semillas de <i>Kageneckia angustifolia</i>	 66
 ANEXO 4.- Efecto del riego con extractos acuosos de hojarasca de <i>Kageneckia angustifolia</i> en la germinación de semillas	 69
 ANEXO 5.- Crecimiento y desarrollo de la parte aérea:subterránea de las plántulas	 72
 BIBLIOGRAFIA	 75

LISTA DE TABLAS

- Tabla 1.** Porcentaje de interferencia de PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) por árboles en el Bosque Esclerófilo de Chile central.
- Tabla 2.** Germinación ($\% \pm 2 \text{ EE}$) de las semillas depositadas en terreno, retiradas mensualmente y puestas en condiciones óptimas de germinación. El número de sobres por microhábitat y por tratamiento fue 6 y el número de semillas por sobre fue 100.
- Tabla 3.** Valores de la prueba de Kolmogorov-Smirnov para la fenología de germinación de semillas de *Kageneckia angustifolia* sembradas en cada microhábitat. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).
- Tabla 4.** Germinación de semillas, número de plántulas y porcentaje de sobrevivencia de plántulas a lo largo del período de estudio en cada microhábitat en presencia y ausencia de hojarasca.
- Tabla 5.** Comparación entre la viabilidad de las semillas depositadas en el suelo y retiradas a finales de Junio (fecha de comienzo de germinación natural) y la germinación alcanzada en el experimento de siembra.
- Tabla 6.** Estimaciones de masa total (gr), número de hojas y largo raíz (cm) de plántulas de *Kageneckia angustifolia* de acuerdo a la fecha de germinación y cosechadas en octubre de 1993 y marzo de 1994. El achurado indica que no había comenzado la germinación y por lo tanto no se disponía de plántulas. El asterisco indica la ausencia de plántulas debido a que ellas murieron en el transcurso del experimento.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Fisionomía del Bosque Esclerófilo de baja altitud. El hábito de los árboles más conspicuos es siempreverde. Los taxa arbóreos dominantes son litre (*Lithraea caustica*), peumo (*Cryptocarya alba*) y quillay (*Quillaja saponaria*).
- Figura 2.** Fisionomía del Bosque Esclerófilo montano. El hábito del árbol más conspicuo es semidecídúo de verano. El taxa arbóreo dominante es el frangel u olivillo (*Kageneckia angustifolia*).
- Figura 3.** Promedio de la cubierta de nieve (cm) calculado para cada uno de los microhábitats del bosque de *Kageneckia*. Las líneas indican la desviación estandard. En cada fecha de muestreo, los microhábitats que tienen letras distintas, presentan diferencias estadísticamente significativas (prueba de Wilcoxon).
- Figura 4.** Promedio de la Radiación fotosintéticamente activa (PAR; $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) calculado para cada microhábitats, período del día y mes de muestreo en el bosque de *Kageneckia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estandard.
- Figura 5.** Promedio de la Humedad relativa del aire (%) calculado para cada microhábitat, período del día y mes del año en el bosque de *Kageneckia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estandard.
- Figura 6.** Promedio de la temperatura medida al nivel del suelo ($^{\circ}\text{C}$) calculado para cada microhábitat, período del día y mes del año en el bosque de *Kageneckia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estandard.
- Figura 7.** Promedio de la temperatura medida a 10 cm sobre el nivel del suelo ($^{\circ}\text{C}$) calculado para cada microhábitat, período del día y mes del año en el bosque de *Kageneckia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estandard.
- Figura 8.** Promedio de la humedad del suelo (%) calculado para cada microhábitat y mes del año en el bosque de *Kageneckia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estandard.
- Figura 9.** Promedio de la evaporación potencial de agua (cc/día) calculado para cada microhábitat y mes del año en el bosque de *Kageneckia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estandard.

Figura 10. Germinación de las semillas de *Kageneckia angustifolia* estratificadas y control. El número de réplicas encada serie fue 5. Las líneas verticales corresponden a 2 errores estandard.

Figura 11. Promedio de germinación de semillas (%) de *Kageneckia angustifolia* en cada microhábitats en presencia y ausencia hojarasca. Las líneas verticales corresponden a 2 errores estandard.

Figura 12. Fenología de germinación de semillas de *Kageneckia angustifolia* en cada microhábitat en presencia (a) y ausencia de hojarasca (b).

Figura 13. Sobrevivencia (%) de plántulas de *Kageneckia angustifolia* en cada microhábitat en función de las semillas germinadas, en ausencia (a) y presencia de hojarasca (b).

Figura 14a. Sobrevivencia de plántulas (%) de *Kageneckia angustifolia* en función de la fecha en la cual germinan. El arterisco indica una fecha en donde no había comenzado la germinación. Se muestra serie sin hojarasca.

Figura 14b. Sobrevivencia de plántulas (%) de *Kageneckia angustifolia* en función de la fecha en la cual germinan. El arterisco indica una fecha en donde no había comenzado la germinación. Se muestra la serie cubierta con hojarasca.

Figura 15. Promedio mensual de (a) temperatura (°C) y (b) humedad del aire (%) calculado en el Santuario de la Naturaleza "Yerba Loca", Región Metropolitana (1800 m.s.n.m.)

Figura 16. Registro continuo de temperatura (°C) en dos microhábitats del Bosque Esclerófilo montano, posterior a un evento de nieve.

Figura 17. Germinación de semillas de *Kageneckia angustifolia* y cebada (*Hordeum vulgare* var aramir) con dos soluciones de riego. Las líneas verticales indican 2 errores estandard.

RESUMEN

En la región de clima tipo mediterráneo, los estudios de regeneración se han concentrado casi exclusivamente en el Bosque Esclerófilo de baja altitud (BEa), prestándose relativamente poca atención al Bosque Esclerófilo montano (BEm). La herbivoría y el estrés hídrico son las principales causas para explicar en general la falta de plántulas de especies arbóreas entre los árboles del Bosque Esclerófilo de Chile central.

En el BEm la precipitación puede caer en forma de agua o nieve. La nieve puede permanecer durante varios días y la cantidad relativa de nieve y lluvia es variable entre años. El BEm está formado por rodales monoespecíficos de *Kageneckia angustifolia*. *K. angustifolia* es además una especie semidecídua de verano.

En esta tesis se caracterizó el microclima (sensu del Pozo, 1985) en distintos microhábitat del bosque montano de *Kageneckia angustifolia*. Para ello, se definieron tres microhábitat en función de árboles maduros (bajo, borde y fuera de la copa). Las mediciones microclimáticas se llevaron a cabo durante junio de 1992 y julio de 1993. Se determinó además el efecto de la acumulación de nieve y hojarasca en la sobrevivencia de semillas y plántulas de *K. angustifolia*. Para esto se comparó la germinación de semillas sembradas y la sobrevivencia de plántulas en los tres microhábitat anteriormente definidos. Se relacionó la probabilidad de sobrevivencia de plántulas a lo largo del período estival siguiente con el

lugar y momento en el cual germinan. A partir de este análisis se postuló la distribución de sitios seguros para el establecimiento en el **BEm**.

La cubierta de nieve fuera de la copa de los árboles fue 2.4-23.8 veces más profunda que bajo la copa de los árboles. La acumulación de hojarasca medida bajo los árboles fue casi dos ordenes de magnitud mayor que fuera de los árboles. Todas las mediciones de las variables microclimáticas mostraron una marcada estacionalidad. El microclima bajo los árboles fue muy similar al microclima fuera de los árboles. Este resultado sugiere una débil zonación microclimática, en comparación con el **BEm**. Al parecer el microclima por si sólo (sensu del Pozo 1985) no sería la principal causa para explicar la fisionomía en manchones del **BEm**.

La germinación de semillas de *Kageneckia angustifolia* en presencia y ausencia de hojarasca fue significativamente mayor bajo los árboles. La presencia de hojarasca reduce significativamente la germinación de semillas en los tres microhábitat. El porcentaje de germinación de semillas es similar a la viabilidad de las semillas al inicio de la germinación. Al comienzo de la germinación, las semillas que no germinaron estaban muertas. La germinación de semillas bajo los árboles comenzó alrededor de un mes más temprano que las semillas sembradas fuera de los árboles. La pérdida de viabilidad de semillas es dependiente del tiempo y microhábitat en donde ellas son depositadas. La mayor pérdida de viabilidad de semillas ocurrió fuera de los árboles. Se desconoce la causa por la cual las semillas de *K. angustifolia* depositadas fuera de los árboles pierden proporcionalmente mas

viabilidad que las depositadas bajo los árboles. Las plántulas emergidas más tempranamente tienen mayor probabilidad de sobrevivir al período estival siguiente. Plántulas localizadas bajo la copa y en el borde de los árboles son las únicas que contribuyen a la población del año siguiente.

La temperatura y presencia de la nieve parece no afectar negativamente la viabilidad y germinación de las semillas así como la sobrevivencia de plántulas de *Kageneckia angustifolia*. Se postula que diferencias en el estado de desarrollo de las plántulas (ej. largo raíz) al inicio del período estival sería una de las causas de la falta de plántulas en los espacios abiertos. Bajo esta perspectiva, la nieve tendría un efecto que dependería del momento en el cual cae. Se propone una hipótesis mecanicista para explicar la formación de nuevos manchones de vegetación, en ausencia de ganado doméstico. La hipótesis propuesta es distinta a la propuesta para el Bosque Esclerófilo de baja altitud, por cuanto no requiere de especies pioneras.

CAPITULO I

Introducción general

Introducción

En la región de clima tipo mediterráneo de Chile, los estudios de regeneración se han concentrado casi exclusivamente en el Bosque Esclerófilo de baja altitud (BEa) (ej. Armesto et al. 1979, Avila et al. 1981, Araya & Avila 1981, Fuentes et al. 1984, Fuentes et al. 1986, Muñoz & Fuentes 1989, Jiménez & Armesto 1992), prestándose relativamente poca atención al Bosque Esclerófilo montano (BEm). En el BEa, la regeneración de las especies arbóreas es principalmente restringida por:

a) la herbivoría ejercida por animales introducidos (conejos y cabras) sobre las plántulas (Jaksic & Fuentes 1980, Simonetti 1983, Fuentes et al. 1984, Fuentes et al. 1986, Fuentes et al. 1990). Estudios experimentales de Fuentes et. al (1984), demostraron que la herbivoría es la causa de mortalidad de al menos un 60% de las plántulas en los espacios abiertos y que el efecto de este factor no sería relevante bajo los manchones de vegetación.

b) el estrés al cual están sometidas las plántulas durante el período estival. Según del Pozo (1985) el microclima bajo los arbustos es diferente del microclima de los espacios entre los manchones de vegetación. Este autor mostró que las diferencias microclimáticas entre los microhábitats bajo y fuera de los arbustos eran mayores a las registradas entre laderas de distinta exposición. En términos biológicos, el microclima generado bajo los manchones de

vegetación, aumenta significativamente la expectativa de vida de las plántulas en comparación con los espacios abiertos (Fuentes et al. 1984, del Pozo et al. 1989).

Los factores que afectarían el reclutamiento en el BEm no han sido estudiados. Actualmente esta formación se desarrolla en ambas cordilleras, inmediatamente por encima del BEa, sin embargo es en la Cordillera de los Andes donde alcanza su mayor desarrollo (Rodríguez et al. 1983). En el sector andino, el BEm comienza alrededor de los 1500 m.s.n.m. hasta cerca de 2100-2200 y está constituido principalmente por rodales monoespecíficos de *Kageneckia angustifolia* (Rosaceae) abiertos a moderadamente densos, acompañados ocasionalmente por los arbustos *Colliguaja salicifolia* (Euphorbiaceae) y *Guindilia trinervis* (Sapindaceae) (Rundel 1981, Uslar 1982, Rozzi 1990, León 1993, Arroyo & Uslar 1993).

Considerando la variación florística y fisionómica de la vegetación en Chile central (Schmithüsen 1956) y de las condiciones climáticas a lo largo de un gradiente altitudinal (Santibáñez & Uribe 1992), caben las siguientes preguntas ¿existe una zonación microclimática en el BEm?, y si existe ¿cuán similar es a la descrita para el BEa? y ¿cuál es su importancia en términos biológicos?, ¿cuál es el patrón espacial de regeneración? y ¿cuán similar es este patrón en comparación al BEa? Desde el punto de vista ecológico, las preguntas y comparaciones planteadas anteriormente no son triviales, ya que entre ambas formaciones vegetacionales existen diferencias en:

a) **Fisionomía:** Las especies dominantes del BEa como por ejemplo *Lithraea caustica* (Anacardiaceae) y *Cryptocarya alba* (Lauraceae) son siempreverdes de hojas anchas mientras

que *Kageneckia angustifolia*, especie arbórea dominante del **BEm** es semidecídua de verano y de hojas lanceoladas. Las especies del **BEa** tienden a formar manchones con un dosel muy cerrado y bajo, de manera que sus ramas frecuentemente alcanzan el suelo (Figura 1); en cambio aunque los individuos de *Kageneckia angustifolia* pueden encontrarse agrupados, su dosel es muy abierto (Figura 2). Lo anterior puede significar por un lado que en el **BEm** no exista una marcada zonación microclimática entre bajo los árboles y los espacios abiertos, mientras que por otro lado, es probable que en el bosque de *Kageneckia* exista una gran acumulación de hojarasca bajo los árboles, lo cual podría afectar el patrón de reclutamiento de nuevos individuos (Daniel & Schmidt 1972, Tripathi & Khan 1990),

b) Precipitación: En el **BEm** la precipitación puede caer en forma de agua o nieve. La nieve permanece durante varios días y la cantidad relativa de nieve y lluvia es variable entre años. En el **BEa**, en cambio, la precipitación se recibe principalmente en forma de lluvia y con eventos de nieve ocasionales y transientes. Observaciones personales durante el período invernal en el **BEm** indican que la nieve se acumula preferentemente en los espacios abiertos entre los árboles. De acuerdo con lo planteado anteriormente, es probable entonces que la acumulación de nieve en el **BEm** pueda afectar el patrón de reclutamiento de las especies arbóreas.



Figura 1. Fisionomía del Bosque Esclerófilo de baja altitud. El hábito de los árboles más conspicuos es siempreverde. Los taxa arbóreos dominantes son litre (*Lithraea caustica*), peumo (*Cryptocarya alba*) y quillay (*Quillaja saponaria*).

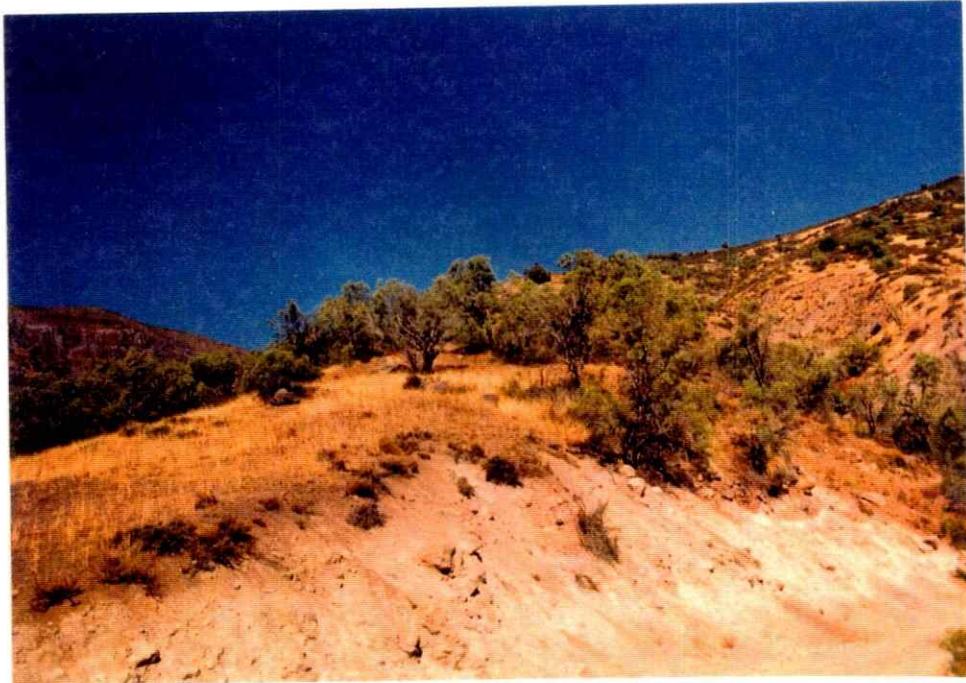


Figura 2. Fisionomía del Bosque Esclerófilo montano. El hábito del árbol más conspicuo es semidecídúo de verano. El taxa arbóreo dominante es el frangel u olivillo (*Kageneckia angustifolia*).

A base de estos antecedentes, es posible postular al menos dos efectos contrastantes de:

i.- cubierta de nieve

1.- Si la temperatura bajo la cubierta de nieve estacional que se acumula preferentemente en los espacios entre los árboles afecta negativamente la sobrevivencia de semillas y plántulas, aquellos años con nieve podrían significar una gran mortalidad de individuos en los espacios entre los árboles. Como consecuencia, el reclutamiento sería mayor bajo los árboles. Si esta hipótesis es correcta, las poblaciones arbóreas adultas tendrán una estructura espacial agrupada y una densidad poblacional alta.

2.- Si la temperatura bajo la cubierta de nieve estacional no afecta negativamente la viabilidad de las semillas y plántulas, posiblemente actuando como un aislante térmico que previene la exposición de semillas y plántulas a temperaturas letales, entonces el reclutamiento sería mayor en los espacios entre árboles. Si esta hipótesis es correcta, las poblaciones arbóreas adultas tendrán una estructura espacial regular y una densidad poblacional baja.

ii.- presencia de hojarasca

1.- Si la hojarasca que se acumula preferentemente bajo los árboles afecta negativamente la sobrevivencia de semillas y plántulas, entonces el reclutamiento sería menor bajo los árboles. Si esta hipótesis es correcta, las poblaciones arbóreas adultas tendrán una estructura espacial regular y una densidad poblacional baja.

2.- Si la hojarasca que se acumula preferentemente bajo los árboles no afecta la viabilidad de las semillas y plántulas, posiblemente actuando como aislante a las bajas temperaturas del invierno y desecación en verano, entonces el reclutamiento sería mayor en los espacios entre árboles. Si esta hipótesis es correcta, las poblaciones arbóreas adultas tendrán una estructura espacial agrupada y una densidad poblacional alta.

Teniendo en cuenta que los primeros estados del ciclo de vida de una planta son los más sensibles a las condiciones ambientales (Donoso 1983), es fundamental para la comprensión de la dinámica del **BEm** reconocer aquellos factores que afectan la sobrevivencia de sus semillas y plántulas, especialmente en aquellas especies dominantes.

Estudios recientes llevados a cabo por León (1993) han determinado que en algunas poblaciones andinas de *Kageneckia angustifolia* el éxito de polinización es cercano al 80% y el aborto de frutos y semillas alcanza al 7%. En consecuencia, el eventual "cuello de botella" para el reclutamiento de nuevos individuos correspondería a la fase de post-dispersión de semillas.

Objetivos generales

- Determinar el efecto de la acumulación de nieve y hojarasca en la sobrevivencia de semillas y plántulas de *Kageneckia angustifolia*. A base del análisis anterior postular la distribución de los "sitio seguros" para el establecimiento en el **BEm**.

- Caracterizar el microclima de los distintos microhábitats del bosque montano de *Kageneckia angustifolia*.

Objetivos específicos

- Comparar la germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas de *Kageneckia angustifolia* en distintos microhábitats del bosque, definidos por diferentes condiciones de acumulación de nieve y hojarasca.
- Relacionar la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas a lo largo del período estival, con el momento y microhábitat en donde ellas germinaron.
- Comparar las características microclimáticas de los distintos microhábitats del BEm con los antecedentes sobre el BEa.

Area de estudio: El presente trabajo se llevó a cabo en el Santuario de la Naturaleza "Yerba Loca" (33°20'S-70°20'O) a una altitud de ca. 1800 m.s.n.m. Esta área protegida se encuentra en la cuenca del río San Francisco, Cordillera de los Andes, Región Metropolitana. La flora de esta región se caracteriza por su riqueza de formas de vida y heterogénea procedencia biogeográfica (Arroyo & Uslar 1993).

