

MAG-B
N 269
a 2

FENOLOGIA DEL FOLLAJE DE NOTHOFAGUS GLAUCA (PHIL) KRASSER

Y SU RELACION CON CARACTERISTICAS SUCESIONALES



Tesis

presentada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias Biológicas con mención en

Ecología

por

ENRIQUE SALVADOR MANCILLA PALMA

Profesor Guía: ITALO A. SEREY ESTAY, DR.

SANTIAGO DE CHILE



Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el candidato:

ENRIQUE SALVADOR MANCILLA PALMA

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas.

Patrocinante de Tesis:

Dr. Italo Serey E.

J. Serey E.

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Juan Armesto

Juan J. Armesto

Dra. Mary Kalin A.

Mary J. Kalin A.

Dra. Alicia Hoffmann

Alicia Hoffmann

Dra. Catalina Alliende



I N D I C E D E M A T E R I A S

LISTA DE FIGURAS	v
LISTA DE APENDICES	vii
RESUMEN	xi
1. INTRODUCCION	
1.1. Antecedentes teóricos	1
1.2. Problema a estudiar	4
1.3. Hipótesis de trabajo	8
1.4. Objetivos Específicos	16
2. METODOS	
2.1. Area de estudio	17
2.2. Metodología	
2.2.1. Muestreo y registro de la información	18
2.2.2. Análisis estadístico	21
2.2.3. Cálculo de parámetros	23
3. RESULTADOS	
3.1. Estructura de <u>Nothofagus glauca</u>	24
3.2. Secuencia de los procesos demográficos relacionados al follaje en <u>Nothofagus glauca</u>	26



3.3.	Dinámica de yemas en <u>Nothofagus glauca</u>	
3.3.1.	Población de yemas	28
3.3.2.	Natalidad, mortalidad y producción de yemas	30
3.4.	Dinámica de ejes en <u>Nothofagus glauca</u>	
3.4.1.	Población de ejes	32
3.4.2.	Natalidad, mortalidad y producción de ejes	35
3.5	Dinámica del follaje en <u>Nothofagus glauca</u>	
3.5.1.	Población de hojas	37
3.5.2.	Natalidad y mortalidad del follaje	43
3.6.	Distribución del follaje en <u>Nothofagus glauca</u>	50
3.7.	Patrón de emergencia del follaje en <u>Nothofagus glauca</u>	59
4.	DISCUSION	
4.1.	Patrón estructural de <u>Nothofagus glauca</u>	66
4.2.	Patrones de funcionamiento de yemas, ejes y follaje	68
4.3.	Patrón de emergencia del follaje y estado sucesional de <u>Nothofagus glauca</u>	72
5.	REFERENCIAS	78
6.	APENDICE	83



LISTA DE TABLAS

TABLA 1a	Tasa de natalidad, de mortalidad y de producción de yemas según el sector del dosel y orden de ramificación del árbol A1 de <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984- 1985	84
TABLA 1b	Tasa de natalidad, de mortalidad y de producción de yemas según el sector del dosel y orden de ramificación del árbol A2 de <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984- 1985	85
TABLA 1c	Tasa de natalidad, de mortalidad y de producción de yemas según el sector del dosel y orden de ramificación del árbol A3 de <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984- 1985	86
TABLA 2	Tasa de natalidad, de mortalidad y de producción de yemas según el orden de ramificación en <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984-1985	87
TABLA 3	Variaciones estacionales en la dinámica de yemas en <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984-1985	88
TABLA 4a	Tasa de natalidad, de mortalidad y de producción de ejes según el sector del dosel y orden de ramificación del árbol A1 de <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984- 1985	89
TABLA 4b	Tasa de natalidad, de mortalidad y de producción de ejes según el sector del dosel y orden de ramificación del árbol A2 de <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984- 1985	90

TABLA 4c	Tasa de natalidad, de mortalidad y de producción de ejes según el sector del dosel y orden de ramificación del árbol A3 de <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984- 1985	91
TABLA 5	Tasa de natalidad, de mortalidad y de producción de ejes según el orden de ramificación en <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984-1985	92
TABLA 6	Variaciones estacionales en la dinámica de ejes en <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984-1985	93
TABLA 7a	Variaciones periódicas de nacimientos y población total de hojas según el tipo de eje del árbol A1 de <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984 - 1985	94
TABLA 7b	Variaciones periódicas de nacimientos y población total de hojas según el tipo de eje del árbol A2 de <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984 - 1985	95
TABLA 7c	Variaciones periódicas de nacimientos y población total de hojas según el tipo de eje del árbol A3 de <u>N. glauca</u> , durante la temporada 1984 - 1985	96

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Curvas de los modelos propuestos por Kikusawa	14
Figura 2	Arquitectura de un eje terminal de <u>Nothofagus glauca</u>	19
Figura 3	Sistema de ramificación en <u>Nothofagus glauca</u>	25
Figura 4	Distribución de frecuencias del número de yemas en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; según el orden de ramificación y el sector del dosel, durante la temporada 1984-1985	27
Figura 5	Distribución de frecuencias del número de yemas en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; según el orden de ramificación, durante la temporada 1984-1985	29
Figura 6	Distribución de frecuencias del número de ejes en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; según el orden de ramificación y el sector del dosel, durante la temporada 1984-1985	33
Figura 7	Distribución de frecuencias del número de ejes en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; según el orden de ramificación, durante la temporada 1984-1985	34
Figura 8	Cambios estacionales en el número total de hojas, según el sector del dosel en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	38

Figura 9a	Cambios estacionales en el número de hojas, según el sector del dosel y el orden de ramificación en el árbol A1 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	40
Figura 9b	Cambios estacionales en el número de hojas, según el sector del dosel y el orden de ramificación en el árbol A2 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	41
Figura 9c	Cambios estacionales en el número de hojas, según el sector del dosel y el orden de ramificación en el árbol A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	42
Figura 10	Cambios estacionales en el número de hojas, según el orden de ramificación en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	44
Figura 11	Cambios estacionales en el número total estandarizado de hojas según el sector del dosel en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	45
Figura 12a	Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de nacimientos de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A1 de <u>Nothofagus glauca</u> , durante la temporada 1984-1985	47
Figura 12b	Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de nacimientos de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A2 de <u>Nothofagus glauca</u> , durante la temporada 1984-1985	48

Figura 12c	Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de nacimientos de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A3 de <u>Nothofagus glauca</u> , durante la temporada 1984-1985	49
Figura 13a	Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de muertes de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A1 de <u>Nothofagus glauca</u> , durante la temporada 1984-1985	51
Figura 13b	Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de muertes de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A2 de <u>Nothofagus glauca</u> , durante la temporada 1984-1985	52
Figura 13c	Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de muertes de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A3 de <u>Nothofagus glauca</u> , durante la temporada 1984-1985	53
Figura 14	Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de nacimientos y muertes en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> , durante la temporada 1984-1985	54
Figura 15a	Cambios estacionales en el porcentaje de hojas producidas en ejes G0 y G1 según el sector del dosel en el árbol A1 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	56
Figura 15b	Cambios estacionales en el porcentaje de hojas producidas en ejes G0 y G1 según el sector del dosel en el árbol A2 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	57

Figura 15c	Cambios estacionales en el porcentaje de hojas producidas en ejes G0 y G1 según el secto del dosel en el árbol A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	58
Figura 16	Cambios estacionales en el número de hojas producidas en ejes G0 y G1 según el orden de ramificación en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	60
Figura 17	Cambios estacionales en el porcentaje de hojas producidas ejes G0 y G1 en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	61
Figura 18	Cambios estacionales en el número de nacimientos y muertes de hojas en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	63
Figura 19	Cambios estacionales en el porcentaje de emergencia foliar y de mortalidad en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	64
Figura 20	Cambios estacionales en la tasa de emergencia foliar en los árboles A1, A2 y A3 de <u>Nothofagus glauca</u> ; durante la temporada 1984-1985	65
Figura 21	Duración de la emergencia foliar versus duración de la caída foliar	77

RESUMEN

Las plantas producen sus diferentes estructuras a través de la actividad de sus meristemas. Así, la muerte, latencia o multiplicación de los meristemas tiene importantes consecuencias en su morfología. El follaje, que es el conjunto de hojas producidas por los meristemas vegetativos, es responsable de la captura de uno de los recursos esenciales, la luz. El follaje responde numéricamente a cambios los ambientales mediante mecanismos "poblacionales".

En tres árboles de Nothofagus glauca, semejantes en altura, DAP y alto de copa, se marcaron 50 ejes terminales de la última temporada, en ellos se registró su número de yemas y de hojas, durante la temporada de crecimiento 1984-1985 (julio 1984 a agosto 1985).

Los resultados indican que en Nothofagus glauca:

- 1) No se observó dimorfismo a nivel de los ejes. Sólo presentó ejes largos, que cumplirían con dos funciones exploración y de explotación del medio.
- 2) Los patrones de distribución temporal del número poblacional de yemas y ejes, que constituyen la estructura básica de la planta, fueron similares al inicio y al final de la temporada de crecimiento. Los patrones temporales de brote (natalidad) y caída (mortalidad) de yemas y de ejes son similares entre los sectores del dosel y entre los árboles de

N. glauca. La mortalidad de los ejes es más importante que la mortalidad de las yemas, debido a su dependencia estructural. La tasa de producción de yemas y de ejes es superior a uno para las ramificaciones de orden 1 y 2. Las poblaciones de yemas y de ejes al final de la temporada de crecimiento, han aumentado en número lo cual está señalando que los árboles están en crecimiento. Su crecimiento potencial será mayor para la siguiente temporada.

3) La "mortalidad" de hojas aumenta en los sectores con una población foliar mayor, siendo independiente de la ubicación del sector en el árbol. Los valores de la tasa de mantención del follaje, señalan la existencia de un recambio continuo en la población de hojas. Esto sugiere que los árboles tienden a mantener una cantidad de follaje más o menos constante durante la mayor parte de la estación de crecimiento.

4) El patrón de emergencia del follaje corresponde al modelo denominado como "modelo de emergencia intermedio", según el cual parte de las hojas emergen rápidamente para luego seguir produciéndose más lentamente durante la mayor parte de la temporada.

5) A los ejes producidos durante la estación (G1), se les asigna el mayor porcentaje del follaje, en comparación con los ejes antiguos (G0).

6) Nothofagus glauca, por las características de la dinámica del follaje y de acuerdo con los modelos propuestos por Kikuzawa correspondería a una especie de estados sucesionales

tempranos. El período de la emergencia y caída foliar es largo; esto les permite invadir nuevos habitats expandiendo sus órganos fotosintéticos tan ampliamente como les sea posible, usando los productos del mismo año, o empleando hojas neoformadas.

7) Los patrones de emergencia y caída foliar, encontrados en N. glauca, se acercan a los de árboles deciduos sucesionales tempranos del hemisferio norte, sin embargo, el período de la emergencia y caída del follaje es el doble del que presentan dichas especies del hemisferio norte.

Estos resultados, indican que Nothofagus glauca sería una especie muy temprana, con un período de emergencia y caída foliar más prolongado que los observados en especies de árboles deciduos del hemisferio norte

1. INTRODUCCION

1.1. Antecedentes teóricos

Las hojas de los árboles de clima templado, emergen asincrónicamente. La variación geográfica intraespecífica en el tiempo de la apertura de las yemas puede ser atribuido a tendencias climáticas latitudinales y altitudinales. La causa de las diferencias fenológicas entre especies de árboles en una región particular, es menos clara. Aún al interior de un mismo bosque, la emergencia foliar en primavera varía en varias semanas entre árboles nativos coexistentes, y las especies producen hojas a tasas muy diferentes durante el resto de la estación de crecimiento (Lechowicz 1984).

El control proximal del inicio de la emergencia foliar en la mayoría de los árboles deciduos es normalmente la suma térmica acumulada (grados-horas, grados-días), a la cual las yemas están expuestas después de un período de frío como prerequisite (Valentine 1983). En general la variación, año a año, en el tiempo de las etapas fenológicas es bajo, cuando se relaciona a las sumas térmicas, más que a los días calendario (Lindsey 1963). Las variaciones intraespecíficas en la fenología foliar, entre poblaciones de diferentes localidades, estarían bajo control genético (Nienstaedt 1974). No existe

en este tipo de información, antecedentes que sugieran las bases evolutivas y ecológicas de las diferencias observadas en la fenología foliar (Lechowicz 1984).