Clima: La zona de estudio se encuentra en un distrito agroclimático denominado Baja Cordillera (sensu Santibáñez & Uribe 1992), el cual queda determinado principalmente por su posición

altitudinal. Este distrito se caracteriza por temperaturas mensuales que varían entre una máxima media de 22.9°C (enero) y una mínima media de 1.2°C (julio). El promedio de heladas por año es 181. La precipitación media anual es de 715 mm y el período seco estival se extiende por 7 meses (op. cit.).

Especie de estudio: *Kageneckia angustifolia* es un árbol dioico, endémico de la zona mediterránea de Chile central que se distribuye entre las regiones IV y VII (Rodríguez et al. 1981). Ocupa una posición ecotonal entre el BEa y la vegetación altoandina, definiendo el límite arbóreo entre los 32-33°S (Arroyo et al. 1981). *K. angustifolia* ha sido descrita como una especie entomófila (Uslar 1982), registrándose a lo menos 32 especies de insectos autóctonos que visitan sus flores (León 1993). Su floración es abundante en algunos años durante los meses de Noviembre y mediados de Diciembre. La semillación (anemocoría) comienza a mediados de Febrero prolongándose hasta finales de Abril.

Debido a la fuerte presión antrópica que ha sufrido la vegetación de Chile en general, y los bosques de *Kageneckia angustifolia* en particular, esta especie ha sido catalogada como Vulnerable a la extinción en gran parte de su área de distribución (Benoit 1989).

En el sitio de estudio se escogió un rodal de *Kageneckia angustifolia* con individuos adultos de tamaño similar (diámetro de la copa) y en aparente buen estado sanitario. Este bosque se encuentra localizado aproximadamente 400 m al interior de la reserva, tomando como referencia el camino que lleva a Farellones (curva 15). La población estudiada se desarrolla en una ladera de exposición

NNE y con una pendiente promedio de 37° . La ausencia de otras especies arbóreas y arbustivas en el rodal estudiado facilita el análisis de la regeneración del bosque de *Kageneckia*. Debido a que durante gran parte del año se desarrollan prácticas de transhumancia de ganado (vacas y caballos), el rodal de *K. angustifolia* estudiado se protegió mediante una cerca de alambre de púas de 5 líneas y de 1,8 m de altura. El área total de esta parcela de exclusión alcanza a 4.886 m². Por lo tanto, el estudio analiza los patrones de regeneración en ausencia del impacto directo del ganado.

CAPITULO II

Caracterización Microclimática en el Bosque de *Kageneckia angustifolia*

Introducción

La zonación microclimática ha sido reconocida como un importante factor estructurador de la fisionomía en manchones de la vegetación del matorral de Chile central (Fuentes et al. 1984). Las condiciones de desecación y alta temperatura fuera del dosel de los arbustos sería la principal causa por la cual las plántulas de las especies arbóreas del BEa rara vez alcanzan los estados adultos en los espacios abiertos (del Pozo 1985).

El objetivo de este capítulo es presentar una caracterización microclimática de tres microhábitats: bajo, borde y fuera de los árboles, cuyas condiciones puedan afectar el patrón de regeneración de los árboles del BEm en los Andes de Chile central.

Materiales y métodos

Como las condiciones microclimáticas bajo los manchones de vegetación dependen de las especies que lo conforman (del Pozo 1985), es probable que estas características se relacionen con el tamaño y edad de cada árbol. Con el propósito de estandarizar los resultados, en relación con variaciones del tamaño de los árboles de *Kageneckia angustifolia* se definieron tres microhábitats de la siguiente manera:

Bajo dosel: Area comprendida entre el tronco de cada árbol y la proyección vertical del borde de la copa, **Borde del dosel:** Area comprendida entre el límite de la copa de cada árbol, hasta dos radios de copa de distancia del árbol estudiado, **Fuera del dosel:** Area comprendida entre el límite externo del borde de cada árbol y cinco radios del árbol estudiado y de otros árboles vecinos.

En cada uno de los microhábitats (3 microhábitats x 10 árboles = 30 sitios), se localizó al azar una estación de muestreo fijo en donde se realizaron todas las mediciones microclimáticas. Dicha estación de muestreo quedó delimitada enterrando perpendicular al nivel del suelo un tubo de PVC de 20 mm de diámetro y 1,7 m de alto.

Una vez delimitadas las estaciones de muestreo, se cuantificó además la heterogeneidad de estos microhábitats en cuanto a la acumulación de nieve y hojarasca.

Cubierta de nieve: Durante las temporadas invernales de 1992 y 1993, el día siguiente a una lluvia en la ciudad de Santiago, se midió en el sitio de estudio la cubierta de nieve en cada microhábitats en los 10 árboles estudiados. Con este fin, se introdujo paralelo a cada tubo de PVC, una regla metálica graduada en milímetros. El análisis estadístico se realizó independientemente para cada fecha de muestreo mediante la prueba de Kruskal-Wallis y la prueba a posteriori no-paramétrica de Wilcoxon.

Acumulación de hojarasca: Al inicio del período otoñal, en cada uno de los microhábitats, se colectó la hojarasca del suelo contenida en el interior de 4 bastidores sin fondo de 500 cm²

dispuestos al azar en cada microhábitat (bajo-borde-fuera). Posteriormente en el laboratorio, la hojarasca colectada se secó en una estufa a 70°C por 48 horas y se pesó en una balanza digital (OHAUS). El análisis estadístico se realizó mediante ANDEVA de una vía y prueba a posteriori de Tukey.

Mediciones microclimáticas: Desde Junio de 1992 y hasta Julio de 1993, una vez al mes y tres veces al día; en la mañana (inmediatamente después de la salida del sol), a mediodía y en la tarde (1 hora antes del ocaso), se realizaron registros de microclima (ver del Pozo 1985). En cada fecha de muestreo y en cada período del día (amanecer, mediodía y atardecer) se recorrieron los 3 microhábitats en cada uno de los 10 árboles en secuencia realizando mediciones instantáneas de las siguientes variables:

a) **Radiación fotosintéticamente activa (PAR: 400-700 nm).** El PAR se midió a 10 cm sobre el nivel del suelo con un Data Logger LI-1000 (Li-cor) de registro continuo y provisto de un sensor PAR (LI-190 SA). Debido a que la radiación fue muy variable, el instrumento se configuró de manera que en cada estación de muestreo microclimático se registraba el promedio de un minuto de mediciones.

b) **Humedad del aire.** La humedad relativa del aire se midió con un higrómetro digital de alta resolución (Lutron HT-3002) a 10 cm sobre el nivel del suelo. La calibración del higrómetro se realizaba el día anterior a las mediciones en terreno. El higrómetro se calibraba el día anterior a las mediciones en terreno en un recipiente plástico que contenía LiCl con una humedad relativa

constante de 12%, y posteriormente se introducía en una cámara de crecimiento (Heraeus Vötsch 2000) de humedad controlada al 75%.

c) **Temperatura del aire y suelo.** Las mediciones de temperatura se realizaron en un teletermómetro digital (Cole-Parmer) y termocuplas tipo J de aire y suelo (Cole-Parmer) conectadas a un selector de canales que permitía leer "casi" simultáneamente los dos sensores. En cada uno de los microhábitats, se registró la temperatura a 0 y 10 cm del nivel del suelo.

El mismo día en que se realizaban las mediciones microclimáticas instantáneas, también se llevaron a cabo las siguientes mediciones microclimáticas integrativas:

a) **Análisis gravimétrico.** La humedad del suelo se estimó a través del método gravimétrico (Platt & Griffiths 1969). La metodología consistió en que una vez al mes y en cada uno de los microhábitats se tomó una muestra de suelo entre 0-10 cm de profundidad (ca. 1 kilo), cada muestra se puso en una bolsa plástica sellada y antes que transcurran 18 horas, se pesó en el laboratorio, desecándola posteriormente en una estufa eléctrica a 70°C durante 76 horas, para finalmente pesarla en seco. El porcentaje de humedad del suelo se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Humedad del suelo (\%)} = [\text{suelo húmedo (gr)} - \text{suelo seco (gr)}] / \text{suelo seco} \times 100$$

b) **Evaporación potencial.** La evaporación potencial se estimó mediante la instalación de 8 evaporímetros Pichê a 10 cm del nivel del suelo, cuatro en los microhábitats bajo los árboles y

cuatro en los espacios abiertos. Los evaporímetros eran llenados con agua destilada, instalados al amanecer y retirados al ocaso.

El análisis estadístico de las variables microclimáticas instantáneas se realizó mediante ANDEVA de 2 factores con medidas repetidas. El análisis estadístico de las variables microclimáticas integrativas se realizó mediante ANDEVA de 1 factor con medidas repetidas. Las tablas completas con los resultados de todos los ANDEVA se muestran en el Anexo 1.

Resultados

Cubierta de nieve: Mediante la prueba de Kruskal-Wallis, se estableció que en todas las fechas muestreadas de la temporada 1992-93, existieron diferencias significativas en el promedio de nieve acumulada entre los distintos microhábitats en el bosque de *Kageneckia angustifolia*. Los valores de H oscilaron entre 12.43 y 21.38 y todos los valores de p fueron inferiores a 0.001. La prueba a posteriori de Wilcoxon mostró que la profundidad de la cubierta de nieve medida en los espacios entre los árboles fue en todas las fechas significativamente mayor que la nieve acumulada bajo los árboles. El promedio de la cubierta de nieve acumulada en los espacios abiertos superó en 2.4-23.8 veces el promedio de la cubierta de nieve acumulada bajo los árboles (Figura 3). El promedio anual de nieve acumulada bajo de los árboles fue similar en los años 1992-93 (3.0 y 2.5 cm. respectivamente). De la misma manera, el promedio anual de nieve acumulada en el microhábitat de fuera de los árboles fue similar en los años 1992-93 (12.1 y 13.1 cm. respectivamente).

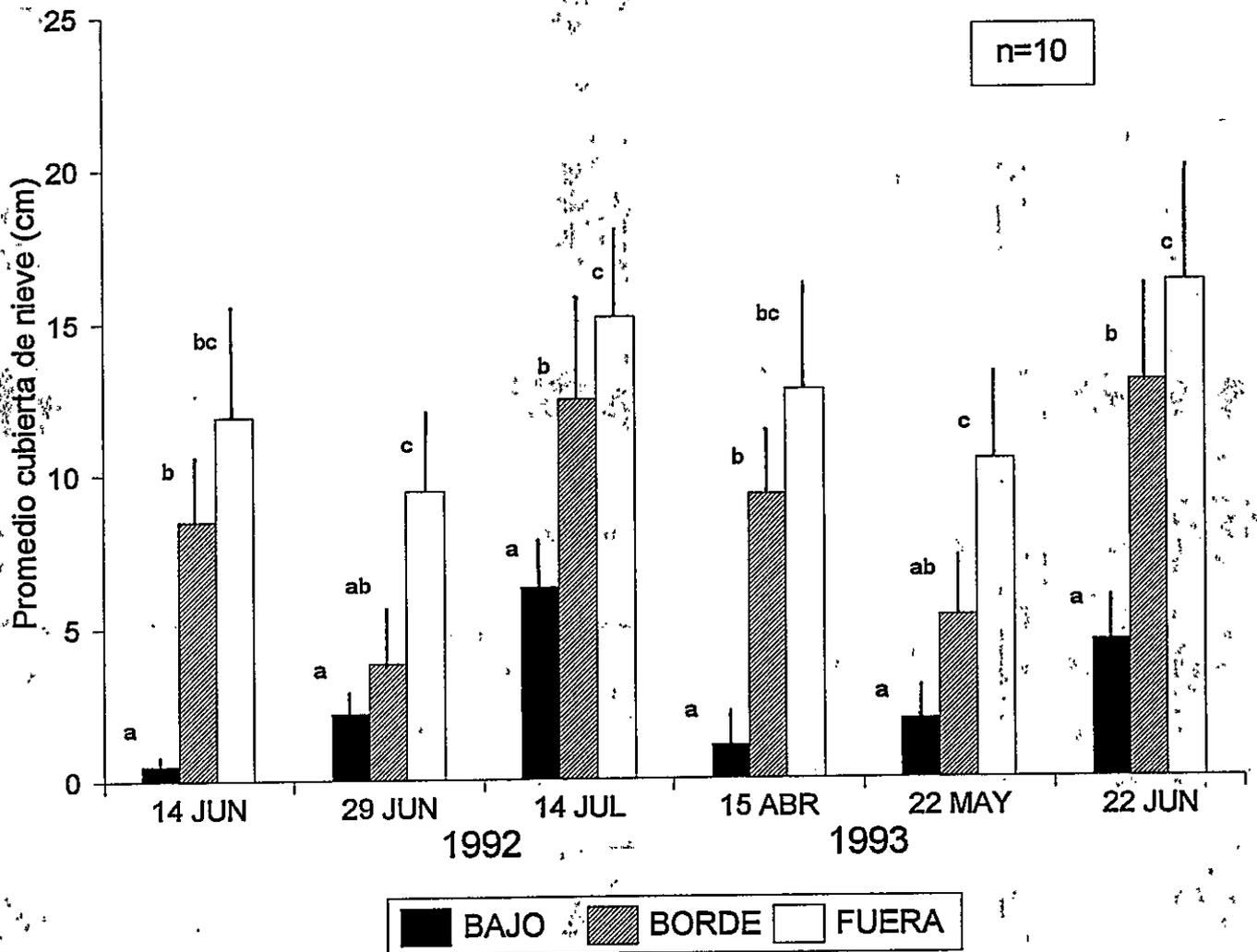


Figura 3. Promedio de la cubierta de nieve (cm) calculado para cada uno de los microhábitats del bosque de *Kageneckia*. Las líneas indican la desviación estandard. En cada fecha de muestreo, los microhábitats que tienen letras distintas, presentan diferencias estadísticamente significativas (prueba de Wilcoxon).

Acumulación de hojarasca: El ANDEVA de una vía muestra diferencias estadísticamente muy significativas en la acumulación promedio de hojarasca seca entre los distintos microhábitats ($F_{[2,54]}=460.09$; $p<0.01$). La prueba a posteriori de Tukey indica que el promedio de hojarasca seca acumulada bajo los árboles (0.756 gr/cm^2) fue significativamente mayor que la acumulada entre los árboles (0.009 gr/cm^2) (Tukey= -0.747 ; $p<0.01$). Una situación similar se presenta al comparar el borde de los árboles con los espacios abiertos (Tukey= -0.301 ; $p<0.01$). Los microhábitats fuera de los árboles concentran sólo el 0.8% de toda la hojarasca recogida.

Mediciones microclimáticas

En todas las figuras que se muestran en esta sección solamente se han graficado los valores registrados en los microhábitats bajo la copa y fuera de los árboles, debido a que los valores registrados en el microhábitat del borde del dosel ocupan una posición intermedia.

Mediciones instantáneas

Radiación fotosintéticamente activa (PAR): Los mayores valores de PAR se obtuvieron durante los meses de primavera-verano. El máximo valor de PAR medido fue de $2097 \mu\text{mol/m}^2\text{s}$ al mediodía del mes de enero y entre los árboles. El ANDEVA de 2 factores con medidas repetidas reveló que no existen diferencias estadísticamente significativas entre las mediciones de PAR de los tres microhábitats ($F_{[2,81]}=3.030$; $p=0.054$). El mismo análisis reveló además diferencias estadísticamente significativas entre los tres períodos del día ($F_{[2,81]}=2651.585$; $p<0.001$) y entre los meses del año ($F_{[2,81]}=430.768$; $p<0.001$) (Figura 4).

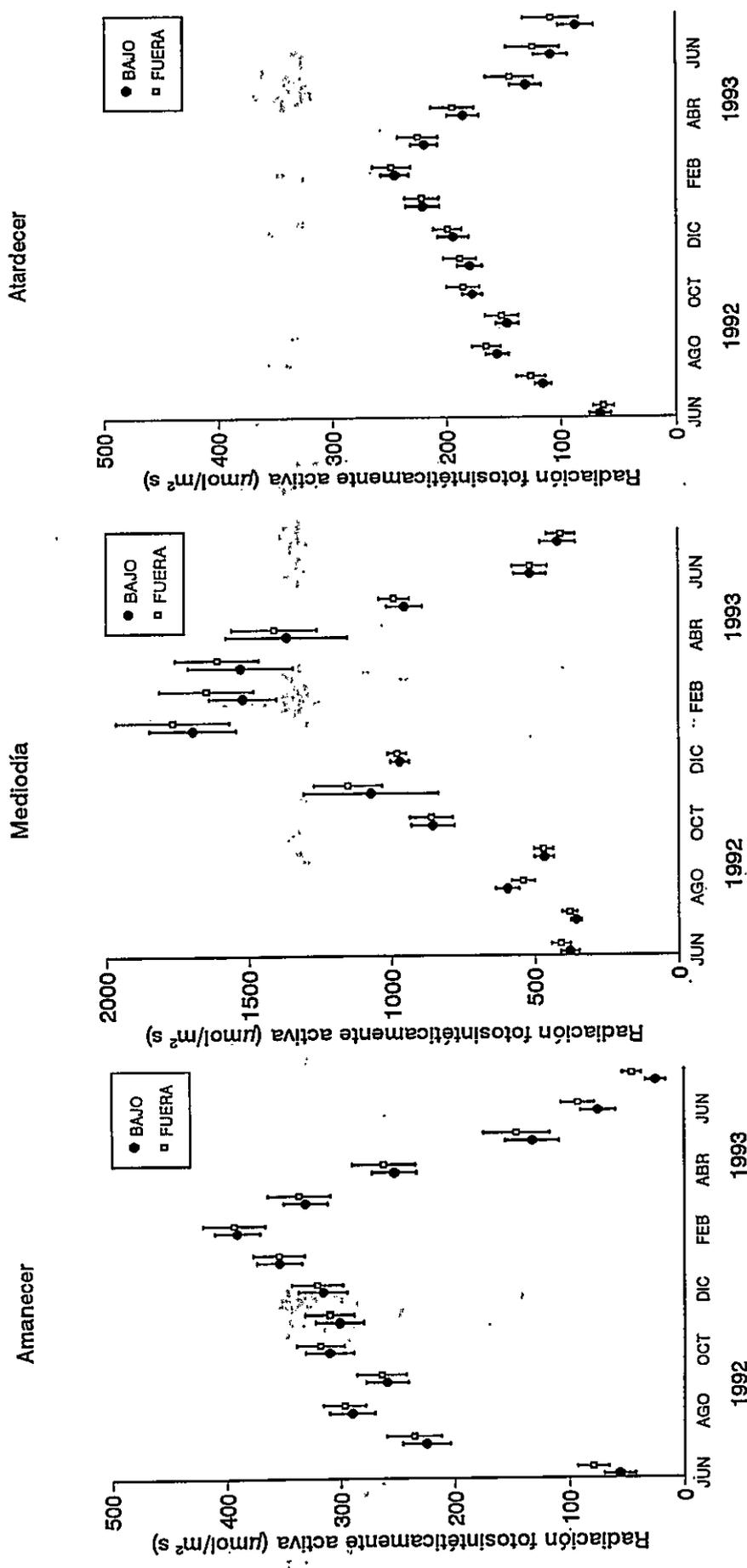


Figura 4. Promedio de la Radiación fotosintéticamente activa (PAR; $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$) calculado para cada microhábitats, período del día y mes de muestreo en el bosque de *Kageneckia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estándar.

Humedad del aire: Los máximos valores de humedad del aire se registraron durante los meses de otoño e invierno, mientras que los mínimos corresponden al mes de diciembre (Figura 5). El ANDEVA de 2 factores con medidas repetidas revela que no existen diferencias estadísticamente significativas entre los microhábitats ($F_{[2,81]}=1.129$; $p=0.329$). El mismo análisis reveló además diferencias estadísticamente significativas entre los tres períodos del día ($F_{[2,81]}=12.322$; $p < 0.001$) y meses del año ($F_{[13,1053]}=1469.027$; $p < 0.001$).

Mediciones de temperatura

Temperatura medida a nivel del suelo: Los mayores valores promedio de temperatura medidos al nivel del suelo se registraron al mediodía, especialmente durante los meses de primavera-verano. En los meses estivales, la temperatura media fue casi el doble del período otoño-invierno (Figura 6). La máxima temperatura registrada al nivel del suelo fue de 27.6°C y bajo los árboles (febrero de 1993), mientras que la menor temperatura registrada al nivel del suelo fue de 4.2 °C también bajo los árboles (julio de 1992). El ANDEVA de 2 factores con medidas repetidas reveló que no existían diferencias estadísticamente significativas entre los microhábitats ($F_{[2,81]}=0.509$; $p=0.603$). El mismo análisis reveló además diferencias estadísticamente significativas entre los tres períodos del día ($F_{[2,81]}=245.748$; $p < 0.001$) y meses del año ($F_{[13,1053]}=713.121$; $p < 0.001$).