Según Lechowicz (1984), se pueden considerar tres tipos de explicaciones para la diversidad de fenologías foliares: filogenéticas, históricas y adaptativas. Las explicaciones filogenéticas predicen que las especies taxonómicamente relacionadas serán similares en la fenología foliar. Las históricas predicen que la fenología contemporánea reflejará adaptación a paleoambientes en que el taxón o sus ancestros inmediatos evolucionaron. Finalmente, las explicaciones adaptativas predicen correlaciones de la fenología foliar con otros rasgos conectados funcionalmente que contribuyen a la sobrevivencia y reproducción de las plantas, más que otras fenologías alternativas.

La fenología de bosques deciduos de hoja-ancha, compuestos de varias especies de árboles, parece ser muy simple a primera vista; casi simultáneamente ocurre la ruptura de las yemas en primavera, y también en otoño casi todas las hojas caen a la vez. Sin embargo, cada especie tiene un modo específico de emergencia y caída foliar. Estos patrones han sido asociados a caracteres morfológicos del tallo (Kikusawa 1982, 1983), al habitat de cada especie (Kikusawa 1983, 1984) y a la estrategia para utilizar la luz bajo limitaciones del habitat (Kikusawa 1984).

Otros estudios han relacionado el estatus sucesional de las especies con aspectos como: la reproducción (Horn 1974); adaptaciones fisiológicas (Bazzaz 1979, Jurik 1986); productividad y estrategias del destino de biomasa (Shukla y Ramakrishnan 1984); arquitectura y estrategias de crecimiento (Steingraeber et al. 1979; Shukla y Ramakrishnan 1986).

Las plantas están formadas de subunidades iteradas (módulos), (Harper 1967, 1977, 1980; Harper y White 1974; Harper y Bell 1979; White y Harper 1970; White 1979, 1984; Porter 1983 a y b; Begon, Harper y Townsend 1986). Los módulos representan unidades que pueden ser contadas y forman "poblaciones" en sentido estricto (Harper 1980; Porter 1983 a y b).

Un módulo, en las plantas superiores se puede reconocer en una variedad de niveles: la hoja con la yema axilar, la raíz con la rama lateral, la fronda de los helechos, etc.; en cada caso, el módulo puede reconocerse como una unidad que tiene un tiempo característico de nacimiento y de muerte y un tiempo de vida discreto (Harper y Bell 1979; Harper 1980; Porter 1983 a y b).

Un conjunto de propiedades demográficas emergen directamente desde los patrones de crecimiento modular:

a) Los componentes de los organismos modulares tienen sus propias tasas de "natalidad" y "mortalidad" (Sarukhán y Harper 1973; Harper y Bell 1979),

b) la ubicación espacial de las unidades modulares determina la arquitectura de los organismos (Harper y Bell 1979), y
c) los cambios en los procesos poblacionales, se consideran como el funcionamiento de la planta en términos de demografía modular (Maillette 1982 a; Gill 1986; Waller 1986).

Una consecuencia de considerar a las plantas como organismos modulares, es que la teoría demográfica puede ser aplicada al análisis del modo de crecimiento de las plantas (Harper 1977; 1980; White y Harper 1970; White 1979, 1984).

El enfoque demográfico modular, tiene la ventaja de explicar la dinámica interna del crecimiento y de aclarar las diferencias entre la aparición y el recambio en plantas de diferentes tamaños o en diferentes ambientes; además es un método no destructivo de la muestra a estudiar; pero tiene la desventaja de requerir de un trabajo intensivo, pudiendo ser subsanado con un censo exhaustivo de sólo unas pocas plantas o por un muestreo de partes de plantas (Waller 1986).

1.2. Problema a estudiar

El follaje de las plantas, es el responsable de la captura de uno los recursos esenciales para la planta, la luz. Su importancia ha motivado, en las décadas previas, la realización de numerosos estudios de la eficiencia fotosintética considerando como unidad funcional a la hoja; a

partir de ellos se han desarrollado modelos de productividad para la planta como un todo (Mooney y Chiariello 1984).

Los estudios de arquitectura de una planta pueden producir modelos dinámicos de ellas; éstos proveen no sólo la distribución de los órganos en el espacio, sino que también son un medio para analizar la heterogeneidad del dosel; heterogeneidad en el sentido de diferencias en la distribución de los recursos dentro del dosel. Los modelos arquitecturales entregan información sobre el desarrollo temporal y espacial de las hojas (Roy et al. 1986).

Las diferencias observadas en el tiempo de emergencia foliar pueden considerarse como una adaptación, si en el conjunto de rasgos funcionalmente relacionados contribuyen a una sobrevivencia y reproducción más altas que fenologías alternativas (Lechowicz 1984).

El follaje tiene una gran importancia ecológica permitiendo a las plantas responder a cambios ambientales mediante mecanismos poblacionales. Así, se puede intentar relacionar la dinámica del follaje con:

- (1) aspectos fisiológicos,
- (2) arquitectura y dinámica del crecimiento interno de una planta, y
- (3) posición de la especie en la sucesión de las comunidades.

Los bosques de Nothofagus son de gran importancia en

la vegetación de Chile; sin embargo, no se tienen antecedentes precisos de las características fenológicas de las especies y su relación con la posición sucesional de ellas. Los estudios de la vegetación dominada por especies de Nothofagus se han centrado en aspectos fisionómicos, de composición florística, de dinámica de los bosques, regeneración natural, efecto de los árboles dominantes sobre la vegetación del sotobosque, de explotación y manejo (Schmidt 1977; Veblen et al. 1977 y 1978; Veblen et al. 1979; Golowash et al. 1982; Schmidt et al. 1980; Veblen et al. 1980; Veblen et al. 1981; Cassasa 1986; Armesto y Figueroa 1987).

Nothofagus glauca (Phil.) Krasser, la especie seleccionada para este estudio, es la especie dominante en la vegetación de la cordillera de la Costa y de los Andes, en la región comprendida entre los ríos Mataquito-Teno (35° S), por el norte, y Ñuble-Itata (37° S), por el sur (Donoso y Lamdrum 1976); en la VII región se encuentra formando el denominado "bosque maulino", en asociación boscosa Nothofagetum glaucae (San Martín et al. 1985).

Nothofagus glauca, es una especie decidua de invierno y que bajo condiciones óptimas para su desarrollo, puede alcanzar alturas de 40 a 50 m y un diámetro de los troncos de hasta 2 m. Se distribuye entre los 300 y 1200 m de altitud (Donoso 1975). Se presenta en forma localizada en laderas de pendientes fuertes, en bosques puros, de estructura

multietánea y densidad de 800 a 900 árb/há (Donoso 1988).

Pimstein (1974), considera a Nothofagus glauca como una especie dominante, se encuentra formando tanto bosques puros como retrogradados por influencia antropógena. Al producirse claros en el bosque, éstos comienzan a ser repoblados por otras especies como Cryptocarya alba, Sophora macrocarpa, Gevuina avellana y Lomatia dentata. Este bosque puede ser colonizado por otras especies como Chusquea quila, Persea lingue y Azara petiolaris (Pimstein 1974).

Donoso (1988), señala para N. glauca, una estrategia invasora y su incapacidad de regenerar a la sombra.

El objetivo principal de este estudio es determinar si la fenología foliar de Nothofagus glauca corresponde a los patrones encontrados para especies de árboles deciduos del hemisferio norte; y si la fenología foliar permite esclarecer su posición sucesional en los bosques que forman.

1.3. Hipótesis de trabajo

1.3.1. Hipótesis sobre la dinámica de crecimiento de Nothofagus glauca

Hipótesis acerca de diferencias intraindividuales

Se ha encontrado en Betula pendula (Maillette 1982 c) diferencias en la dinámica del crecimiento (demografía de partes) de la parte superior y la inferior del dosel de un individuo en la producción de yemas, y el rol dominante del eje líder en la determinación del crecimiento, arquitectura, tamaño y forma del árbol completo.

Un árbol con una producción de yemas localizada en una región del dosel, crecería más rápido que otro con exactamente la misma tasa promedio de producción de yemas distribuida de manera más uniforme; con este último patrón de crecimiento la forma del árbol sería más redondeada con una tasa de crecimiento más lenta (Maillette 1982 a).

El crecimiento preferencial del eje líder permite a los árboles para escapar rápidamente de la competencia con sus vecinos. Las especies que requieren luz "confían" plenamente de esta capacidad de rápido crecimiento vertical (Maillette 1982 b).

Existen varias evidencias que apoyan la idea que los módulos de las plantas son funcionalmente independientes unos

de otros: (1) patrones de fenología independientes entre las ramas; (2) interacciones competitivas entre los módulos por recursos limitados; y (3) efectos altamente localizados de defoliación (Gill 1986).

Estos antecedentes, hacen necesario averiguar si la población de estructuras modulares (yemas, ejes y hojas), presentan una dinámica (tasa de "natalidad", "mortalidad" y "producción de módulos") similar en la parte o sector superior, media e inferior del dosel de los diferentes árboles de Nothofagus glauca.

La variación en los patrones de la dinámica modular, puede deberse, en los sectores, a interacciones competitivas entre los módulos por recursos limitados, por ejemplo por la luz, o bien a patrones fenológicos independientes entre las ramas. En los árboles dicha variación puede deberse a diferencias genéticas entre los individuos o bien a efectos de vecindad, por ejemplo distancia al vecino más cercano.

Así, desde el punto de vista de la dinámica del crecimiento al interior de los árboles y entre los árboles se pueden plantear varias hipótesis. Una hipótesis es que no existen diferencias en el funcionamiento de los sectores y entre los árboles; existiendo similitud en la dinámica poblacional de módulos entre los sectores del dosel y entre los diferentes árboles.

Una hipótesis alternativa es que los sectores no tienen diferencias en su funcionamiento, pero si entre los árboles; en tal situación sólo operarían las causas de variación entre los árboles, existiendo similitud sólo en los procesos poblacionales entre los sectores del dosel de cada árbol.

Una segunda hipótesis alternativa, supone diferencias en el funcionamiento de los sectores y entre los árboles; en tal situación operarían las causas de variación tanto al interior del árbol como entre árboles.

Hipótesis sobre la distribución del follaje en los ejes

Morfológicamente, los árboles están contruidos por ejes, producto de la actividad de los meristemas que se originan a partir del meristema apical en el estado de plántula, del cual deriva todo el árbol. El modo de crecimiento de un árbol está caracterizado por la secuencia temporal de desarrollo de los distintos elementos de la arquitectura de la planta y sus propiedades funcionales.

Conceptualmente, un eje es el producto de la actividad de un sólo meristema apical, desde su aparición hasta la detención de su funcionamiento (muerte). El crecimiento de un eje se expresa en su extremo por la formación de un brote anual, que se define como la elongación

total del eje en el curso del año, entre dos yemas latentes hibernadas (Dupré et al. 1985).

Edelin (1977, en Thiebaut et al. 1981), ha propuesto denominar como "ejes exploratorios" a ramas largas que tienen un crecimiento importante y llevan hojas dispuestas helicoidalmente, y tienen por función explorar el ambiente; y como "ejes explotadores" a ramas cortas con un crecimiento más limitado, con hojas dispuestas en forma dística u opuestas.

Steingraeber y Waller (1986) asignan una importancia funcional a las ramas largas y cortas. Las ramas largas permiten una elongación rápida de los ejes principales. Las ramas cortas llevan hojas más o menos en la misma posición año a año. Este tipo de construcción parece ventajosa para las especies deciduas ya que las hojas nacen sobre las partes nuevas de los tallos. Este patrón permite disminuir en forma importante la sobreposición de hojas.

El follaje de las plantas crece por un aumento en el número de hojas; las cuales pueden desarrollarse tanto en los ejes de las generaciones anteriores como en los originados durante una temporada de crecimiento vegetativo. El patrón de distribución del follaje en los ejes, está asociado al modo de crecimiento de la especie, que es un nivel de respuesta de la planta a su ambiente, en relación a la explotación del recurso luz (Harper 1985).

Las preguntas que deben responderse son: ¿Qué tipo de ejes presenta Nothofagus glauca? ¿A qué generación de ejes la planta destina un mayor número de hojas a través de la estación de crecimiento?