Temperatura medida a 10 cm sobre el nivel del suelo: El promedio de la temperatura fue mayor durante los meses de primavera-verano. El promedio de temperatura registrada durante los meses de invierno alcanzó alrededor de la mitad de los meses de primavera-verano (Figura 7). La máxima

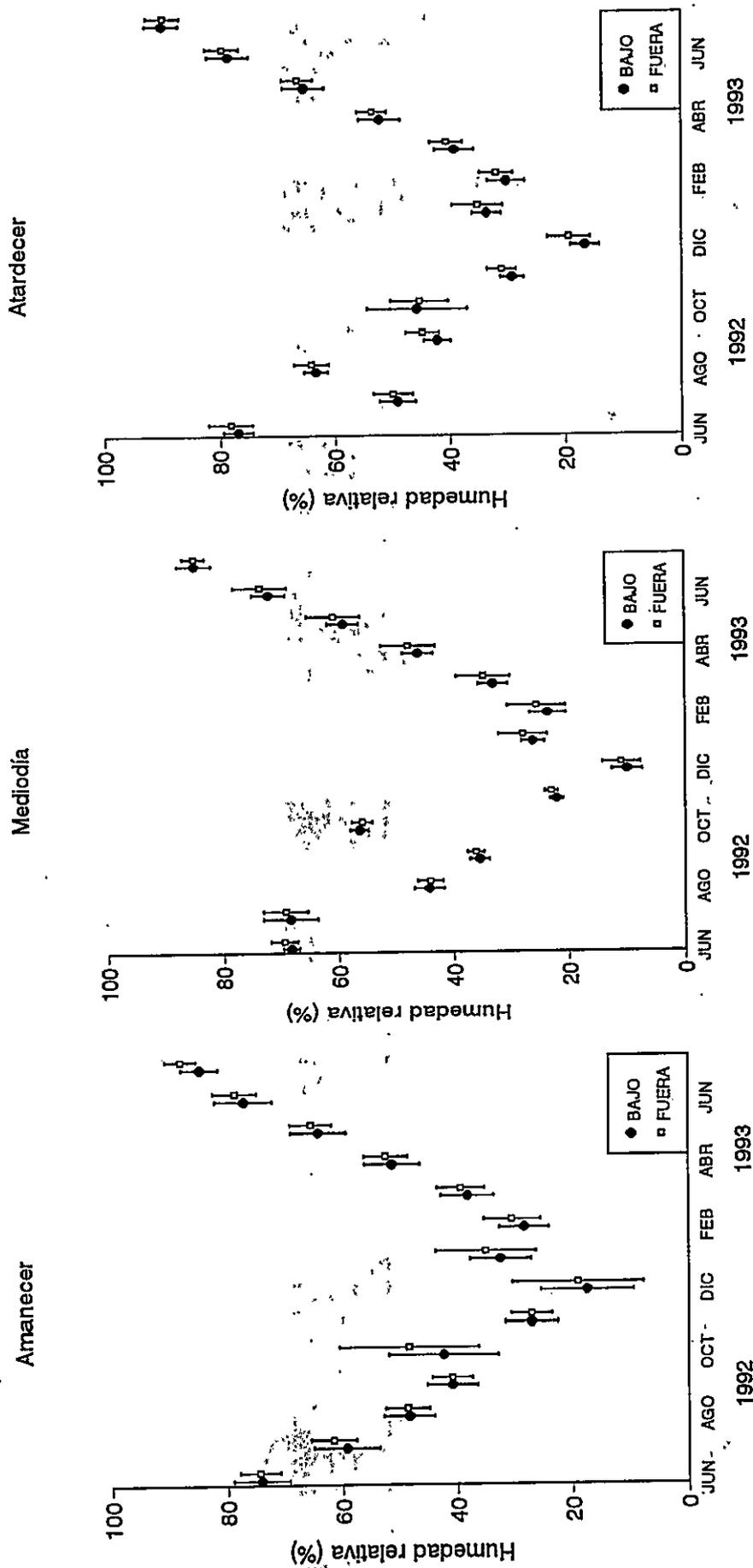
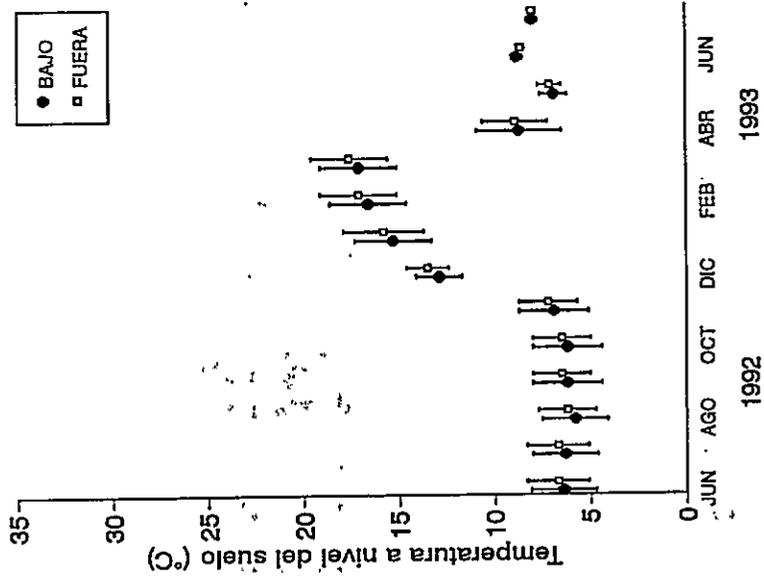
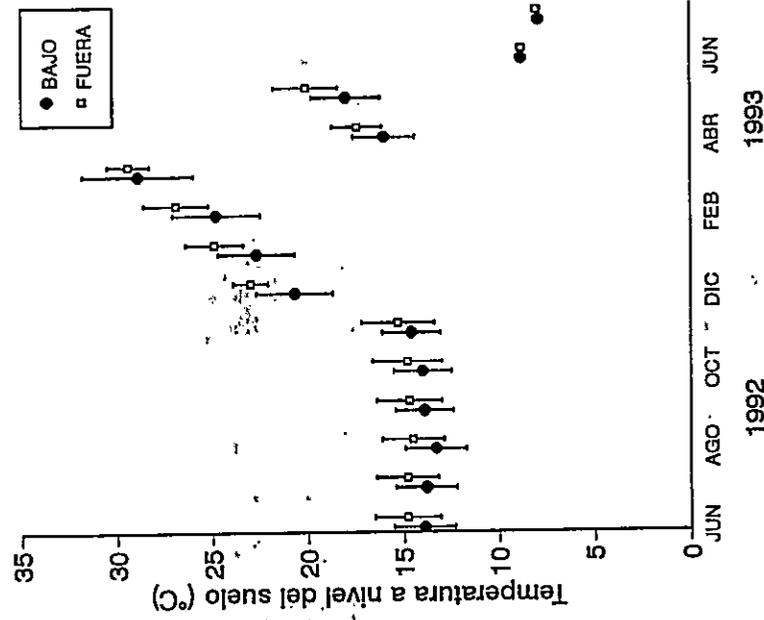


Figura 5. Promedio de la Humedad relativa del aire (%) calculado para cada microhábitat, período del día y mes del año en el bosque de *Kagenectia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estandar.

Atardecer



Mediodía



Amanecer

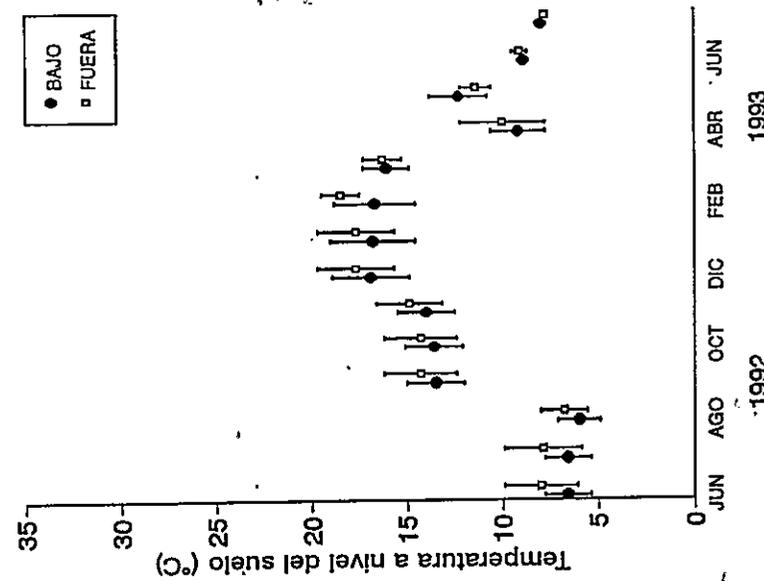
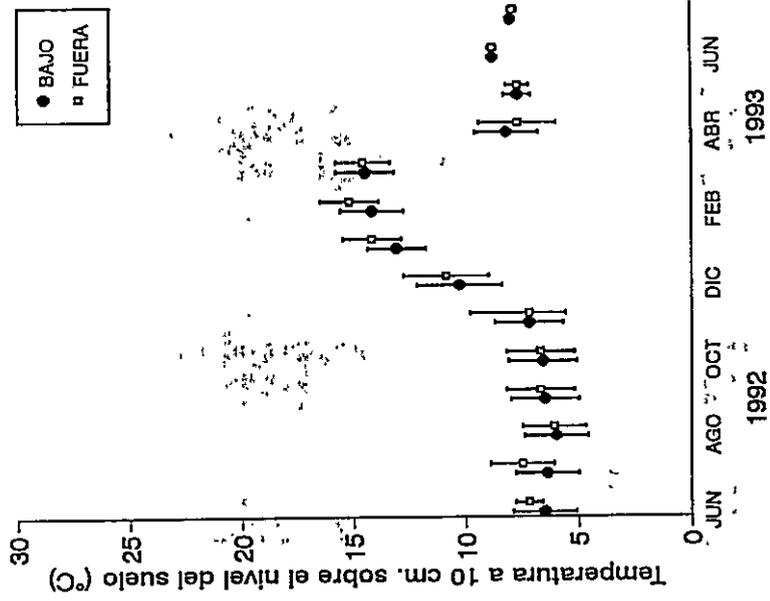
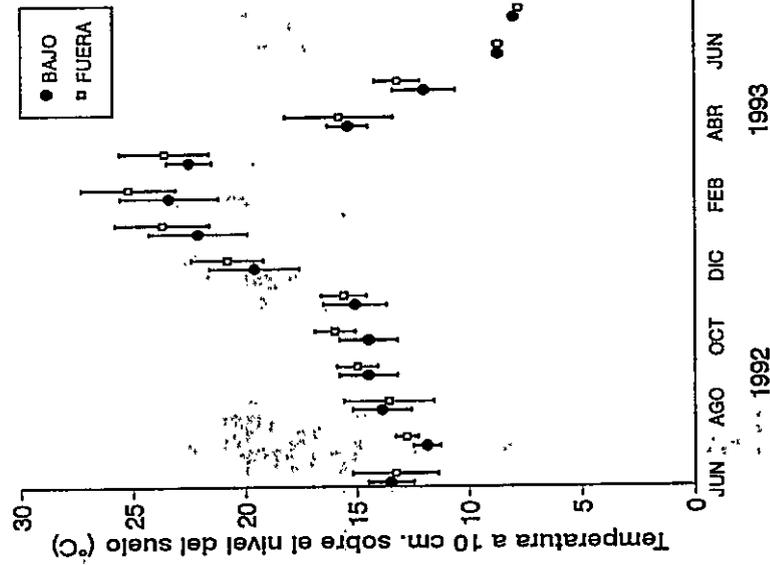


Figura 6. Promedio de la temperatura medida al nivel del suelo (°C) calculado para cada microhábitat, período del día y mes del año en el bosque de *Kageneckia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estándar.

Atardecer



Mediodía



Amanecer

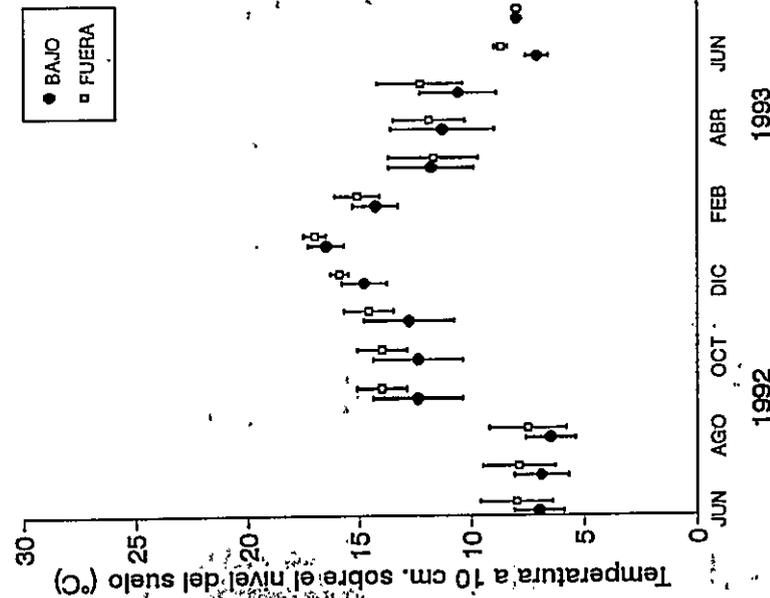


Figura 7. Promedio de la temperatura medida a 10 cm sobre el nivel del suelo ($^{\circ}\text{C}$) calculado para cada microhábitat, período del día y mes del año en el bosque de *Kageneckia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estandar.

temperatura fue de 25.3 °C (bajo los árboles; marzo de 1993), mientras que la menor temperatura fue de 4.2 °C (bajo los árboles; agosto de 1992). El ANDEVA de 2 factores con medidas repetidas reveló que no existen diferencias estadísticamente significativas entre los microhábitats ($F_{[2,81]}=1.230$; $p=0.298$). El mismo análisis reveló además diferencias estadísticamente significativas entre los tres períodos del día ($F_{[2,81]}=104.224$; $p<0.001$) y fechas de muestreo ($F_{[13,1053]}=577.209$; $p<0.001$).

Mediciones integrativas

Análisis gravimétrico: Durante los meses de otoño-invierno, los máximos porcentajes de agua en el suelo se registraron indistintamente en los microhábitat de bajo y fuera de los árboles. El porcentaje de agua medido en el suelo bajo los árboles en los meses de primavera-verano alcanzó sólo al 1.3% del porcentaje medido en los meses de otoño-invierno (Figura 8). El ANDEVA de un factor con medidas repetidas reveló que no existían diferencias significativas entre los microhábitats ($F_{[2,9]}=0.515$; $p=0.614$). El mismo análisis reveló diferencias estadísticamente significativas entre los distintos meses del año ($F_{[13,117]}=471.358$; $p<0.001$).

Evaporación potencial de agua: Los promedios calculados para los dos microhábitats muestran un marcada estacionalidad a lo largo del año. Los valores del promedio de evaporación potencial de agua calculados para los meses de verano, alcanzan hasta 2 veces los valores registrados durante el otoño-invierno (Figura 9). El ANDEVA de un factor con medidas repetidas indica que no se observaron diferencias estadísticamente significativas en el promedio de evaporación potencial de

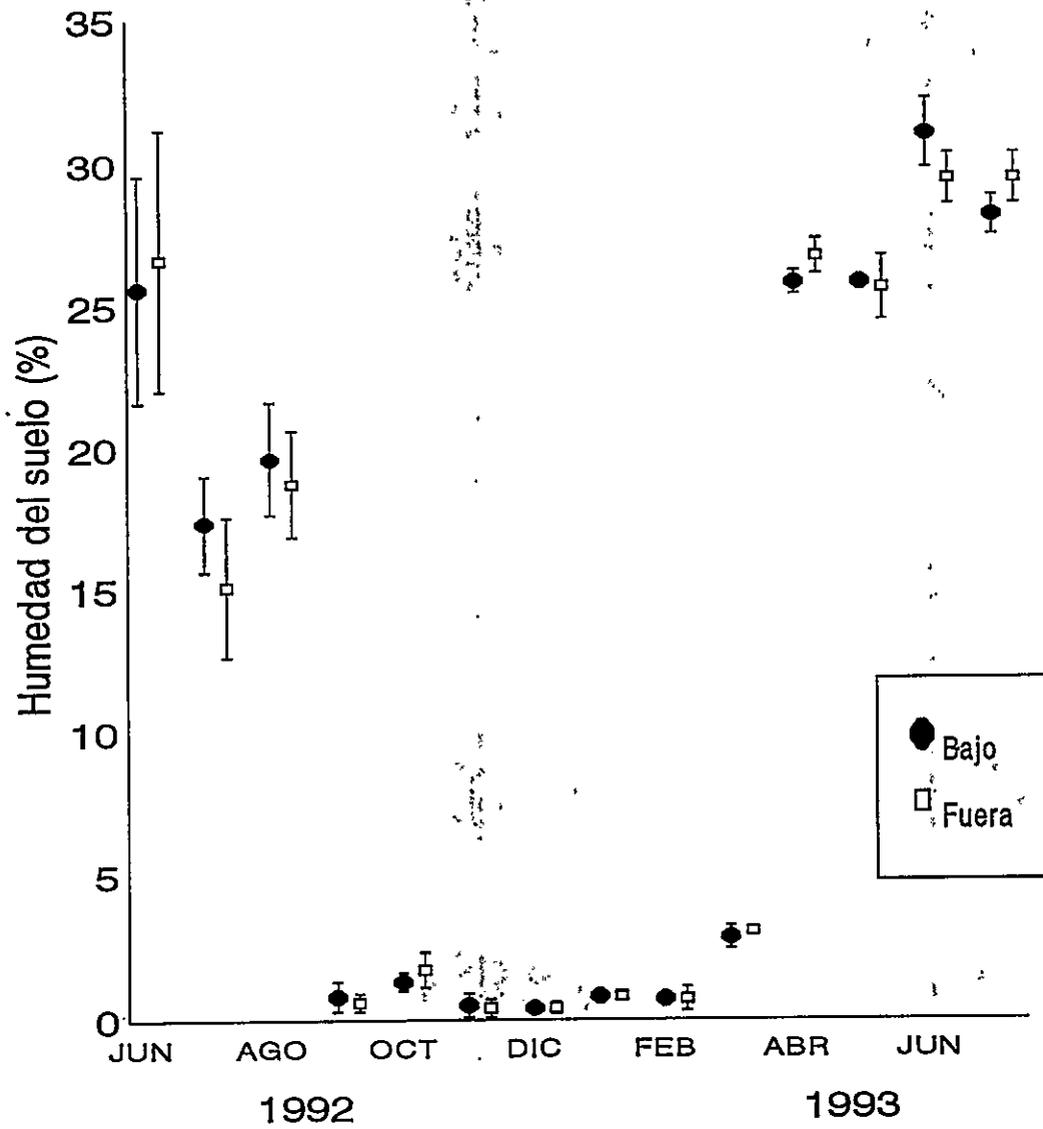


Figura 8. Promedio de la humedad del suelo (%) calculado para cada microhábitat y mes del año en el bosque de *Kageneckia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estandard.