El patrón más simple de distribución del follaje en los ejes, sería uno en el cual existiría una igualdad en la cantidad de follaje desarrollado, tanto en los ejes antiguos como en los nuevos. Una hipótesis alternativa sería aquella en que la distribución del follaje sea mayor en los ejes antiguos que en los nuevos. Otro patrón alternativo, sería aquel en que las hojas originadas durante la estación de crecimiento, se desarrollan en su mayor parte en las estructuras originadas durante la misma temporada.

1.3.2. Hipótesis sobre la fenología del follaje y la posición sucesional de Nothofagus glauca

Para comprender adecuadamente el funcionamiento del follaje de la planta en relación a su ambiente, es necesario determinar los patrones de emergencia foliar.

Kikusawa (1983, 1984) ha propuesto tres patrones alternativos de respuestas de emergencia del follaje en árboles deciduos, que se pueden interpretar como adaptaciones generales a las condiciones sucesionales.

a) Tipo de emergencia sucesivo: en el cual las hojas emergen o desarrollan sucesivamente, durante todo el período de emergencia. La tasa de natalidad de hojas es relativamente constante, a través de la temporada, después del máximo inicial (Fig. 1).

b) Tipo de emergencia explosiva: en el cual las hojas de la estación emergen en un breve período de tiempo, casi todas simultáneamente. Las tasas de natalidad de hojas al inicio de la temporada son muy altas, se mantienen por un corto período de tiempo, alcanzando rápidamente un valor de cero (Fig. 1).

c) Tipo de emergencia intermedio: en el cual una parte de la población de hojas emerge casi simultáneamente al inicio de la temporada, luego las restantes lo hacen sucesivamente. Las tasas de natalidad foliar son altas al inicio de la temporada, declinando a valores menores a medida que transcurre el período de emergencia (Fig. 1).

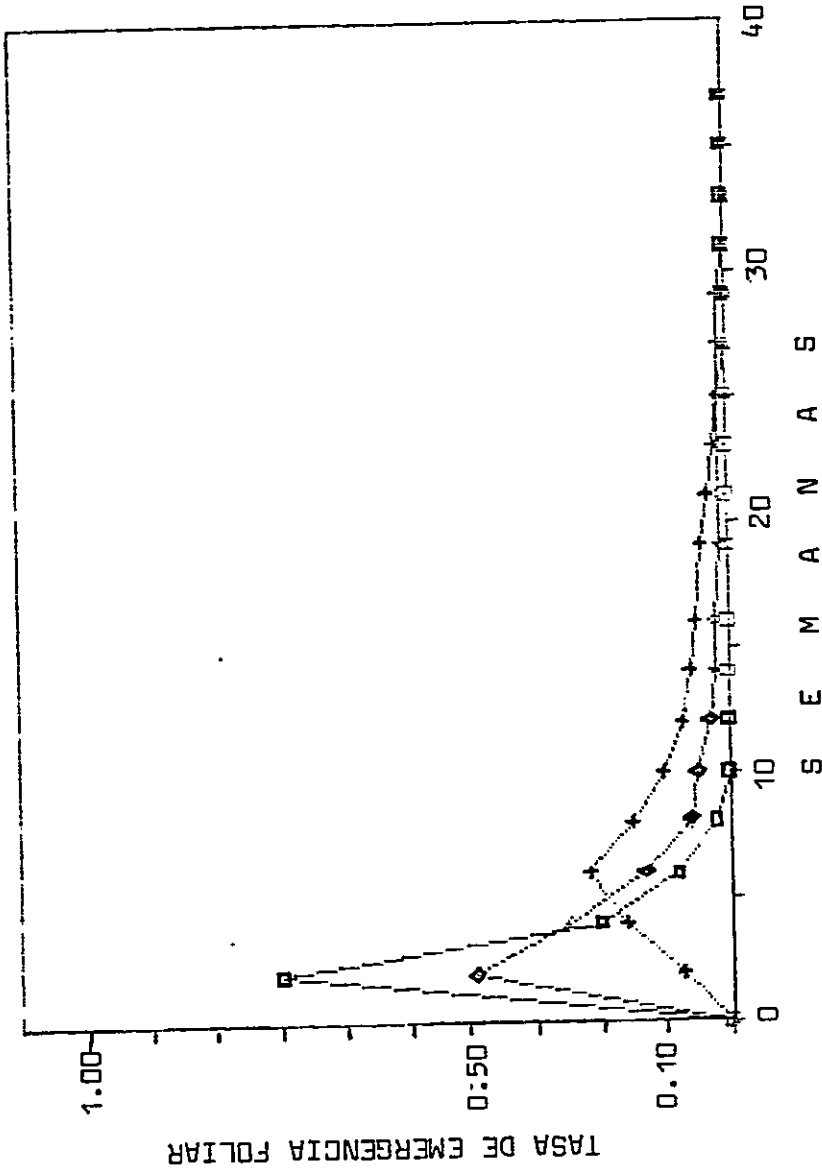


Figura 1 Curvas de los modelos propuestos por Kikusawa.
□ modelo explosivo; + modelo sucesivo;
◇ modelo intermedio.

El tiempo de emergencia y el de caída de hojas en relación a la ocupación de nicho y al habitat de cada especie, permite clasificar las plantas según Kikuzawa (1983, 1984) en:

1) Especies de estadios sucesionales tardíos, tanto la emergencia como la caída de hojas ocurre en un corto período de tiempo. En ellas todas las hojas son preformadas en la estación anterior, las hojas emergen simultáneamente y parece ser un patrón competitivo que permite expandir sus órganos fotosintéticos muy rápido, utilizando los productos de la fotosíntesis del año anterior o usando hojas preformadas. Tales especies son miembros de bosques mixtos o especies de estadios sucesionales tardíos.

2.1) Especies de estadios sucesionales tempranos, la emergencia de las hojas dura un período largo. Este patrón les permite invadir nuevos habitats expandiendo órganos fotosintéticos, tan ampliamente como sea posible, usando los productos del mismo año, o empleando hojas neoformadas. Tales especies pioneras ocupan sitios abiertos.

2.2.) Especies de estadios sucesionales tempranos con un período intermedio de emergencia; tienen un modo de vida intermedio, invadiendo parches o claros del bosque y llegan a ser miembros de bosques mixtos, o bien son especies pioneras.