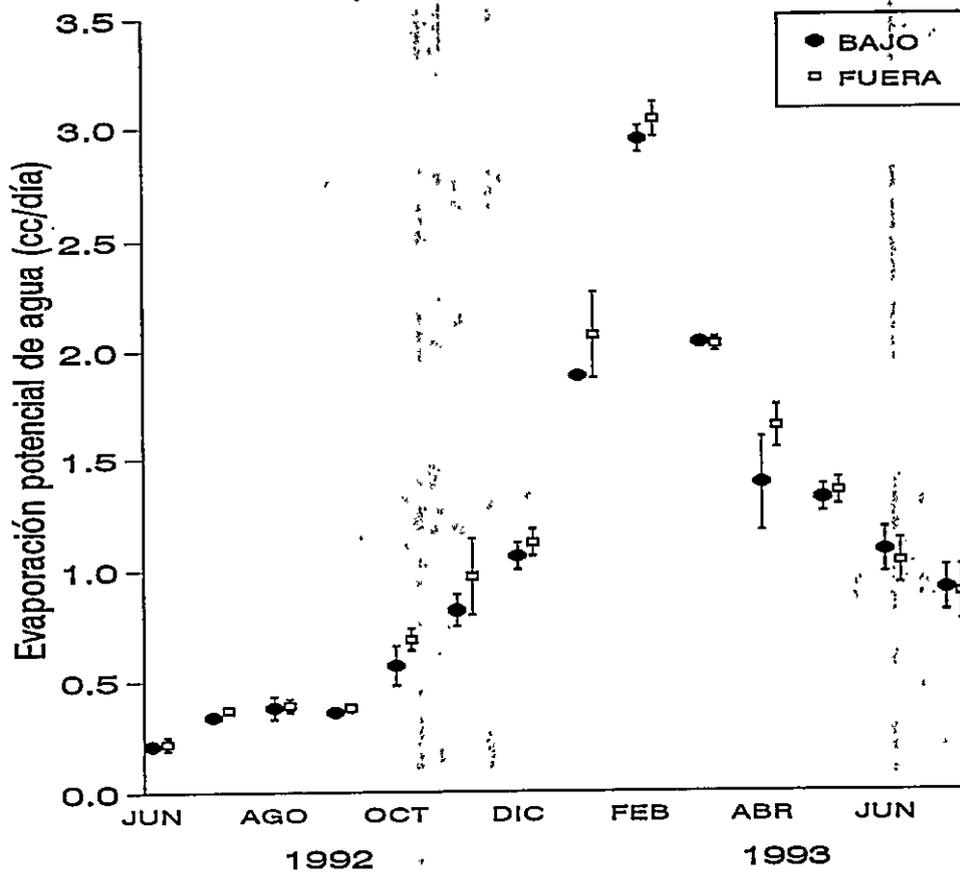


Figura 9. Promedio de la evaporación potencial de agua (cc/día) calculado para cada microhábitat y mes del año en el bosque de *Kagineckia*. Cada valor es el promedio de 10 mediciones. Las líneas verticales indican 2 errores estandar.

agua entre los microhábitats ($F_{[1,6]}=2.591$; $p=0.159$). El mismo análisis reveló diferencias estadísticamente significativas entre los distintos meses del año ($F_{[13,78]}=705.953$; $p < 0.001$).

Discusión

En el anexo 2 se presenta una breve caracterización mesoclimática del sitio de estudio. De acuerdo con estos resultados, el sitio de estudio se ubica en un sector típico de la cordillera en la zona central.

1.- Caracterización de microhábitats

Observaciones en terreno indican la mayor ocurrencia de precipitaciones durante la estación de invierno, característica propia de clima tipo mediterráneo, sin embargo, también se observaron eventos de precipitación estival en forma de agua lluvia. Eventos de precipitación en verano en los Andes de Chile central han sido notados también por Rozzi (1990; sector Farellones-La Parva, 2500 msnm).

La presencia de nieve fue abundante durante el otoño-invierno y la cubierta de nieve fue transiente en duración. Aunque el follaje de *Kageneckia angustifolia* no es tan frondoso como otras especies arbóreas del Bosque Esclerófilo, parece ser suficiente como para generar un efecto "paragua" interceptando la nieve y evitando que se acumule bajo su dosel. Lo anterior permitiría explicar las diferencias entre bajo y fuera de los árboles en hasta 20 veces la profundidad de la cubierta de nieve entre bajo y fuera de los árboles. En términos cualitativos, el efecto "paragua" sugerido para *K. angustifolia* sobre la nieve, es análogo al efecto exposición descrito por Rozzi (1990). Este mismo

autor sugirió además que estas variaciones ambientales darían cuenta en parte de diferencias en respuestas biológicas entre microhábitats, como el inicio y duración del período de floración.

El valor de acumulación de hojarasca seca es una fotografía en el tiempo, ya que este es un proceso dinámico de caída y descomposición permanente de material orgánico. En los espacios abiertos el aporte de hojarasca correspondería principalmente a los escasos arbustos y a las hierbas perennes y anuales, de manera que en términos comparativos con los árboles, su aporte sería "insignificante". Teniendo en cuenta que *Kageneckia angustifolia* es una especie semidecídua de verano y dado que la colecta de hojarasca se realizó a finales del otoño, probablemente los valores de hojarasca seca calculados en esta tesis, correspondería a la máxima acumulación de hojarasca a lo largo del año. La marcada diferencia entre la hojarasca acumulada bajo y fuera de los árboles probablemente sea un fenómeno que se ha acentuado como producto de la intervención antrópica. Lo anterior se fundamenta en el uso que se le dio a los árboles de *Kageneckia* en el pasado (ver Rozzi 1990). Como consecuencia de lo anterior, habría ocurrido una disminución en la densidad de árboles con la consiguiente baja del aporte de material orgánico al suelo y un aumento en la proporción de sitios abiertos sin hojarasca.

Como se aprecia en todas las mediciones de variables microclimáticas, existe una marcada estacionalidad en el área de estudio, apoyando de esta manera la idea de que los días de muestreo serían representativos del mes.

Las mediciones microclimáticas sugieren que en el bosque de *Kageneckia* existe una "débil" zonación microclimática entre los espacios abiertos y bajo los árboles (sensu del Pozo 1985), contraponiéndose a lo descrito para el BEa (op. cit.). Como resultado de esta "débil" zonación es probable que en el BEm, los parámetros abióticos frecuentemente estudiados (PAR, humedad de aire, temperatura, evaporación potencial de agua y análisis gravimétrico) actúen con la misma intensidad bajo y fuera de los árboles. Si lo anterior es correcto, entonces estos parámetros por sí solos, no darían cuenta de la fisionomía "parchosa" de la vegetación arbórea del BEm. La posibilidad de explicar las restricciones de regeneración en los espacios abiertos por factores abióticos en el BEm está condicionada por el efecto que podría tener la nieve y la hojarasca en las semillas y/o plántulas de *Kageneckia*.

2.- Comparación con el Bosque Esclerófilo de baja altitud

Los niveles de intercepción de PAR por parte del follaje de *Kageneckia angustifolia* son muy débiles en comparación a la intercepción de PAR calculado para algunas especies del BEa (Tabla 1). Lo anterior no se debe a que los niveles de radiación registrados en nuestro sitio de estudio sean menores, ya que el máximo valor de PAR medido en los espacios abiertos en esta tesis es superior al registrado por del Pozo (1989) en el BEa. La escasa intercepción de la radiación por parte del follaje de *K. angustifolia* probablemente esta relacionada con el hábito semidecídúo de verano y la forma lanceolada de las hojas.

Tabla 1. Porcentaje de interferencia de PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) por árboles en el Bosque Esclerófilo de Chile central.

Arboles	% Interferencia Bosque Esclerófilo			
	baja altitud (*)		montano	
	Diciembre	Enero	Diciembre	Enero
Litre	93	92	--	--
Peumo	96	94	--	--
Quillay	82	79	--	--
<i>Kageneckia</i>	--	--	1	34

(*) Datos obtenidos de del Pozo (1985).

Sin duda la humedad relativa del aire es la variable microclimática de comportamiento más similar al BEa. Los valores reportados en ambos bosques alcanzan en el verano valores cercanos al 15-20% en sitios abiertos y bajo los árboles.

Las temperaturas bajo los árboles son en general 3-4°C menores que las temperaturas registradas en los sitios abiertos. Las temperaturas medidas en los sitios abiertos del BEa son por lo general el doble de las temperaturas registradas bajo los árboles (del Pozo 1985).

Los porcentajes de agua en el suelo en el bosque de *Kageneckia* son distintos de las registradas por del Pozo (1985) para el BEa. Lo anterior es consecuencia de la similitud entre el porcentaje de agua en el suelo entre los distintos microhábitat del bosque de *Kageneckia*, mientras que en el BEa, el porcentaje de agua del suelo en los espacios abiertos es por lo general la mitad del agua presente bajo los árboles. Si los árboles de *Kageneckia angustifolia* ejercen un efecto "paragua" sobre la precipitación, la razón por la cual el promedio de humedad de agua en el suelo es similar entre los tres ambientes estudiados, sólo puede relacionarse con propiedades intrínsecas del suelo, tales como porosidad, compactación, composición, estructura, etc.

Los volúmenes de agua evaporados en el bosque de *Kageneckia* son aproximadamente un tercio del volumen de agua evaporado en los sitios abiertos y la mitad del volumen de agua evaporado bajo árboles en el BEa (ver del Pozo 1985). Como la evaporación potencial de agua es función principalmente del porcentaje de humedad del aire, la temperatura y la velocidad del viento, la similitud de los volúmenes de agua evaporados entre los microhábitats del bosque de *Kageneckia*

podría deberse a la arquitectura de los individuos de *Kageneckia*, los cuales no presentan ramas que alcancen el suelo, facilitando así el intercambio de aire entre los microhábitats.

CAPITULO III

Germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas de *Kageneckia angustifolia*

Introducción

En especies de plantas longevas, la sobrevivencia y reclutamiento de nuevos individuos está determinado en gran medida por aquellos factores que afectan su sobrevivencia durante los primeros estados del ciclo de vida (Harper 1977). El conocimiento de los factores que determinarían las abundancias de propágulos y plántulas permitiría entender en parte la dinámica de los ecosistemas forestales (Silvertown 1982, Whitmore 1989). Los estudios ecológicos de reclutamiento poblacional han considerado frecuentemente la relación entre la distancia entre la planta madre y el sitio de establecimiento de nuevos individuos (Janzen 1970, Connell 1971, Howe & Smallwood 1982). Estudios en este sentido fueron realizados en el BEa (Bustamante 1992). Aunque este enfoque es valioso para predecir patrones espaciales y estrategias de regeneración, en ambientes estacionales como Chile central, el momento de germinación puede resultar determinante de la probabilidad de éxito de las plántulas (Tripathi & Khan 1990). No obstante, es probable que las plántulas de *Kageneckia angustifolia* originadas más tempranamente durante el invierno puedan resultar dañadas por las bajas temperaturas (ver Hällgren & Öquist 1990 y ref. incluidas). Asimismo, es probable que aquellas semillas que germinen más temprano desarrollen un sistema radicular más profundo para soportar el estrés hídrico (ver Roach 1987) imperante en el verano siguiente, estación que impone serias restricciones a la actividad de las plantas (Mooney & Dunn 1978, Fuentes et al. 1986).

Teniendo presente las diferencias en el patrón de acumulación de materia orgánica en los microhábitats del bosque de *Kageneckia* (Capítulo II, esta tesis) y sus posibles efectos sobre la germinación de semillas en especies forestales (Daniel & Schmidt 1972, Dolva 1988), en esta tesis se explorará también si este factor afecta la germinación de semillas y la sobrevivencia de plántulas de *Kageneckia angustifolia*.

Materiales y métodos

Las semillas de *Kageneckia angustifolia* fueron colectadas el año 1991 durante un año de floración masiva e intensa producción de propágulos. Una vez separadas de los carpelos, todas las semillas se almacenaron en bolsas de papel en un lugar fresco y oscuro hasta el momento de realizar los experimentos.

Para evitar posibles interacciones relacionadas con la composición genética de las semillas (Schmitt & Antonovics 1986, Willson et al. 1987) en los experimentos de campo y laboratorio, todas las semillas se mezclaron antes de ser utilizadas

Viabilidad de las semillas almacenadas en el laboratorio: Debido a que las semillas utilizadas tenían a lo menos un año de almacenamiento, y como se ha visto en otras especies arbóreas nativas que la viabilidad disminuye en función del tiempo de almacenamiento (A. Peñaloza datos no publicados), antes de realizar los experimentos de terreno se determinó la capacidad germinativa de las semillas a utilizar, estableciendo de este modo cual sería la máxima germinación que podría ocurrir en terreno. Las semillas de muchas especies nativas arbóreas tienen problemas de

germinación, los cuales son superados con algún tratamiento previo (Donoso & Cabello 1978), por lo que las semillas de *Kageneckia angustifolia* se sometieron a una estratificación en frío (3-5°C por 5 días) y se compararon con un control sin estratificar. En ambos tratamientos se utilizaron 5 réplicas, cada una con 20 semillas dispuestas en cápsulas de Petri entre dos hojas de papel absorbente, humedecidas periódicamente. El experimento se llevó a cabo en una cámara de germinación programada con fotoperíodos de 12 horas, a 12/25°C. Al final del experimento se realizó la prueba del tetrazolium para determinar la viabilidad de las semillas que no germinaron. Si las semillas se coloreaban rojizo sus embriones se considerarían vivos. Se consideraron germinadas aquellas semillas que desarrollaron una radícula de 5 mm.

Banco de semillas: Debido a que esta tesis contempló experimentos de siembra de semillas en terreno, fue necesario tener una idea de las semillas que existían naturalmente en el suelo y que podrían eventualmente sobreestimar nuestros resultados de germinación. Con el propósito de conocer el estado del banco de semillas de *Kageneckia angustifolia*, en julio de 1993 (posterior a la dispersión de semillas), en cada uno de los tres microhábitats de los 10 árboles estudiados, se tomaron 4 muestras de suelo de 251.3 cc cada una, entre 0-5 cm de profundidad. Posteriormente en el laboratorio se separaron las semillas de *K. angustifolia* que estaban en cada una de las muestras y se pusieron en condiciones óptimas de germinación (fotoperíodos de 12 horas, a 12/25°C). La comparación del número de semillas encontrados en los tres microhábitats se realizó mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Viabilidad de las semillas en función del tiempo de permanencia en el suelo y microhábitat:

Para determinar la pérdida de viabilidad de las semillas de *Kageneckia angustifolia* de acuerdo al tiempo de permanencia en el suelo y al microhábitat en el cual ellas son depositadas, al inicio de la semillación de 1993 (finales de febrero), se dispusieron en cada uno de los tres microhábitats estudiados de 6 árboles, 16 sobres de malla mosquitera con 100 semillas cada uno. Los sobres tenían una superficie de 150 cm² y una trama de 2.3 mm. Este ensayo contempló a su vez dos tratamientos, una serie cubierta con hojarasca de *K. angustifolia* (8) y otra serie sin hojarasca (8). Desde marzo, es decir un mes después de depositados en el suelo y mensualmente, se retiró un sobre por microhábitat (bajo-borde-fuera) y por tratamiento (presencia-ausencia de hojarasca). Las semillas dentro de sobres se llevaron al laboratorio, estimándose su viabilidad mediante ensayos de germinación en condiciones óptimas de luz y temperatura. Las semillas que no germinaron se sometieron a la prueba del tetrazolium para determinar su viabilidad. El análisis estadístico se realizó mediante ANDEVA de dos factores con medidas repetidas.

Germinación de semillas en terreno: Debido a que las características del suelo podrían afectar la germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas, en todos los experimentos de siembra en el campo se utilizó una mezcla homogénea de suelo proveniente de los tres microhábitats.

A mediados de marzo de 1993 y con el propósito de determinar los porcentajes de germinación y la probabilidad de sobrevivencia de plántulas en cada uno de los microhábitat de los 10 árboles estudiados, se dispusieron 8 bandejas plásticas de 500 cm², sin fondo y con 200 semillas cada una. La mitad de las bandejas de cada uno de los microhábitat se cubrió con hojarasca acumulada bajo

los árboles de *Kageneckia angustifolia* y la otra mitad se dejó al descubierto. Todas las bandejas se enterraron hasta el nivel del suelo manteniendo la pendiente original. Para evitar la entrada o salida de semillas de/desde las bandejas, una vez realizada la siembra, se procedió a tapar cada bandeja con una malla mosquitera, la cual se retiró después de la primera lluvia.

Aunque en el año de estudio los árboles más cercanos al sitio de estudio no florecieron, existía la posibilidad de que la mezcla de suelo tuviese semillas de *Kageneckia angustifolia* de años anteriores. Para disminuir esta posible fuente de error se realizó paralelamente a cada experimento de germinación un control sin semillas. Si en algún control apareciese alguna plántula de *K. angustifolia*, esta se descontaría del total de semillas germinadas de su bandeja equivalente. Todos los experimentos de germinación se cubrieron con una malla metálica de 5 mm de calado para impedir la predación por micromamíferos herbívoros, nativos e introducidos.

Fenología de germinación y sobrevivencia de plántulas: Desde el momento de la siembra, periódicamente se registró la germinación e individualizó cada plántula con un anillo plástico de color diferente para cada fecha de muestreo. Una vez individualizada cada plántula, se verificó su sobrevivencia a lo largo de un año.

El análisis estadístico se realizó independientemente para ambos tratamientos (presencia y ausencia de hojarasca) mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov.

Resultados

Viabilidad de las semillas almacenadas en el laboratorio: Las semillas estratificadas y control alcanzaron el mismo porcentaje de germinación (ca. 92%; Figura 10). La velocidad de germinación, expresada como el tiempo transcurrido hasta alcanzar el 50% de la germinación total, fue similar en ambos tratamientos (± 4 días). De acuerdo a la prueba del tetrazolium, aquellas semillas que no germinaron estaban muertas (ca. 8%).

Banco de semillas: El promedio de semillas de *Kageneckia angustifolia* encontradas en las muestras de suelo fue muy bajo (0.00255, 0.00223, 0.00083 semillas/cc suelo; bajo, borde y fuera respectivamente). En todos los microhábitats, muchas muestras no tenían semillas de *K. angustifolia*. La prueba de Kruskal-Wallis reveló que no existían diferencias estadísticas en el promedio de semillas encontradas entre los microhábitats ($H=1.502$; $p=0.472$).

Viabilidad de las semillas en función del tiempo de permanencia en el suelo y microhábitat: Los porcentajes de germinación de las semillas de *Kageneckia angustifolia* de acuerdo al tiempo de permanencia en el suelo y la presencia/ausencia de hojarasca se muestran en la Tabla 2. El ANDEVA de 2 factores con medidas repetidas reveló que en promedio, las semillas depositadas en el suelo sin la cubierta de hojarasca mantienen su viabilidad en mayor proporción, comparadas con las semillas cubiertas con hojarasca ($F_{[1,30]}=435.617$; $p<0.001$). El mismo análisis reveló además diferencias significativas en el promedio de semillas viables entre los tres microhábitats ($F_{[2,30]}=102.412$; $p<0.001$). Los mayores porcentajes de viabilidad de semillas se observaron en las semillas depositadas bajo los árboles, mientras que las semillas depositadas en los espacios

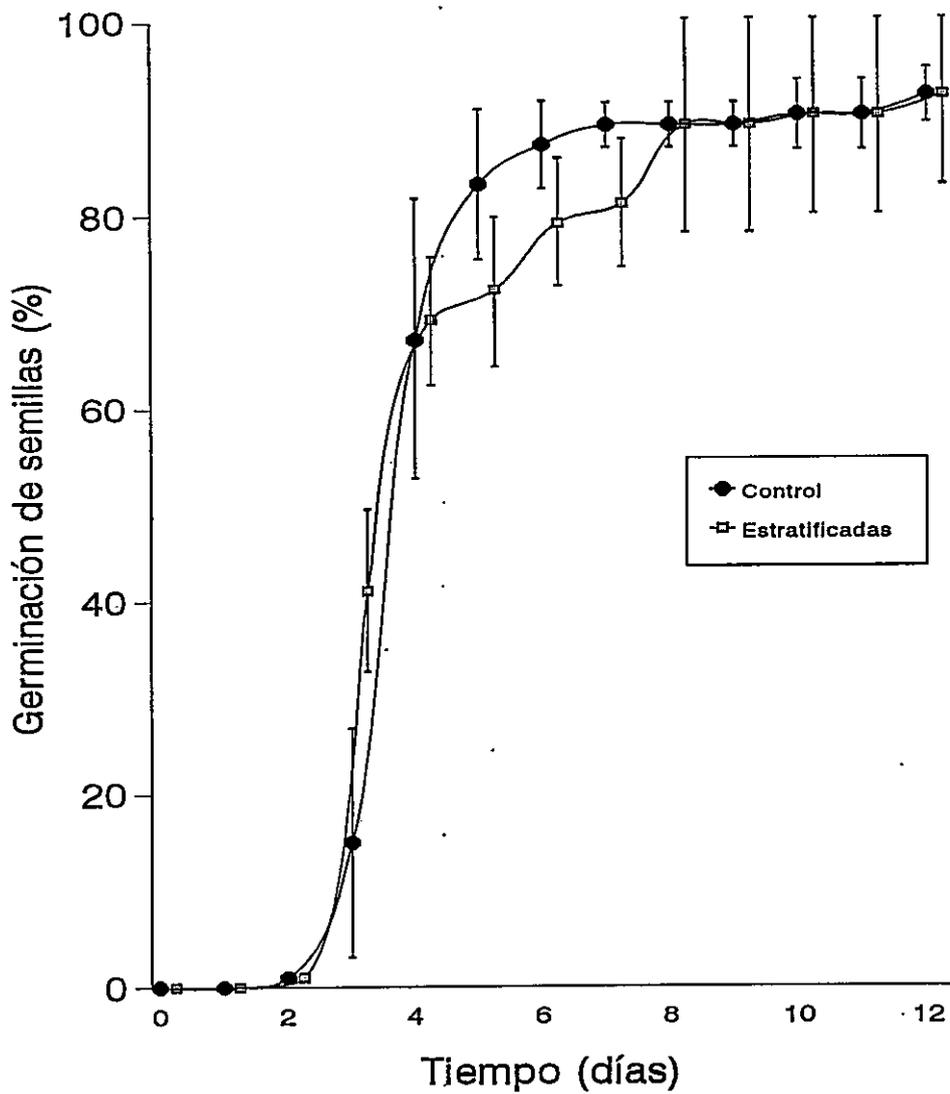


Figura 10. Germinación de las semillas de *Kagneckia angustifolia* estratificadas y control. El número de réplicas en cada serie fue 5. Las líneas verticales corresponden a 2 errores estandard.