Cada uno de los modelos propuestos por Kikusawa (1983, 1984), puede considerarse una hipótesis alternativa con respecto al patrón de emergencia foliar en Nothofagus glauca.

1.4. Objetivos Específicos

En relación a la problemática planteada, los objetivos específicos de esta Tesis son:

(1) establecer la dinámica de las yemas, ejes y del follaje en árboles de Nothofagus glauca;

(2) determinar si existe similitud en los patrones de la dinámica de módulos, entre los estratos del dosel y entre los árboles en Nothofagus glauca.

(3) definir el patrón temporal y estructural de emergencia de las hojas, en árboles jóvenes de Nothofagus glauca; y

(4) relacionar la dinámica de las estructuras mencionadas con la biología de esta especie.

2. METODOS

2.1. Area de estudio

El estudio se realizó en el Fundo "Costa Azul" de propiedad de la Pontificia Universidad Católica de Chile, ubicado en la comuna de Constitución, VII Región, a 15 y 120 km de Constitución y de Talca respectivamente (35° 22' S; 72° 28' W). El predio tiene una superficie de 315 hectáreas, con una altitud máxima de 190 m.s.n.m. y de 5 m.s.n.m. en su parte más baja; el lugar de estudio tiene una altitud de aproximadamente 160 m.s.n.m..

Según Ulriksen et al. (1979), el clima del sector es templado-cálido con una estación seca y calurosa; con la mayoría de los meses lluviosos (8 meses). Las temperaturas en los meses más fríos oscila entre 6 y 12 °C y en los meses más cálidos no alcanzan los 23 °C; la temperatura media anual es cercana a los 13 °C. La humedad relativa media mensual es de 72 a 86 %; y con una precipitación media anual de 1042 mm. Di Castri y Hajek (1978), señalan para Constitución una temperatura media anual de 13.9 °C; con una máxima promedio de 19.2 °C y una mínima promedio de 8.9 °C. La humedad relativa de 78% y una precipitación promedio anual de 942.8 mm..

Gajardo, Homann y Nimlos en Morán (1978), señalan para el Fundo un suelo tipo Pullaullao que se caracteriza por estar formado por sedimentos marinos de textura fina, presente en las denominadas "terrazas marinas".

En el lugar de estudio, N. glauca, estaba acompañada por: Ugni molinae, Aextoxicon punctatum, Azara integrifolia, Myrceugenia ovata, Escallonia pulverulenta, Lomatia hirsuta, Luma apiculata, Aristotelia chilensis y Amomyrtus luma.

2.2. Metodología

2.2.1. Muestreo y registro de la información

En una parcela de 20 x 20 m en el sector más representativo, en cuanto a vegetación y densidad de árboles, del bosque de roble maulino existente en el predio, se eligieron tres árboles de Nothofagus glauca de estructura semejante en: DAP (10 cm), altura (6 m, 7 m y 6 m) y alto de copa (3 m). Ellos serán posteriormente referidos como los árboles A1, A2 y A3 respectivamente. Su copa se dividió en tres sectores o niveles (superior, medio e inferior) de 1 m de alto cada uno. El estudio se inició el 3 de agosto de 1984 y finalizó el 25 de agosto de 1985.

En cada uno de los árboles seleccionados, se marcaron aleatoriamente 50 ejes producidos la temporada anterior,