Tabla 2. Germinación (% \pm 2 EE) de las semillas depositadas en terreno, retiradas mensualmente y puestas en condiciones óptimas de germinación. El número de sobres por microhábitat y por tratamiento fue 6 y el número de semillas por sobre fue 100.

Tratamiento	1993											
	Marzo			Abril			Mayo			Junio		
	Bajo	Borde	Fuera	Bajo	Borde	Fuera	Bajo	Borde	Fuera	Bajo	Borde	Fuera
con hojarasca	54.5 \pm 5.8	46.3 \pm 3.8	45.5 \pm 7.4	50.0 \pm 4.5	41.0 \pm 4.0	39.0 \pm 4.0	44.8 \pm 4.0	33.7 \pm 3.4	38.0 \pm 1.7	43.2 \pm 4.1	25.0 \pm 2.3	12.0 \pm 2.7
sin hojarasca	85.0 \pm 2.4	70.7 \pm 2.8	65.0 \pm 2.3	80.0 \pm 4.7	66.0 \pm 2.3	58.5 \pm 8.1	59.7 \pm 10.4	60.0 \pm 3.7	56.0 \pm 3.1	64.7 \pm 3.4	45.0 \pm 3.6	28.7 \pm 4.4

abiertos presentaron los niveles más altos de pérdida de viabilidad. La viabilidad de las semillas depositadas en terreno fue además estadísticamente distinta en función del tiempo de permanencia en terreno ($F_{[3,90]}=4673.278$; $p<0.001$). Las semillas que permanecieron un mayor tiempo en terreno presentaron la mayor pérdida de viabilidad. Análisis de regresión entre el Logaritmo del porcentaje de la germinación de semillas y el tiempo de permanencia en el suelo, indican un significativo ajuste lineal ($r=0.75-097$; $p<0.001$). Lo anterior indica que la mayor tasa de pérdida de viabilidad de semillas, ocurre al comienzo de los experimentos. Pruebas estadísticas de comparación de ecuaciones de regresión lineal simple (pruebas de 1 cola) (Zar 1989) indican que la tasa de decaimiento del porcentaje de germinación en función del tiempo de permanencia de las semillas en terreno es significativamente mayor en aquellos sobres que estaban cubiertos con hojarasca (bajo $t=-0.85$; $p<0.05$, borde $t=-0.97$; $p<0.05$, fuera $t=-0.79$; $p<0.05$). Las semillas que no germinaron, tampoco reaccionaron con la prueba del tetrazolium, en consecuencia se consideraron muertas.

Germinación en terreno: La aparición de plántulas de *Kageneckia angustifolia* fue prácticamente nula en las bandejas control. Solamente se registraron dos plántulas en las 120 bandejas control dispuestas en terreno.

Los resultados de germinación de semillas de *Kageneckia angustifolia* en los distintos microhábitat y con el tratamiento de presencia/ausencia de hojarasca se muestran en la Figura 11. El ANDEVA de 2 factores indica diferencias estadísticamente significativas en los promedios de germinación entre los 3 microhábitats ($F_{[2,54]}=427.487$; $p<0.001$). La prueba a posteriori de Tukey indica que la

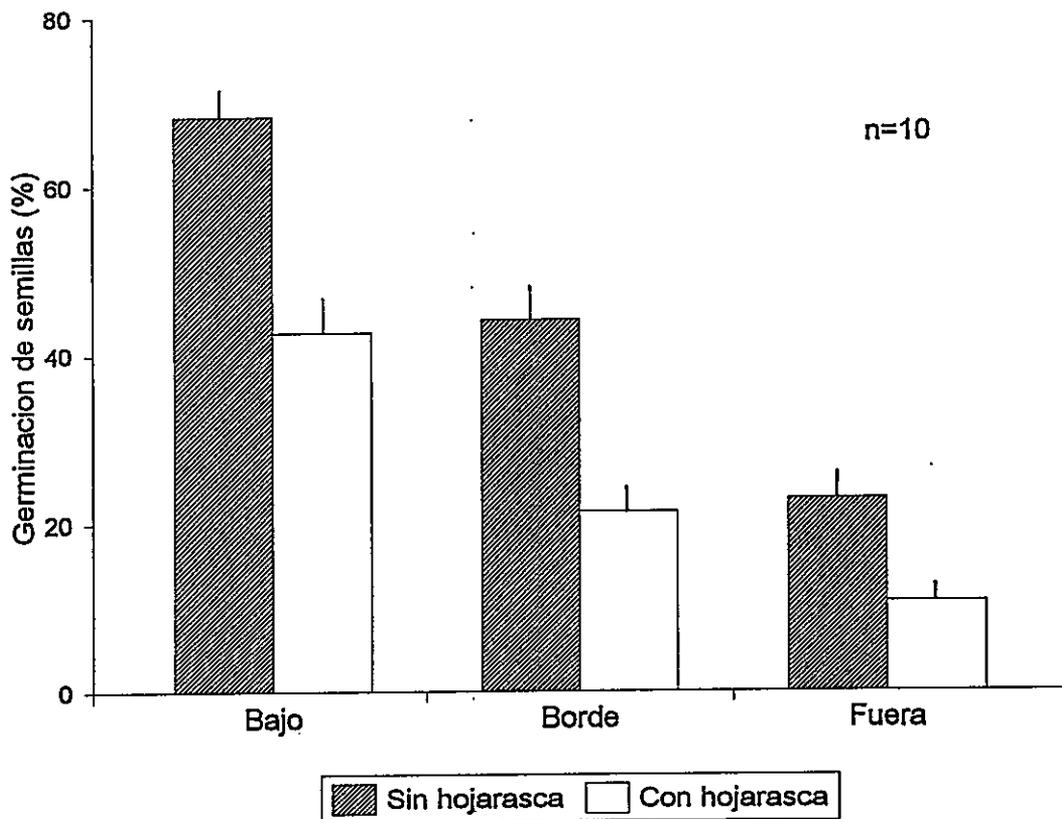


Figura 11. Promedio de germinación de semillas (%) de *Kagneckia angustifolia* en cada microhábitat en presencia y ausencia hojarasca. Las líneas verticales corresponden a 2 errores estandard.

germinación promedio bajo los árboles fue significativamente mayor que en el borde y fuera del dosel. (Tukey=-90.750; $p < 0.001$ y Tukey=-154.250; $p < 0.001$ respectivamente). El mismo ANDEVA indica además que el promedio de semillas germinadas en ausencia de hojarasca es significativamente mayor que el promedio de semillas germinadas bajo la cubierta con hojarasca ($F_{[1,54]}=341.981$; $p < 0.001$).

Fenología de germinación: Durante el año de estudio, la germinación comenzó más temprano en el microhábitat de bajo de los árboles (29 junio), seguido por las semillas sembradas en el borde (13 de julio) y finalmente las semillas sembradas fuera de los árboles (31 julio) (Figura 12). No obstante el desfase del inicio de la germinación entre los tres microhábitats estudiados, la fecha de cese de la germinación fue la misma (12 octubre). Al analizar cada tratamiento (presencia y ausencia de hojarasca) en forma independiente, la prueba de Kolmogorov-Smirnov indicó diferencias estadísticamente significativas en la fenología de germinación de las semillas entre cada uno de los microhábitat estudiados (véase Tabla 3). La misma prueba estadística no indicó efectos significativos del tratamiento presencia/ausencia de hojarasca en la fenología de germinación (véase Tabla 3).

Sobrevivencia de plántulas: Al final del período invernal (fines de septiembre) la sobrevivencia de plántulas de *Kageneckia* en los tres microhábitats varió entre 85,0% bajo los árboles (ambos tratamientos) y 74,0% fuera de los árboles (sin hojarasca) (Tabla 4).

A finales de octubre, la sobrevivencia de plántulas había disminuido a menos del 10% en los tres microhábitats estudiados independiente de la presencia/ausencia de hojarasca (Figura 13a,b).

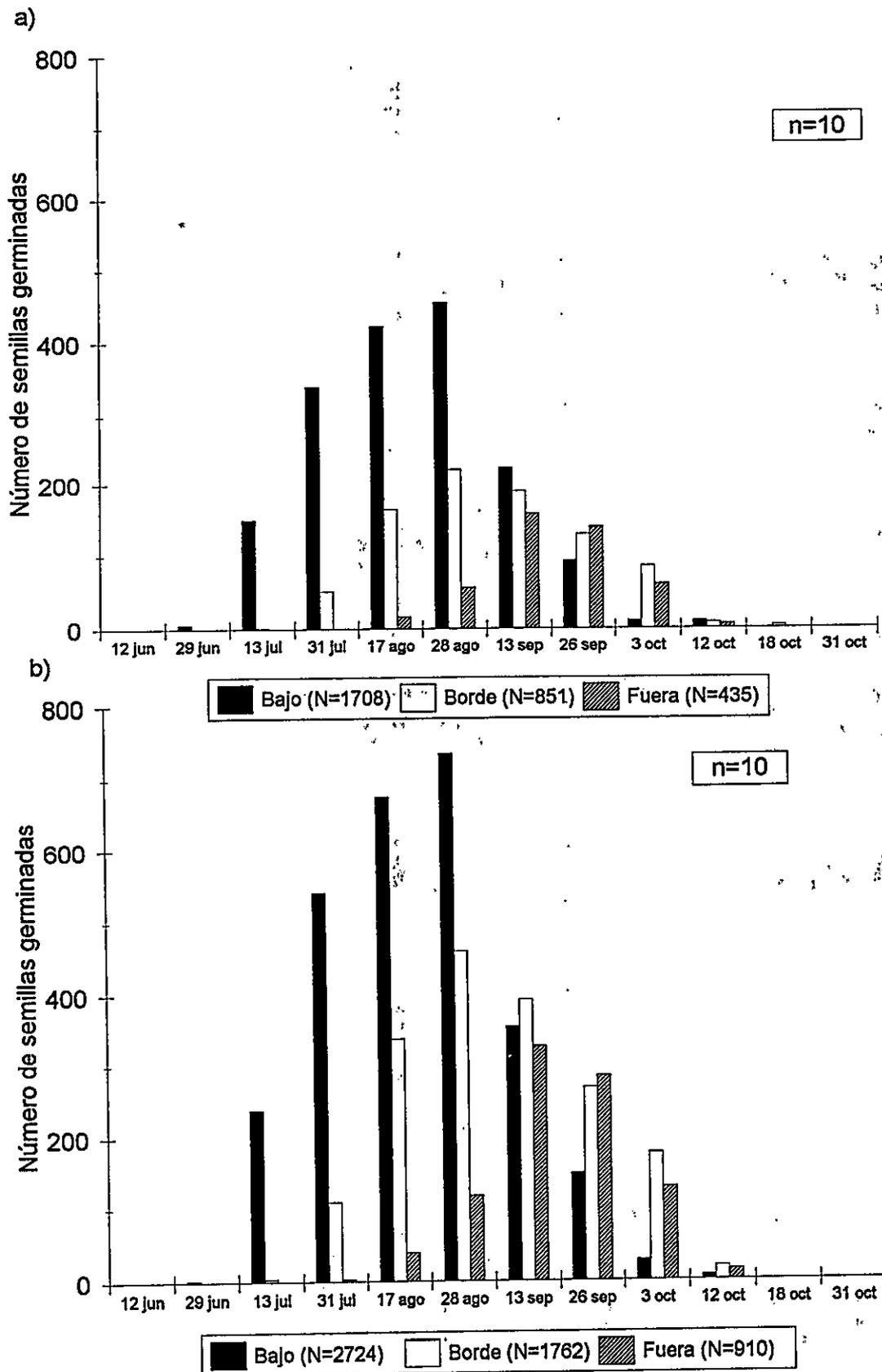


Figura 12. Fenología de germinación de semillas de *Kageoekia angustifolia* en cada microhábitat en presencia (a) y ausencia de hojarasca (b).

Tabla 3. Valores de la prueba de Kolmogorov-Smirnov para la fenología de germinación de semillas de *Kageneckia angustifolia* sembradas en cada microhábitat. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

		Con hojarasca			Sin hojarasca		
		Bajo	Borde	Fuera	Bajo	Borde	Fuera
Con hojarasca	Bajo						
	Borde	0,057 (*)					
	Fuera	0,073 (*)	0,080 (*)				
Sin Hojarasca	Bajo	0,042 n.s.	0,530 (*)	0,070 (*)			
	Borde	0,046 (*)	0,567 n.s.	0,072 (*)	0,042 (*)		
	Fuera	0,055 (*)	0,065 (*)	0,079 n.s.	0,052 (*)	0,056 (*)	

Tabla 4. Germinación de semillas, número de plántulas y porcentaje de sobrevivencia de plántulas a lo largo del período de estudio en cada microhábitat en presencia y ausencia de hojarasca

Hojarasca	Micro hábitat	1992												1993											
		Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep								
Presencia	Semillas germinadas	6	494	1372	1687	1687	1687	1687	1687	1687	1687	1687	1687	1687	1687	1687	1687								
	Plántulas sobrevivientes	5	477	1212	1437	39	29	25	19	16	15	14	14	14	14	14	14								
	Sobrevivencia (%)	83.33	96.56	88.34	85.18	2.31	1.71	1.49	1.12	0.93	0.89	0.86	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82								
Borde	Semillas germinadas	0	53	626	754	851	851	851	851	851	851	851	851	851	851	851	851								
	Plántulas sobrevivientes	0	51	611	598	17	13	10	10	3	3	3	2	2	2	2	2								
	Sobrevivencia (%)	0	96.23	97.60	79.31	1.99	1.57	1.14	1.14	0.36	0.36	0.36	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18								
Fuera	Semillas germinadas	0	0	73	368	435	435	435	435	435	435	435	435	435	435	435	435								
	Plántulas sobrevivientes	0	0	69	302	32	22	10	2	0	0	0	0	0	0	0	0								
	Sobrevivencia (%)	0.00	0.00	94.52	82.07	7.43	5.13	2.30	0.53	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00								
Ausencia	Semillas germinadas	-2	-780	2189	2691	2724	2724	2724	2724	2724	2724	2724	2724	2724	2724	2724	2724								
	Plántulas sobrevivientes	2	776	2011	2291	62	46	40	30	25	24	23	22	22	22	22	22								
	Sobrevivencia (%)	100	99.49	91.87	85.14	2.28	1.69	1.47	1.10	0.92	0.88	0.84	0.81	0.81	0.81	0.81	0.81								
Borde	Semillas germinadas	0	113	1300	1567	1762	1762	1762	1762	1762	1762	1762	1762	1762	1762	1762	1762								
	Plántulas sobrevivientes	0	102	1299	1166	33	26	19	19	6	6	6	3	3	3	3	3								
	Sobrevivencia (%)	0	90.27	99.92	74.41	1.87	1.48	1.08	1.08	0.34	0.34	0.34	0.17	0.17	0.17	0.17	0.17								
Fuera	Semillas germinadas	0	3	485	768	910	910	910	910	910	910	910	910	910	910	910	910								
	Plántulas sobrevivientes	0	2	445	653	42	29	13	3	0	0	0	0	0	0	0	0								
	Sobrevivencia (%)	0	66.67	91.75	85.03	4.62	3.19	1.43	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00								

Posteriormente a este masivo evento de mortalidad de plántulas, la sobrevivencia de plántulas disminuyó más lentamente. No obstante, las plántulas ubicadas fuera de los árboles en presencia o ausencia de hojarasca sólo sobrevivieron hasta finales de enero, mientras que las plántulas ubicadas bajo los árboles y en el borde, persistieron hasta el verano del año siguiente.

La probabilidad de sobrevivencia de las plántulas que persisten al masivo evento de mortalidad que aconteció en octubre de 1992, es en general alta en relación al número de plántulas que sobrevivieron hasta el mes de septiembre del año siguiente (1993). La probabilidad de sobrevivencia de plántulas bajo los árboles es de 0.36 y 0.35 (con hojarasca y sin hojarasca respectivamente). Por su parte la probabilidad de que las plántulas establecidas en el borde de los árboles sobrevivan hasta el verano siguiente es de 0.12 y 0.09 (con hojarasca y sin hojarasca respectivamente).

La probabilidad de sobrevivencia de las plántulas de *Kageneckia angustifolia* independiente de la presencia o ausencia de hojarasca y el sitio en donde ellas germinan, es mayor para las primeras cohortes de germinación (Figura 14a,b). De hecho, la cohorte más temprana es la única que contribuye con plántulas a la población del año siguiente.

Discusión

El elevado porcentaje de germinación que se obtuvo en el laboratorio con semillas de *Kageneckia angustifolia* no es común en las especies arbóreas nativas (Donoso & Cabello 1978), más aún si se considera que las semillas de *K. angustifolia* tenían un año de almacenamiento. Es frecuente que las semillas de las especies arbóreas disminuyan su germinabilidad en función del tiempo de

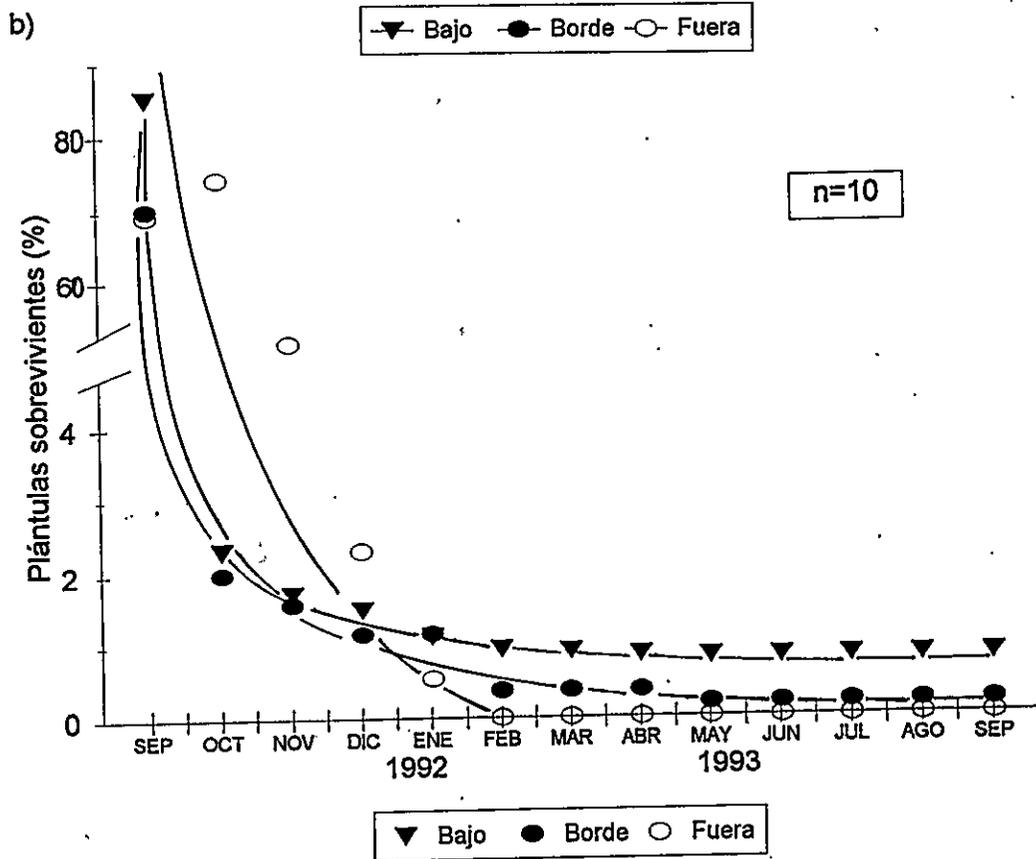
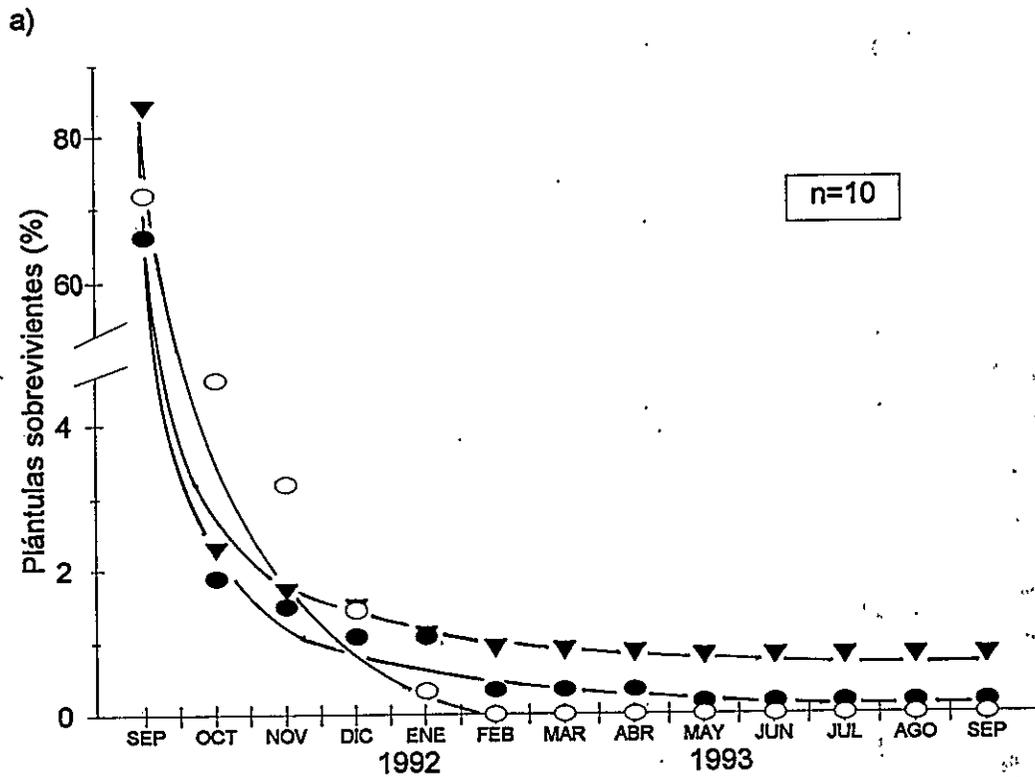


Figura 13. Supervivencia (%) de plántulas de *Kagineckia angustifolia* en cada microhábitat en función de las semillas germinadas, en ausencia (a) y presencia de hojarasca (b).

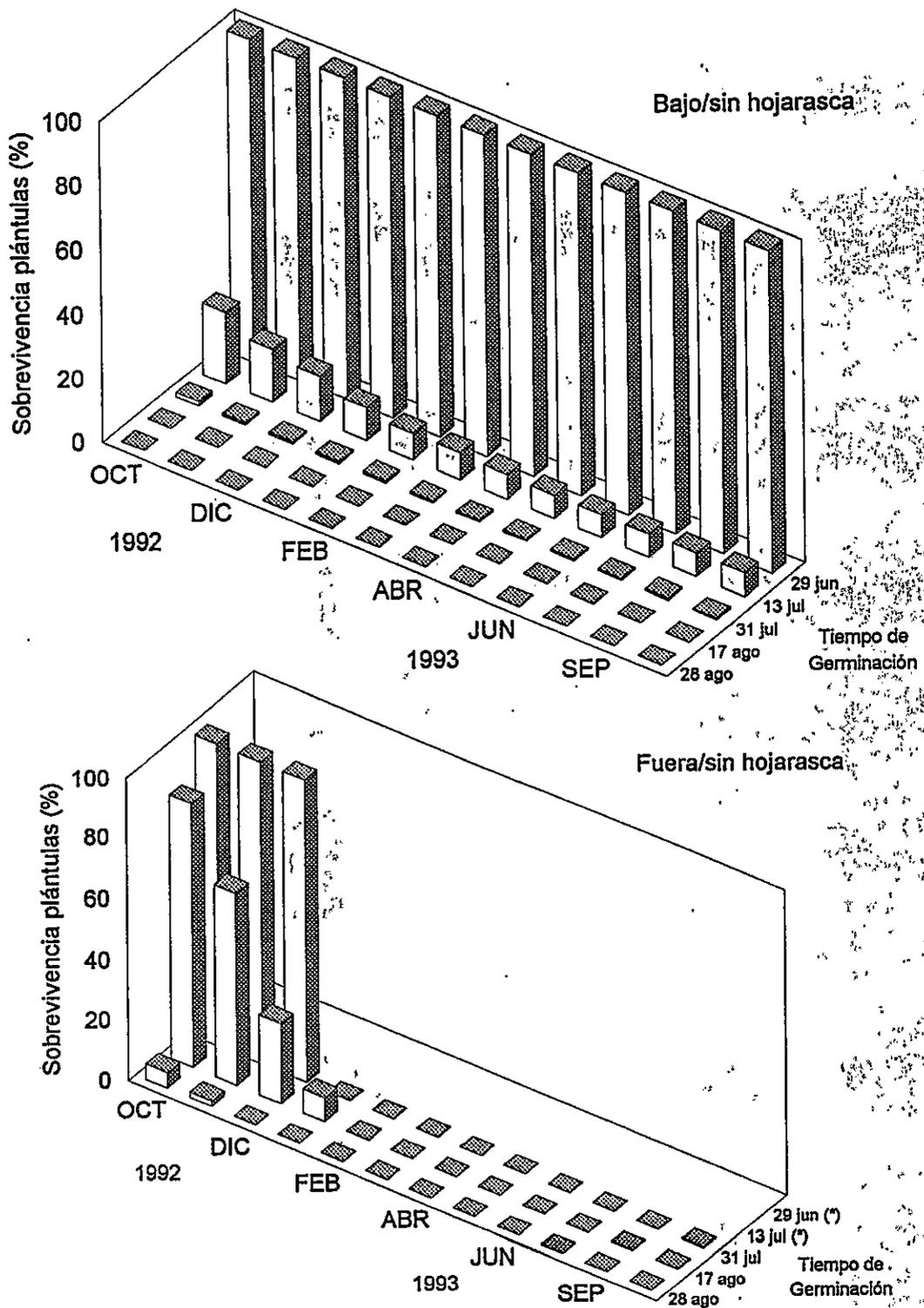


Figura 14a. Supervivencia de plántulas (%) de *Kagneckia angustifolia* en función de la fecha en la cual germinan. El asterisco indica una fecha en donde no había comenzado la germinación. Se muestra serie sin hojarasca.

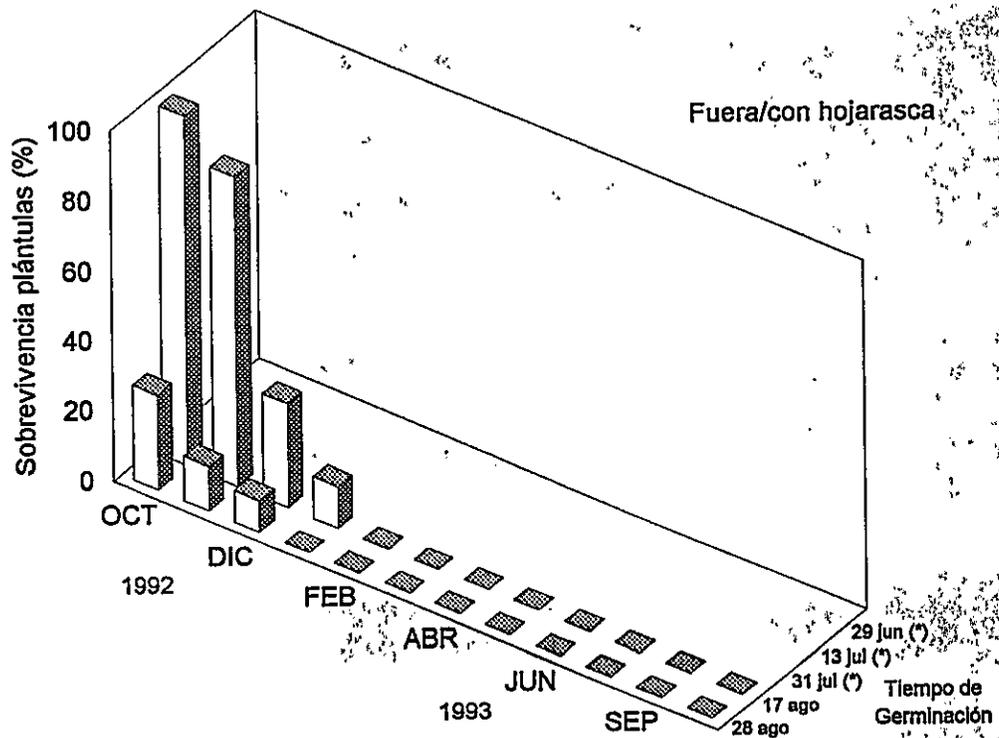
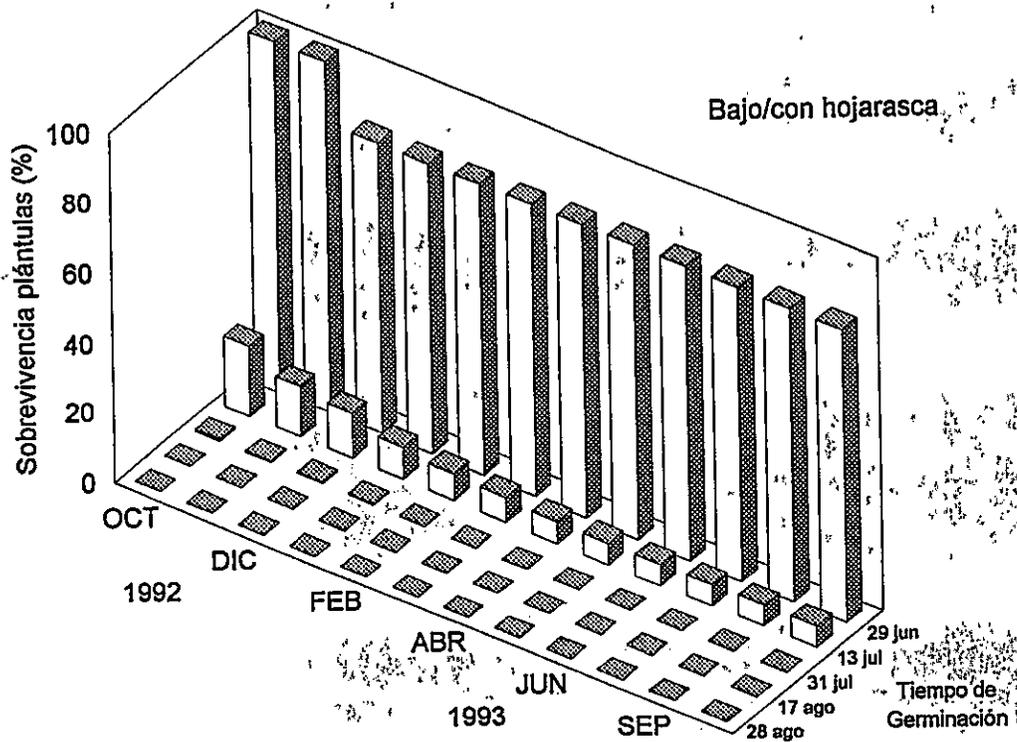


Figura 14b. Sobrevivencia de plántulas (%) de *Kageneckia angustifolia* en función de la fecha en la cual germinan. El asterisco indica una fecha en donde no había comenzado la germinación. Se muestra la serie cubierta con hojarasca.

almacenamiento (A.Peñaloza, datos no publicados). Comparando los resultados con Donoso & Cabello (1978), los porcentajes de germinación en laboratorio ubican a *K. angustifolia* entre las tres especies arbóreas nativas chilenas con mayor respuesta de germinación en el laboratorio. Según estos autores *K. angustifolia* alcanzaría un 61% de germinación, es decir 2/3 del valor obtenido en este estudio. La alta respuesta germinativa obtenida en esta tesis en comparación a otros estudios puede ser consecuencia de la procedencia de las semillas (ver Donoso et al. 1980 y Rovere 1991 para otro ejemplo en *Austrocedrus chilensis*). Estos resultados apoyarían la idea de la presencia de ecotipos en *Kageneckia angustifolia*.

Las semillas de *Kageneckia angustifolia* estratificadas previamente en frío, alcanzaron los mismos porcentajes de germinación que las semillas control, lo que sugiere que estas semillas no presentarían latencia, fenómeno común en muchas especies leñosas chilenas (Donoso & Cabello 1978).

Los banco de semillas son considerados como un factor importante en las fases iniciales de la sucesión vegetal (Jiménez & Armesto 1992). El escaso número de semillas encontrados en el suelo del bosque de *Kageneckia angustifolia* y su baja germinación en condiciones de laboratorio, sugieren que los porcentajes de germinación alcanzados en los experimentos de campo no habrían sido sobreestimados por la germinación de semillas que se hubiesen encontrado en el suelo con anterioridad a nuestros experimentos. El bajo número de semillas de *K. angustifolia* presente en las muestras de suelo probablemente se relacione con el hecho de que durante el año de estudio, los árboles cercanos a la parcela no fructificaron.

El experimento de siembra de semillas en sobres plásticos, estaba orientado a responder la pregunta ¿Como es afectada la viabilidad de las semillas de *Kageneckia angustifolia* de acuerdo al sitio en donde ellas caen y al tiempo de permanencia en el suelo? De acuerdo a los resultados, la viabilidad de las semillas de *K. angustifolia* es altamente dependiente del tiempo y sitio en donde ellas son depositadas.

La variación del número de semillas sobrevivientes en función del tiempo es de tipo exponencial negativo, de manera que la disminución de la viabilidad de las semillas en terreno es mayor en las primeras semanas. Dado que la germinación de semillas es dependiente principalmente de la temperatura y humedad, en aquellos años con otoños cálidos y húmedos podría disminuirse el tiempo entre la dispersión de semillas y el inicio de la germinación. En consecuencia, en dichos años es esperable que una mayor proporción de propágulos alcance el estado de plántula.

Es posible que la ausencia de plántulas en las bandejas control (sin siembra de semillas) sea producto también de la alta pérdida de viabilidad de las semillas en terreno en función del tiempo. Como consecuencia de lo anterior, es probable que *K. angustifolia* tenga un banco de semillas transiente. La importancia del banco de semillas en la regeneración del bosque de *Kageneckia* es discutible. León (1993) señaló que *K. angustifolia* es una especie que presenta ciclos de floración masiva. En consecuencia, el reclutamiento de nuevos individuos sólo podría ocurrir en aquellos años de disponibilidad inmediata de semillas, por lo que la estructura etaria de la población podría estar caracterizada por pulsos de reclutamiento.

El porcentaje promedio de germinación de semillas en terreno es similar a la viabilidad de las semillas en el mes de inicio de la germinación (Tabla 5). Al momento de iniciarse la germinación en terreno, la porción de semillas que no germinaron estaban muertas, lo que indica que germinan prácticamente todas las que quedan vivas a esa fecha. En consecuencia, la contribución al banco de semillas a los años siguientes es mínima. Esto refuerza la idea de que *Kageneckia angustifolia* posee un banco de semillas transiente.

La germinación de semillas en presencia de hojarasca es significativamente menor que en ausencia de hojarasca. Las causas por las cuales la hojarasca inhibe la germinación pueden ser variadas (presencia de hongos y/o insectos, compuestos químicos, etc.). No obstante, análisis químicos de extractos acuosos de hojas de *Kageneckia angustifolia* revelan la presencia de altas concentraciones de grupos cianídricos (Peñaloza & Muñóz, manuscrito en preparación). Aunque la alelopatía es un mecanismo discutible, la evidencia presentada, apoyaría la idea de interacciones mediadas por compuestos químicos (ver Anexo 4).

La disminución de los porcentajes de germinación de semillas en función de la distancia del árbol maternal es el resultado de la pérdida de la viabilidad de las semillas y no una consecuencia de la incapacidad para germinar. Las razones por las cuales, las semillas de *Kageneckia angustifolia* mueren en mayor proporción en los espacios abiertos es incierta. La caracterización microclimática no aporta evidencias al respecto. Por su parte, en el año de los experimentos en el campo (1993), la primera nevada se produjo en Abril (2 meses después de la siembra), en ese momento la viabilidad

Tabla 5. Comparación entre la viabilidad de las semillas depositadas en el suelo y retiradas a finales de Junio (fecha de comienzo de germinación natural) y la germinación alcanzada en el experimento de siembra.

Hojarasca	Microhábitat	Viabilidad de semillas a fines de Junio (%) (Experimento sobres)	Germinación en el campo (%) (Experimento siembra)	Prueba de t-student
Presencia	Bajo	43.2	42.7	- 0,079; n.s.
	Borde	25.0	21.3	- 0,795; n.s.
	Fuera	12.0	10.9	1,707; n.s.
Ausencia	Bajo	64.7	68.1	0,742; n.s.
	Borde	45.0	44.1	-0,144; n.s.
	Fuera	28.7	22.8	-0,494; n.s.

de las semillas entre los árboles había disminuído en un 53% y 34% (con y sin hojarasca respectivamente) y bajo los árboles entre un 43% y 13% (con y sin hojarasca respectivamente). Lo anterior sugiere que la temperatura asociada a la cubierta de nieve no sería la principal causa de pérdida de viabilidad de semillas de *K. angustifolia* (ver Anexo 4).

El desfase observado en la germinación de semillas en distancias que nunca excedieron los 7-9 m. es un fenómeno notable. Las fechas de inicio de germinación estaban separadas a lo menos por un mes. Este patrón se observó en presencia como en ausencia de hojarasca. Como se recordará, las semillas de *Kageneckia angustifolia* provenían de distintos árboles, de manera que este desfase fenológico sólo puede ser explicado por factores ambientales que operarían a corta distancia. Las diferencias de temperatura a nivel del suelo y los niveles de radiación entre los microhábitats registrados en esta tesis no explicarían este desfase (ver Capítulo II). No obstante, la mayor acumulación de nieve en los espacios abiertos podría afectar el metabolismo de las semillas allí ubicadas, de manera que estas requerirían más tiempo para germinar.

La gran cantidad de plántulas que sobrevivieron hasta el fin del período invernal (fines de septiembre) sugiere que estas tampoco se verían mayormente afectadas por la presencia de nieve. Por su parte, la presencia de hojarasca no afectaría la sobrevivencia de las plántulas.

Las semillas que germinan más temprano son las que tienen mayores probabilidades de sobrevivir hasta el verano siguiente. Estas plántulas son también las que estarían por más tiempo expuestas a la

nieve, por lo que la presencia de nieve no afectaría mayormente la sobrevivencia de plántulas de *Kageneckia angustifolia*.

Las plántulas que logran pasar el primer período estival, tienen altas probabilidades de sobrevivir hasta el verano subsiguiente. Este fenómeno también ha sido descrito en especies arbóreas del BEa (Fuentes et al. 1986).