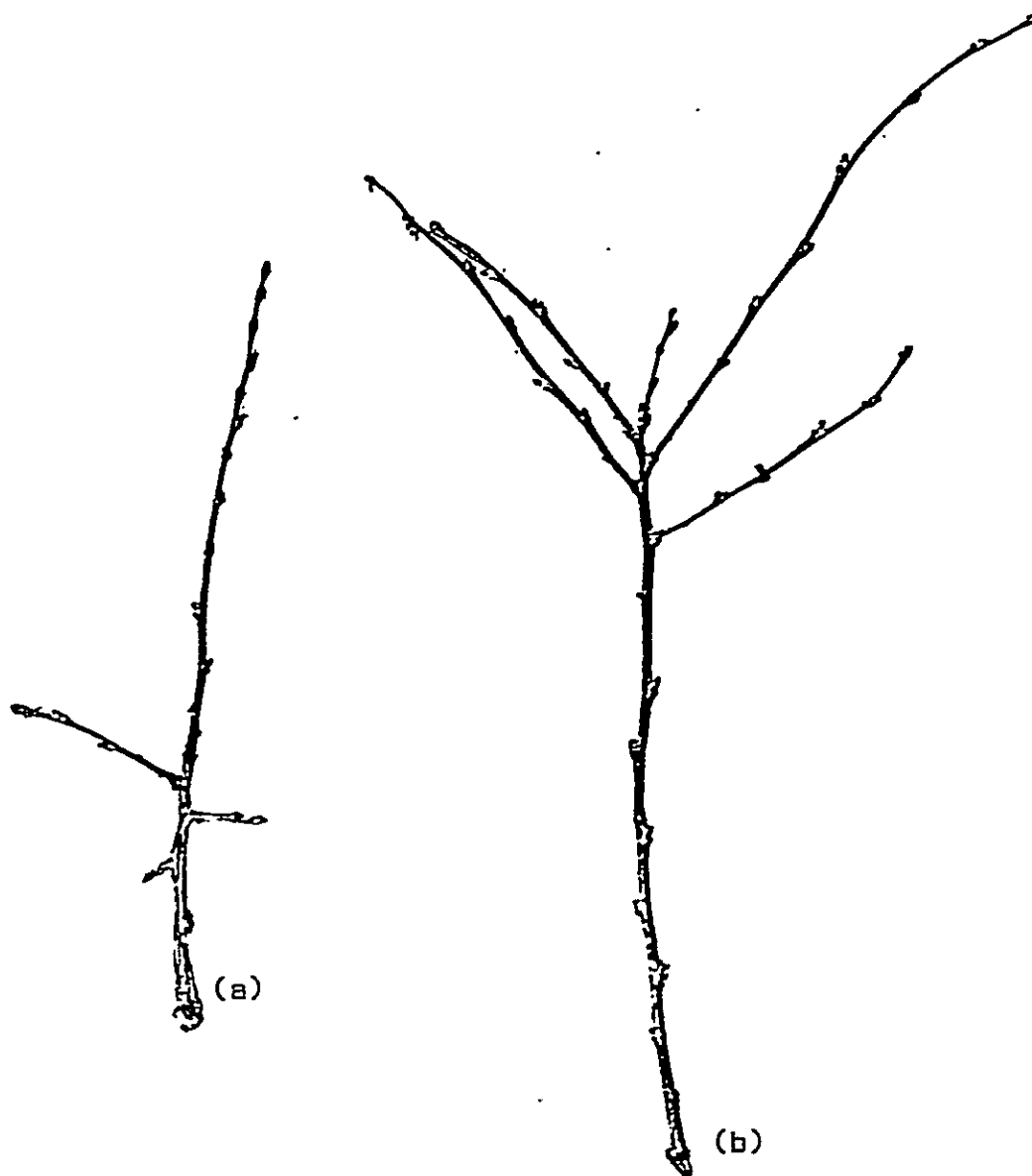


Figura 2

Arquitectura de los ejes terminales de Nothofagus glauca, reducción 60% en (a) la posición ramificada más clara corresponde al eje de la generación anterior; en (b) todo el eje corresponde a una sola generación. En el muestreo se empleó de (a) sólo la parte más oscura y (b) completo.

repartidos en los tres sectores. Se le determinó el orden de ramificación a cada eje, según la siguiente nomenclatura: al eje que nace desde el tronco se le asignó el orden 0, luego la elongación del eje principal se considera como una ramificación de orden 0. Los ejes nacidos de ejes de orden 0 son de orden 1, si nacen de ejes de orden 1 son de orden 2; etc. Sólo los ejes de orden 0 se usaron como unidad de muestreo. Estos podían tener ramificaciones de orden 1 y 2; las yemas presentes se denominaron de acuerdo a los ejes donde se encontraron, igual procedimiento se empleó con las yemas, los ejes y las hojas producidas durante la temporada 1984 - 1985 (Fig. 2).

A cada eje seleccionado, se le registró el número de yemas presentes; estos registros se hicieron para los ejes de diferentes órdenes. Se siguió un registro quincenal de los destinos de las yemas y ejes presentes. Una vez finalizado el estudio, a cada uno de los ejes seleccionados y que estaba presente, se le registró su número de yemas finales; tanto para él, como de sus ramificaciones.

Los ejes seleccionados inicialmente, también se emplearon en el estudio de la dinámica del follaje. Para ello se consideró a todas las hojas producidas por los ejes, hojas asincrónicas en su tiempo de nacimiento, debido al alto flujo de emergencia foliar en cualquiera posición del eje. Se llevó un registro quincenal del número de hojas presentes en cada

eje; desde su nacimiento hasta la caída de la totalidad de las hojas presentes en los ejes.

2.2.2. Análisis Estadístico

Al no conocerse la función de distribución de la mayoría de las variables estudiadas, se han aplicado pruebas no paramétricas, a un nivel de significación igual a 0.05 ($p < 0.05$).

El número de hojas registrado para cada eje y árbol fue designado por $NH_{i,j,k}$, donde i es la fecha de registro ($i=1,2,\dots,n$), j indica el número del eje y al sector que pertenece ($j=1,2,\dots,q$) y k indica el número del árbol ($k=1,2,3$). Los valores $NH_{i,j,k}$ fueron estandarizados respecto al número máximo de hojas de la temporada ($NH_{\max \text{ tem}}$); ($Y_{i,j,k}$ es el valor transformado).

$$Y_{i,j,k} = (NH_{i,j,k}) / (NH_{\max \text{ tem}}) \quad (\text{Serey et al.1987})$$

Con estos datos transformados se obtuvo los cambios relativos de la población de hojas por intervalo de tiempo, en los ejes y en los sectores para cada árbol.

Para determinar si las distribuciones del número de hojas, de nacimientos de hojas y de muertes de hojas de un árbol, un sector o un orden de ramificación son similares dentro de un árbol y entre los árboles, sectores u órdenes de

ramificación en una misma temporada, se utilizó la d6cima de Smirnov para k muestras (Conover 1980):

$$H_0: F_1(x) = F_2(x) = \dots = F_k(x) \quad \text{para todo } x$$

$$H_1: F_i(x) \neq F_j(x) \quad \text{para alg6n } i, j, x$$

cada hip6tesis nula fue probada separadamente. La d6cima se realiz6 a un nivel de significaci6n igual a 0.05, ($p < 0.05$).

Se us6 esta d6cima de Smirnov por ser una prueba de potencia superior o al menos igual que otras pruebas de uso com6n, para situaciones como las descritas.

Para comparar la distribuci6n de la emergencia foliar y luego ver a cual de ellas corresponde la de los 6rboles en estudio, se utiliz6 la d6cima de Smirnov para dos muestras independientes (Conover 1980):

$$H_0: F(x) = G(x) \quad \text{para todo } x \text{ de } -\infty \text{ a } \infty$$

$$H_1: F(x) \neq G(x) \quad \text{para al menos un valor de } x$$

cada hip6tesis nula fue probada separadamente. La d6cima se realiz6 a un nivel de significaci6n igual a 0.05, ($p < 0.05$).

Este mismo test de Smirnov para dos muestras independientes, se us6 para comparar las distribuciones de hojas en ejes antiguos y ejes nuevos de la temporada.

En todas las tablas de contingencia, como las de natalidad y sobrevivencia de yemas y ejes durante la temporada, se us6 el Test X^2 (Chi cuadrado), a un nivel de significaci6n de 0.05, ($p < 0.05$) (Sokal y Rohlf 1979).

2.2.3. Cálculo de parámetros

La población de yemas en un árbol cambia de un año a otro. Algunas de las yemas pueden permanecer inactivas, otras pueden ser reemplazadas por nuevas yemas, otras pueden morir, o bien pueden activarse produciendo una elongación del eje o un nuevo eje con varias yemas "hijas". Estas diferencias año a año, pueden expresarse como una tasa de producción de yemas del árbol o de un sector del dosel (TPY), (Maillette 1982 a). Así, entonces se pueden expresar otras tasas tales como: tasa de natalidad de yemas (TNY), tasa de mortalidad de yemas (TMY), tasa de producción de ejes (TPE), tasa de natalidad de ejes (TNE), tasa de mortalidad de ejes (TME).