Las plántulas originadas más tempranamente presentan, al inicio del período estival, mayor masa, largo raíz y número de hojas (Anexo 5). Estas propiedades podrían traducirse en una ventaja para soportar el estrés hídrico del verano. Las diferencias observadas en octubre de 1993 en masa y número de hojas entre las cohortes, es producto del desfase del inicio de la germinación. Estas diferencias no son evidentes después de haber pasado el período estival siguiente. Lo anterior probablemente se relacione con el hecho de que para las plántulas, un elevado número de hojas conlleva un riesgo en el sentido de que podría producirse una mayor demanda evaporativa en la estación de calor y baja humedad relativa. Lo contrario ocurre con el largo de la raíz, ya que esta crece continuamente, incluso en el período estival. En este sentido, el mayor tamaño de la raíz podría considerarse un atributo que favorecería la captación de agua en el suelo a mayor profundidad.

CAPITULO V

Discusión general

Es significativa la diferencia entre el porcentaje de germinación de semillas en el laboratorio y en terreno. Lo anterior sugiere revizar cuidadosamente las extrapolaciones que surgen desde de estudios de germinación en condiciones de laboratorio a las condiciones de terreno.

Si tal como ocurrió en los experimentos de terreno, el reclutamiento de individuos de *Kageneckia angustifolia* quedara circunscrito exclusivamente a los microhábitat de bajo y borde de los árboles, entonces la distancia intraespecíficos podría tener otros efectos además de los reproductivos descritos por León (1993). Lo anterior se fundamenta en que una población con alta densidad de individuos, la proporción de microhábitats bajo el dosel versus fuera del dosel es mayor que en una población de baja densidad.

El efecto negativo de la hojarasca acumulada bajo los árboles de *Kageneckia angustifolia* en la germinación de sus propias semillas podría interpretarse como un mecanismo que "obligue" a las plántulas a establecerse fuera del dosel. A este respecto, la alelopatía, o inhibición química de la germinación de semillas o el crecimiento de las plantas se conoce en la mayoría de las áreas del mundo con clima tipo mediterráneo (ver Fuentes et al. 1987), no obstante, en la zona central de Chile son escasos los trabajos que mencionan la ocurrencia de este tipo de interferencia. Los resultados de esta tesis ponen en duda lo afirmado por Armesto et al. (1995), quienes han propuesto que las interacciones químicas no contribuyen al cambio de la vegetación en el matorral chileno.

Dado que la nieve puede generar condiciones adversas para el éxito de la sobrevivencia de las plántulas, es probable que este factor también incida en la determinación del límite de la vegetación arbórea en Chile central.

De acuerdo con los resultados de esta tesis, es esperable que en laderas más mésicas de la cordillera de Chile central, donde la nieve permanece por más tiempo (Rozzi 1990), la proporción de individuos reclutados entre los árboles sea menor que en las laderas más xéricas. En consecuencia, al contrario de lo que ocurre en el BEa, es esperable que el estrato arbóreo sea más parchoso en las laderas más mésicas.

En el BEa, se ha postulado que la zonación microclimática generada por la presencia de manchones de árboles sería una de las principales causas por las cuales la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas de las especies arbóreas en los espacios abiertos es prácticamente nula. Sin embargo en el BEm, las diferencias microclimáticas no serían de la magnitud como para explicar por sí sola la ausencia de plántulas en los espacios abiertos, ya que el microclima (sensu del Pozo 1985) actuaría con similar intensidad bajo y fuera de los árboles (Capítulo II).

El efecto de la presencia de nieve en los espacios entre los árboles estaría condicionado por la temporalidad de las nevadas. Es decir, si la nieve cae temprano en la estación de invierno, la germinación de semillas se produciría más tarde y por ende más cerca del período estival. Este retraso ocasionaría que las plántulas alcancen el período estival con un bajo desarrollo (ej: largo

raíz), disminuyendo así su probabilidad de sobrevivencia. Si no hay precipitación en forma de nieve, o esta cae tarde en la estación invernal, su efecto sería menor. Bajo esta perspectiva, el microclima sería un factor estructurador de la fisionomía en manchones sólo si esta acoplado al efecto "retardador" de la germinación ocasionado por la presencia "temprana" de nieve. Esta hipótesis es distinta a la propuesta para BEa acerca de la formación de nuevos manchones mediante mecanismos de facilitación (Armesto & Pickett 1985, Fuentes et al. 1986), por cuanto no considera especies pioneras o facilitadoras.

ANEXO 1

Tablas de resultados de Anova

1.- Radiación Fotosintéticamente Activa (ANDEVA de 2 factores con medidas repetidas)

Entre las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Microhábitat	156951.650	2	78475.825	3.030	0.054
Momento del día	.137353E+09	2	.686765E+08	2651.585	0.000
Microhábitat*Momento del día	199771.059	4	49942.765	1.928	0.114
Error	2097914.779	81	25900.182		

Dentro de las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Mes	.459169E+08	13	3532070.740	430.768	0.000
Mes*Microhábitat	548111.836	26	21081.224	2.571	0.000
Mes*Momento del día	.427356E+08	26	1643678.619	200.462	0.000
Mes*Microhábitat*Momento del día	1156674.437	52	22243.739	2.713	0.000
Error	8634037.470	1053	8199.466		

2.- Humedad relativa del aire (%) (ANDEVA de 2 factores con medidas repetidas)

Entre las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Microhábitats	454.027	2	227.013	1.129	0.329
Momento del día	4956.797	2	2478.398	12.322	0.000
Microhábitats*Momento del día	148.627	4	37.157	0.185	0.946
Error	16292.120	81	201.137		

Dentro de las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Mes	513689.828	13	39514.602	1469.027	0.000
Mes*Microhábitats	254.202	26	9.777	0.363	0.999
Mes*Momento del día	16934.562	26	651.329	24.214	0.000
Mes*Microhábitats*Momento del día	449.460	52	8.643	0.321	1.000
Error	28324.114	1053	26.898		

3.- Temperatura a 10 cm sobre el nivel del suelo (ANDEVA de 2 factores con medidas repetidas)

Entre las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Microhábitats	104.659	2	52.329	1.230	0.298
Momento del día	8870.758	2	4435.379	104.224	0.000
Microhábitats*Momento del día	38.749	4	9.687	0.228	0.922
Error	3447.048	81	42.556		

Dentro de las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Mes	20142.172	13	1549.398	577.209	0.000
Mes*Microhábitat	301.567	26	11.599	4.321	0.000
Mes*Momento del día	3206.045	26	123.309	45.937	0.000
Mes*Microhábitat*Momento del día	282.179	52	5.427	2.022	0.000
Error	2826.561	1053	2.684		

4.- Temperatura a nivel del suelo (ANDEVA de 2 factores con medidas repetidas)

Entre las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Microhábitat	104.659	2	52.329	1.230	0.298
Momento del día	8870.758	2	4435.379	104.224	0.000
Microhábitat*Momento del día	38.749	4	9.687	0.228	0.922
Error	3447.048	81	42.556		

Dentro de las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Mes	20142.172	13	1549.398	577.209	0.000
Mes*Microhábitat	301.567	26	11.599	4.321	0.000
Mes*Momento del día	3206.045	26	123.309	45.937	0.000
Mes*Microhábitat*Momento del día	282.179	52	5.427	2.022	0.000
Error	2826.561	1053	2.684		

5.- Evaporación Potencial de agua (ANDEVA de 1 factor con medidas repetidas)

Entre las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Microhábitat	0.040	1	0.040	2.591	0.159
Error	0.092	6	0.015		

dentro de las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Mes	67.203	13	5.169	705.953	0.000
Mes*Microhábitat	0.124	13	0.010	1.302	0.230
Error	0.571	78	0.007		

6.- Análisis gravimétrico (ANDEVA de 1 factor con medidas repetidas)

Entre las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Microhábitat	0.000	2	0.000	0.515	0.614
Error	0.003	9	0.000		

dentro de las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Microhábitat	2.497	13	0.192	471.358	0.000
Mes*Microhábitat	0.013	26	0.000	1.184	0.266
Error	0.048	117	0.000		

7.- Viabilidad de semillas depositadas en terreno (ANDEVA de 2 factores con medidas repetidas)

Entre las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Hojarasca	18045.444	1	18045.444	435.617	0.000
Microhábitat	8484.847	2	4242.424	102.412	0.000
Hojarasca*Microhábitat	202.181	2	101.090	2.440	0.104
Error	1242.750	30	41.425		

Dentro de las muestras

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Tiempo	14019.833	3	4673.278	128.665	0.000
Tiempo*Hojarasca	211.389	3	70.463	1.940	0.129
Tiempo*Microhábitat	3625.042	6	604.174	16.634	0.000
Tiempo*Hojarasca*Microhábitat	365.819	6	60.970	1.679	0.135
Error	3268.917	90	36.321		

8.- Germinación de semillas en terreno (ANDEVA de 2 factores)

Fuente	SS	DF	MS	F	P
Hojarasca	96160.067	1	96160.067	341.981	0.000
Microhábitat	240405.833	2	120202.917	427.487	0.000
Hojarasca*Microhábitat	8251.433	2	4125.717	14.673	0.000
Error	15184.000	54	281.185		

ANEXO 2

Caracterización mesoclimática del sitio de estudio

Dentro del área demarcada para este estudio, se instaló una caseta metereológica con un termohigrógrafo (Lambrecht). Durante el período comprendido entre Julio 1992 y Agosto de 1993 se registró continuamente la temperatura y humedad relativa del aire a 1.5 m de altura.

De los registros continuos de temperatura y humedad relativa se anotaron los valores a las 0, 6, 12 y 18 hr de cada día. Con estos valores se calculó el promedio mensual y anual. Con datos de la literatura se calculó la tasa de disminución adiabática de la temperatura.

La temperatura promedio anual fue de 12.7°C. Durante el período de estudio se aprecia una marcada estacionalidad térmica. La temperatura máxima absoluta del período alcanzó a 31.0°C, mientras que la menor fue -6.0°C. El promedio de la temperatura de los meses de invierno de 1992 y 1993 es alrededor de 1/2 y 2/5 del promedio calculado para el verano de 1993. La temperatura media mensual varió entre 6.2 y 19.5°C, siendo febrero el mes más cálido y julio de 1992 el mes más frío (Figura 15a).

El mayor valor de humedad del aire alcanzó al 98.0%, mientras que la menor humedad del aire alcanzó tan sólo al 11%. El promedio mensual del porcentaje de humedad relativa es similar a lo largo del año (Figura 15b).

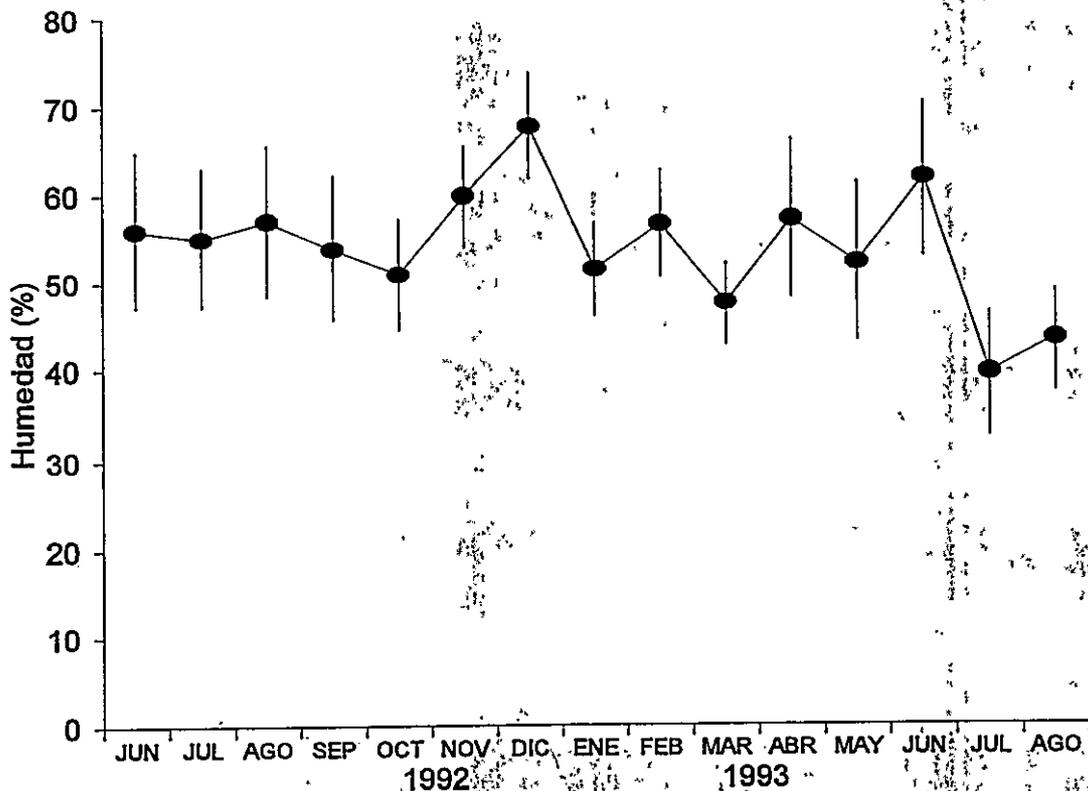
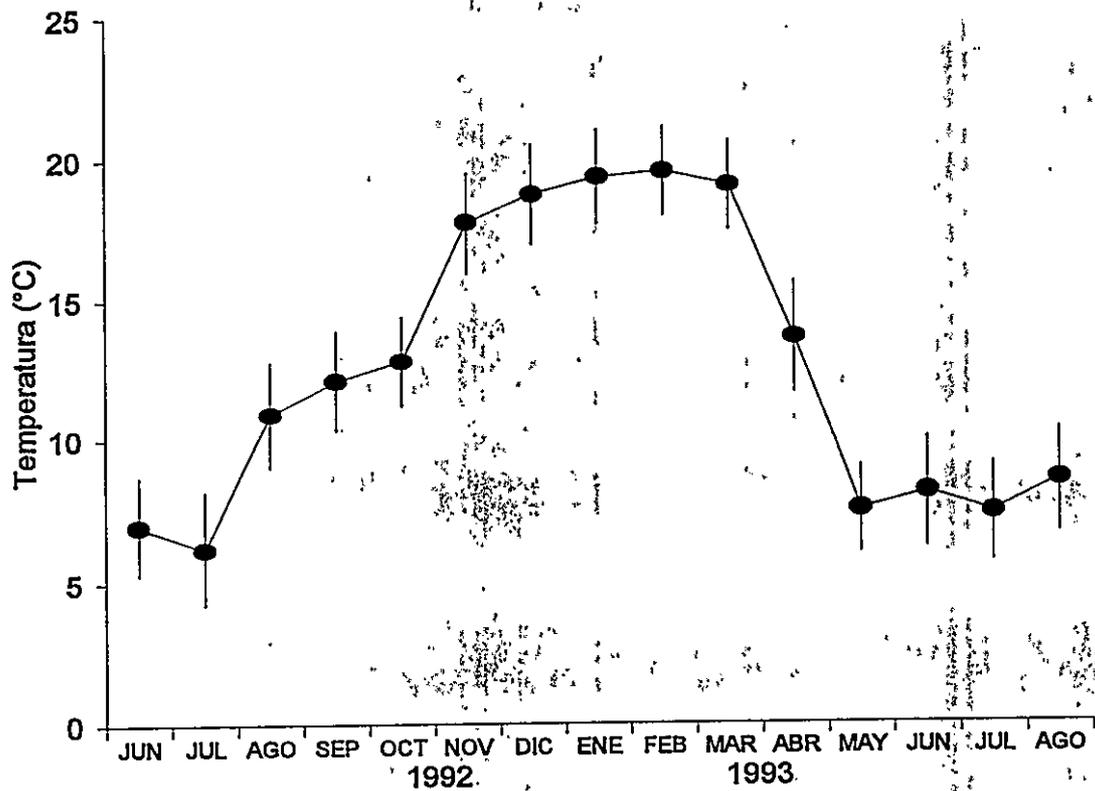


Figura 15. Promedio mensual de (a) temperatura (°C) y (b) humedad del aire (%) calculado en el Santuario de la Naturaleza "Yerba Loca", Región Metropolitana (1800 m.s.n.m.)

De acuerdo con la temperatura promedio anual calculada por Rozzi (1990) para el sector de Farellones-La Parva; 8.9°C (2500 m.s.n.m.) y esta tesis; 12.7°C (1800 m.s.n.m.) se puede calcular el descenso adiabático de la temperatura en aproximadamente 0,54°C/100m. Este resultado es similar al postulado por Arroyo et al. (1982), quienes mencionan una tasa adiabática de descenso de la temperatura de 0,65°C en climas de montaña.

ANEXO 3

Efecto de la temperatura asociada a la cubierta de nieve en la germinabilidad de semillas de *Kageneckia angustifolia*

Las bajas temperaturas afectan la distribución de las plantas (Alberdi & Corcuera 1993), disminuyen la actividad metabólica de los tejidos vegetales y en consecuencia, la capacidad de sobrevivencia al frío está determinada por el límite al cual los procesos metabólicos continúan.

El día 2 de Septiembre de 1993 (al día siguiente de una nevazón), se instaló entre los árboles un "data logger" (LICOR) con dos termocuplas que registraron minuto a minuto la temperatura al nivel del suelo: entre árboles (bajo la nieve) y bajo los árboles (sin nieve). Posteriormente, en el laboratorio se programó una cámara de germinación con la menor temperatura registrada en el campo (ca. 0.3°C). Se dispusieron 20 cápsulas de Petri con 20 semillas de *Kageneckia angustifolia* cada una. Las semillas se dispusieron entre 2 hojas de papel absorbente humedecido. Los tiempos de incubación fluctuaron entre 10, 100, 1000 y 10000 minutos. Una vez cumplido el período de incubación las semillas se pusieron a germinar en condiciones óptimas (fotoperíodos de 12 horas, 12/25°C). Al final de este experimento, aquellas semillas que no germinaron se les realizó la prueba del tetrazolium para determinar su viabilidad.

En la Figura 16 se muestran los registros de temperatura medida en espacios entre los árboles y bajo los árboles. Durante todo el período de registro, la temperatura bajo la cubierta de nieve se mantuvo constante ca. 0,4°C. Por el contrario, la temperatura registrada bajo los árboles cambió a lo largo del día. Sus máximos valores se registraron al mediodía y los mínimos durante la noche.

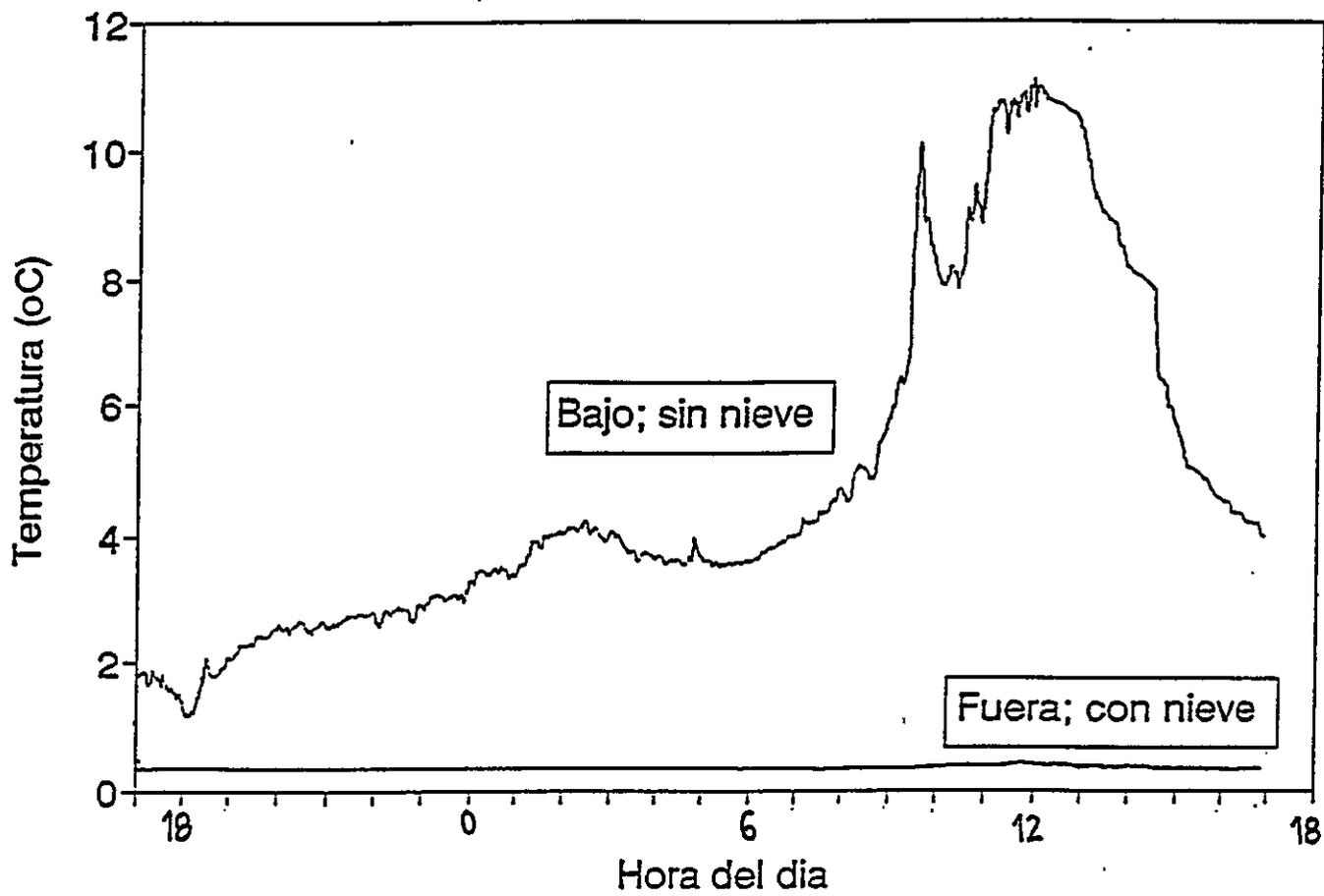


Figura 16. Registro continuo de temperatura (°C) en dos microhábitats del Bosque Esclerófilo montano, posterior a un evento de nieve.

El promedio de semillas germinadas de *Kageneckia angustifolia* de acuerdo a los distintos tiempos de incubación en frío fue prácticamente el mismo (92-98%). Las semillas que no germinaron tampoco reaccionaron con la prueba del tetrazolium, razón por lo cual se consideraron muertas. Los resultados de este experimento apoya la idea de que la temperatura asociada a la cubierta de nieve no afecta la viabilidad y germinabilidad de las semillas de *K. angustifolia*.

ANEXO 4

Efecto del riego con extractos acuosos de hojarasca de *Kageneckia angustifolia* en la germinación de semillas

Kageneckia angustifolia es un árbol semidecídúo de verano que acumula gran parte de su hojarasca bajo su dosel; forma bosquetes prácticamente monoespecíficos y es la forma arbórea dominante en el BEm. Observaciones en terreno indican que durante todo el año el suelo bajo los árboles carece casi por completo de vegetación, aún en la situación de exclusión de micromamíferos herbívoros nativos e introducidos (A. Peñaloza, datos no publicados). Las diferencias microclimáticas encontradas bajo individuos de *K. angustifolia* y entre los espacios abiertos parecen no explicar este patrón (ver Capítulo II). Una posible explicación para la ausencia de plantas bajo el dosel se relacionaría con el efecto negativo de la hojarasca de *Kageneckia angustifolia* en cual podría estar mediado por la presencia de compuestos químicos que inhibirían el desarrollo de plantas.

La metodología consistió en remojar 150 gr de hojarasca seca de *Kageneckia angustifolia* en 2000 cc de agua destilada por 36 h. Este extracto acuoso se utilizó para regar semillas de *K. angustifolia* y de *Hordeum vulgare* c.v. *aramir* (cebada). Paralelamente, se llevaron a cabo controles regados con agua destilada. Todas las semillas se pusieron a germinar en condiciones óptimas de luz y temperatura (fotoperíodos de 12 horas, 12/25°C). Los ensayos de germinación consideraron 6 placas de petri con 25 semillas cada una. El análisis estadístico se realizó independientemente para cada especie mediante la prueba de t-student.

La prueba de t-student (pequeñas muestras) indica que la germinación promedio de semillas de *Kageneckia angustifolia* regadas con agua destilada es significativamente mayor que las semillas regadas con el extracto acuoso ($t=-6.65$; $p<0.01$) (Figura 17). Una situación análoga ocurre al comparar las semillas de cebada ($t=-12.5$; $p<0.01$). Las semillas de *K. angustifolia* que no germinaron al final de este experimento, presentaban licuación del endosperma, evidencia inequívoca de muerte embrional.

Los resultados obtenidos con el extracto acuoso parecen corresponder a interacciones del tipo alelopático. El extracto acuoso inhibiría la germinación de las semillas de cebada, mientras que en *Kageneckia* la depresión de la germinación sería vía muerte embrional.

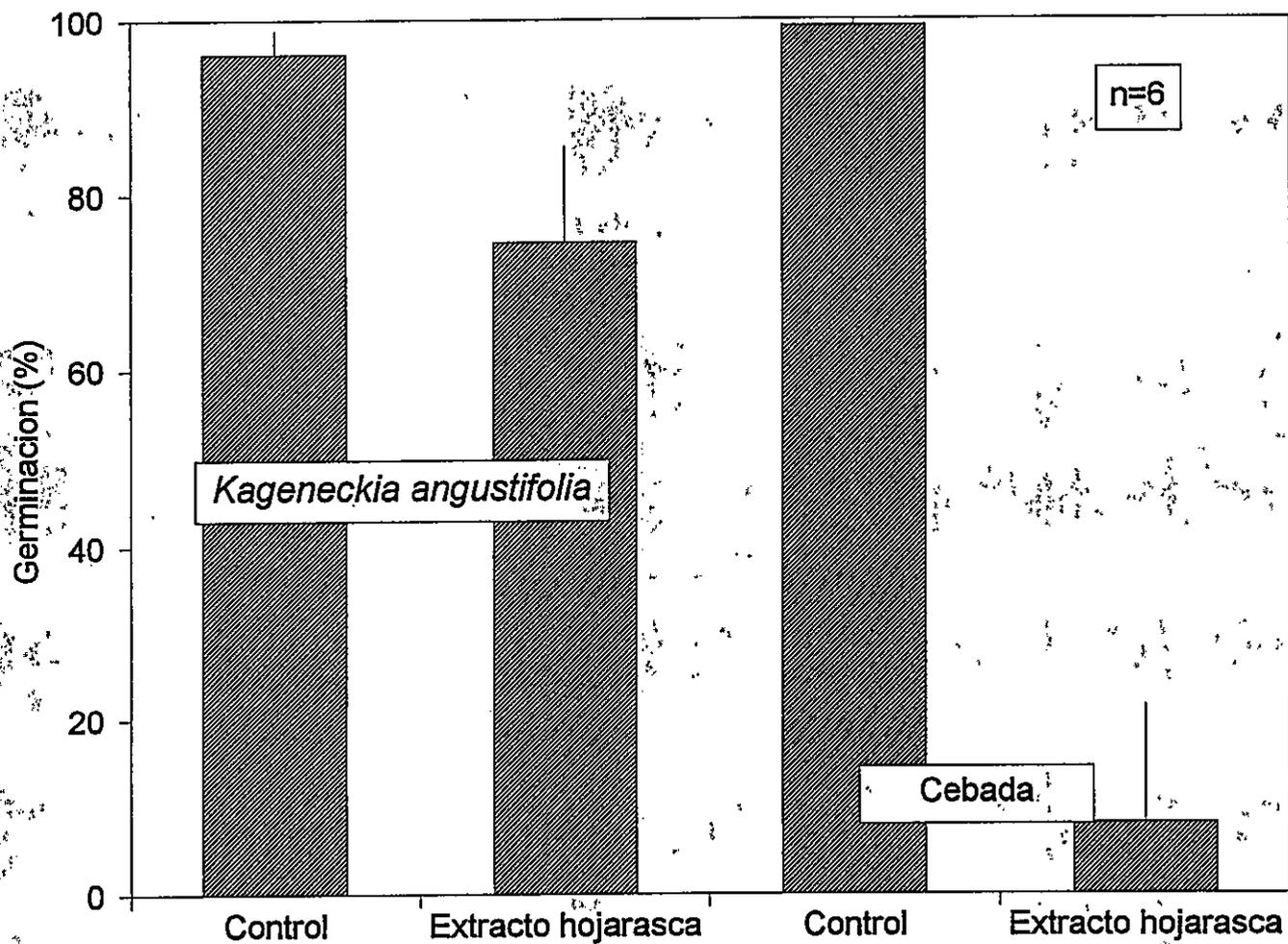


Figura 17. Germinación de semillas de *Kageneckia angustifolia* y cebada (*Hordeum vulgare* var aramir) con dos soluciones de riego. Las líneas verticales indican 2 errores estándar.

ANEXO 5

Crecimiento y desarrollo de la parte aérea:subterránea de las plántulas

En cada uno de los tres microhábitat de cuatro árboles, se montaron 2 bandejas plásticas adicionales a los experimentos de germinación. En cada una de estas bandejas se sembraron 200 semillas de *Kageneckia angustifolia*. La individualización de las fecha de germinación de las plántulas se realizó con anillos plásticos de distintos colores. A finales de Octubre de 1993, en cada uno de estos cuatro árboles se retiró la totalidad de las plántulas de *K. angustifolia* presentes en la mitad de las bandejas. Las plántulas presentes en la otra mitad de las bandejas, se retiraron a finales del verano del año siguiente (marzo de 1994). En el laboratorio, las plántulas se secaron en una estufa a 50°C por 48 horas. Todas las plántulas se separaron en parte aérea y subterránea de acuerdo a la cicatriz que deja la caída de los cotiledones. Cada parte se pesó separadamente en una balanza de precisión (OHAUS GA110), se midió el largo de la raíz y contó el número de hojas de cada cohorte.

Debido al desfase temporal de la germinación entre los microhábitats en el bosque de *Kageneckia*, algunas fechas de germinación no están representadas en la cosecha de octubre de 1993 y marzo de 1994 (Tabla 6). En la cosecha de Octubre, las plántulas germinadas más tempranamente (primeras cohortes) presentaron en promedio, mayor masa y largo de la raíz que las plántulas originadas más tardíamente. Esta tendencia se observó en los tres microhábitats. Por ejemplo, comparando las plántulas originadas el 29 de junio y 31 de julio bajo de los árboles, el análisis estadístico (prueba de t-student) indicó que: i).- la masa seca total promedio es significativamente mayor en la primera cohorte ($t=-3.33$; $p<0.01$), ii).- el promedio del número de hojas no difiere

Tabla 6. Estimaciones de masa total (gr), número de hojas y largo raíz (cm) de plántulas de *K. geneecki* de acuerdo a la fecha de germinación y cosechadas en octubre de 1993 y marzo de 1994. El acurado indica que no había comenzado la germinación y por lo tanto no se disponía de plántulas. El asterisco indica la ausencia de plántulas debido a que ellas murieron en el transcurso del experimento.

Cosecha	COHORTES																	
	29 junio			13 jul			31 jul			17 ago			28 ago			13 sep		
	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)
Bajo 2 x EE	0.0361 0.0030	7.30 1.22	15.80 2.26	0.0332 0.0047	7.40 1.06	13.50 1.93	0.0301 0.0019	7.60 1.90	9.50 2.38	0.0191 0.0048	4.20 0.60	5.40 0.77	0.0151 0.0087	3.9 1.1	3.4 0.8	0.0099 0.0004	2.1 0.7	1.8 0.5
Borde 2 x EE				0.0311 0.0019	6.60 1.65	13.40 2.68	0.0294 0.0042	6.50 0.93	10.20 1.46	0.0272 0.0039	6.30 0.90	5.60 0.80	0.0165 0.0021	4.40 0.55	3.30 0.41	0.0074 0.0012	1.6 1.1	1.5 0.6
Fuera 2 x EE							0.0090 0.0011	1.20 0.40	3.10 0.78	0.0080 0.0005	1.50 0.09	3.60 0.23	0.0078 0.0011	1.50 0.38	2.10 0.53	0.0066 0.0017	1.20 0.30	1.50 0.38

Cosecha	COHORTES																	
	1			2			3			4			5			6		
	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)	Masa total (gr)	Promedio # hojas	Largo raíz (cm)
Bajo 2 x EE	1.785 0.156	9.45 1.08	22.89 1.44	1.744 0.221	8.89 0.95	21.52 3.45	1.985 0.785	9.52 2.21	24.08 1.86	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Borde 2 x EE				1.852 0.078	9.84 2.74	23.85 3.47	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Fuera 2 x EE							*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

estadísticamente ($t=0.26$; $p>0.05$), iii).- el promedio del largo de la raíz es significativamente mayor en la primera cohorte ($t=-3.79$; $p<0.01$). Esta tendencia se manifestó también en las plántulas ubicadas en los espacios abiertos. Por su parte, las plántulas cosechadas en marzo de 1994 presentaron promedios similares entre cohortes.

En las plántulas de los tres microhábitats hubo una correlación lineal entre el promedio de la masa seca total de las plántulas de *Kageneckia angustifolia* y el tiempo transcurrido desde la germinación ($r=0.99/r=0.98/r=0.99$; $p<0.05$ para bajo, borde y fuera respectivamente). Lo mismo ocurre al considerar el promedio del número de hojas ($r=0.85/r=0.69/r=0.75$; $p<0.05$ para bajo, borde y fuera respectivamente) y el promedio del Logaritmo del largo de las raíces ($r=0.98/r=0.99/r=0.99$; $p<0.05$ para bajo, borde y fuera respectivamente).

BIBLIOGRAFIA

- ALBERDI M & L CORCUERA (1991).** Cold acclimation in plants. *Phytochemistry* 30(10):3177-3184.
- ARAYA S & G AVILA (1981).** Rebrote de arbustos afectados por el fuego en el matorral chileno. *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso*. 14:107-113.
- ARMESTO JJ, J GUTIEREZ & J MARTINEZ (1979).** Las comunidades vegetales de la región mediterránea de Chile: distribución de especies y formas de vida en un gradiente de aridez. *Medio Ambiente*. 4(1):62-70.
- ARMESTO JJ & STA PICKETT (1985).** A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 58:9-17.
- ARMESTO JJ, P VIDIELLA & H JIMENEZ (1995).** Evaluating causes and mechanisms of succession in the mediterranean regions in Chile and California. En MTK Arroyo, P Zedler & M Fox (eds). *Ecology and Biogeography of mediterranean ecosystems in Chile, California, and Australia*. 418-434. Springer-Verlag, New York.
- ARROYO MTK, JJ ARMESTO & C VILLAGRAN (1981).** Plant phenological patterns in the high Andes of cordillera in central Chile. *Journal of Ecology*. 69:205-223.
- ARROYO MTK & P USLAR (1993).** Breeding systems in a temperate mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. *Botanical Journal of Linnean Society*. 111:83-102.
- AVILA G & M ALJARO & B SILVA (1981).** Observaciones en el estrato herbáceo del matorral después del fuego. *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso*. 14:99-105.
- BENOIT IL (1989) (ed).** Libro rojo de la flora terrestre de Chile (Primera parte). República de Chile, Ministerio de Agricultura, Corporación Nacional Forestal. Santiago.
- BUSTAMANTE R (1992).** Granivoria y espaciamiento entre plántulas y sus plantas madres: el efecto de la distancia entre plantas madres. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- CONNELL JH (1971).** On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest, den Boer P & G Gradwell (eds). *Dynamic of numbers in populations*. Proceedings of the Advanced Studies Institute, Waneningen:298-312.
- DANIEL T & J SCHMIDT (1972).** Lethal and nonlethal effects of the organic horizons of forested soils on the germination of seeds from several associated conifer species of the Rocky mountains. *Canadian Journal of Forest Research* 2:179-184.
- DEL POZO A (1985).** Zonación microclimática en el matorral: efecto de los manchones de arbustos. Tesis Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

- DEL POZO A, E FUENTES, E HAJEK & J MOLINA (1989).** Microclima y manchones de vegetación. *Revista Chilena de Historia Natural* 62:85-94.
- DOLVA G (1988).** The importance of litter to the survival of the wood-cricket, *Nambungia balyarta* (GRYLLIDAE; NEMOBIINAE) in jarrah (*Eucalyptus marginata*) forest. In Castri F, CH Floret, S Rambal & J Roy (eds). Time scale and water stress. Proc. 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems, MEDECOS. 477-481.
- DONOSO C & A CABELLO (1978).** Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. *Ciencias Forestales*. 36-41
- DONOSO C, M CORTES, L SOTO (1980).** Antecedentes sobre semillas y germinación de alerce, ciprés de las guaitecas, ciprés de la cordillera y tino. *Bosque*. 3(2):96-100.
- DONOSO C (1993).** Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. *Ecología forestal*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile
- FUENTES E, RE OTAIZA, MC ALLIENDE, A HOFFMANN & A POIANI (1984).** Shrubs clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62:405-411.
- FUENTES E, A HOFFMANN, A POIANI & MC ALLIENDE (1986).** Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia* 68:358-366.
- FUENTES E, G ESPINOZA & G GAJARDO (1987).** Allelopathic effects of the Chilean matorral shrub *Flourensia thurifera*. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:57-62.
- FUENTES E, R AVILES & A SEGURA (1990).** The natural vegetation of a heavily man-transformed landscape: the savanna of central Chile. *Interciencia* 15:293-295.
- HÄLLGRE J & G ÖQUIST (1990).** Adaptations to low temperatures. R Alscher & J Cumming (eds). *Adaptation and acclimation mechanisms*. 265-293. Wiley-Liss, Inc New York.
- HARPER J (1977).** *Populations Biology of Plants*. Academic Press, London.
- HOWE H & J SMALLWOOD (1982).** Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-218.
- JAKSIC F & E FUENTES (1980).** Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing?. *Journal of Ecology* 68:665-669.
- JANZEN D (1970).** Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-528.
- JIMENEZ H & JJ ARMESTO (1992).** Importance of the soil seed bank of disturbed sites in Chilean matorral in early secondary succession. *Journal of Vegetation Science* 3:579-586.

- LEON P (1993).** Efecto del espaciamento entre plantas en la producción de frutos y semillas en *Kageneckia angustifolia* Don., un árbol dioico del Bosque Esclerófilo montano de Chile central. Tesis de Magister; Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- MUÑOZ M & ER FUENTES (1989).** Does the fire induce shrub germination in the Chilean matorral?. *Oikos* 56:177-181.
- PLATT R & J GRIFFITHS (1969).** Environmental measurement and interpretation. Reinhold Publishing Corporation (Segunda edición).
- ROACH D (1987).** Variation in seed and seedling size in *Anthoxanthum odoratum*. *American Midland Naturalist* 117(2):258-265.
- RODRIGUEZ R, O MATHEI & M QUEZADA (1983).** Flora arbórea de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción.
- ROVERE A (1991).** Estudio experimental de la germinación y el desarrollo temprano del ciprés de la Cordillera (*Austrocedrus chilensis*) Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Comahue, Argentina.
- ROZZI R (1990).** Periodos de floración y especies de polinizadores en poblaciones de *Anarthrophyllum cumingii* y *Chuquiraga oppositifolia* que crecen sobre laderas de exposición norte y sur. Tesis de Magister; Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- RUNDEL P (1981).** The matorral zone on central Chile. En F di Castri, DW Goodall & RL Specht (eds). Mediterranean-type shrublands:175-201. Elsevier, Netherlands.
- SANTIBAÑEZ F & JM URIBE (1992).** Agroclimatología de Chile central: Regiones V y Metropolitana. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Santiago.
- SCHMITHÜSEN S (1956).** Die räumliche ordnung der Chilenischen vegetation *Bonner Geogr. Abh.* 17:1-89.
- SCHMITT J & J ANTONOVICS (1986).** Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. III Maternal and paternal effects during seedling establishment. *Evolution* 40:817-829.
- SILVERTON J (1982).** Introduction to Plant Population Ecology. Longman, London.
- SIMONETTI J (1983).** Effects of goats upon native rodents and European rabbits in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 56:27-30.
- TRIPHATRS & ML KHAN (1990).** Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos* 57:289-296.
- USLAR P (1982).** Sistemas de reproducción en plantas, zona ecotonal entre la zona andina y el matorral esclerófilo de Chile central Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

WHITMORE T (1989). The influence of tree population dynamics on forest species composition. En A Davy, M Hutchings & A Watkinson (eds) *Plant Population Ecology*. 271-291. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

WILLSON M, W HOPPE, D GOLDMAN, P THOMAS, P KATUSIC-MALMBORG & J BOTHWELL (1987). Sibling competition in plants: an experimental study. *American Naturalist* 129:304-311.

ZAR J (1989). *Biostatistical Analysis*. Second edition, Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J.