TPY = Número de yemas tiempo t+1 / Número de yemas tiempo t

TNY = Número de yemas nacidas en t+1 / Número de yemas en t

TMY = Número de yemas muertas en t+1 / Número de yemas en t

TPE = Número de ejes en tiempo t+1 / Número de ejes en t

TNE = Número de ejes nacidos en t+1 / Número de ejes en t

TME = Número de ejes muertos en t+1 / Número de ejes en t

3. RESULTADOS

3.1. Estructura de Nothofagus glauca

El sistema de ramificación está estructurado por un sólo tipo de ejes, que por la disposición helicoidal de sus hojas corresponderían a "ejes largos". Estos ejes pueden tener ramificaciones de orden 1 y 2; las cuales pueden mantenerse a lo largo de toda la temporada y sobrevivir hasta la siguiente. Se puede encontrar un tercer tipo de ramificación, orden 3, es transitoria ya que todas caen del árbol durante la temporada (fig. 3).

La producción de ejes ocurre en la periferia del dosel, sector donde se encuentra la mayor parte del follaje del árbol, lo que le confiere una estructura de corona tipo multicapas, que disminuye el sombreamiento entre las hojas superpuestas.

El estudio morfológico de yemas, mostró la existencia de hojas preformadas acompañadas por la presencia sólo del eje asociado con la yema. Si al activarse la yema se desarrolla una hoja, ésta puede ir acompañada en la base por una o más brácteas; al desarrollarse un eje no aparecen estas brácteas.

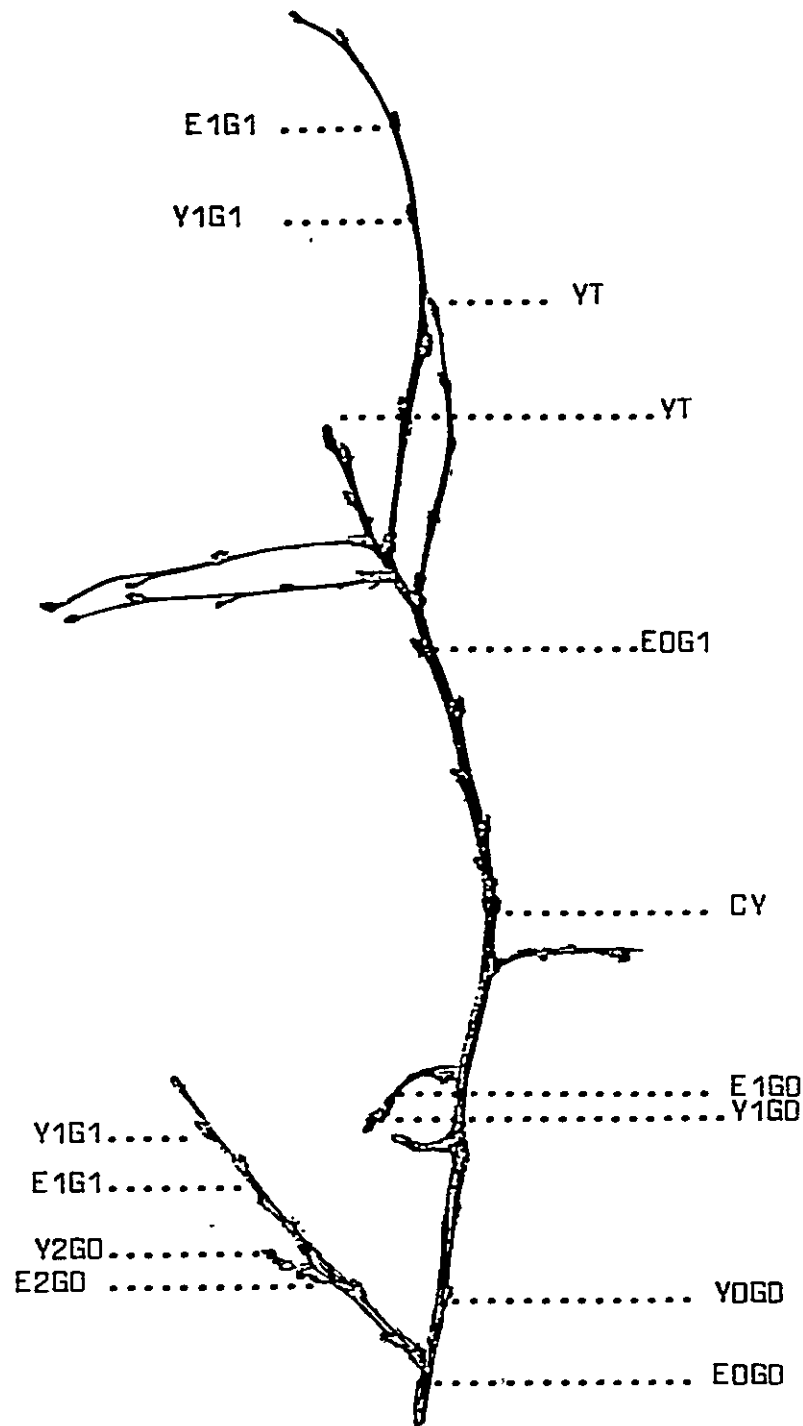


Figura 3 Sistema de ramificación en Nothofagus glauca (reducción 60%).

CY: cicatriz de yema terminal

YT: yema terminal

EOG0, E1G0, E2G0: Eje de orden 0,1,2 1984

EOG1, E1G1: ejes de orden 0,1 1985

YOG0, Y1G0, Y2G0: Yema de orden 0,1,2 1984

YOG1, Y1G1: yema de orden 0,1 1985

3.2. Secuencia de los procesos demográficos relacionados al follaje en Nothofagus glauca

La actividad de las yemas se inició a fines del invierno y comienzo de primavera (septiembre), lo que provocó el inicio de una etapa de gran crecimiento y nacimientos de hojas y de ejes; eventos que tuvieron diferente duración en la temporada. Los períodos de actividad de las yemas, producción de nuevas yemas y nacimientos de hojas se extendieron hasta fines de otoño. El período de producción de hojas se extendió desde inicio de primavera hasta mediados de otoño. El follaje permaneció en el árbol desde inicio de primavera hasta fines de invierno.

Por su parte el período de nacimientos de ejes se extendió desde inicio de primavera hasta mediados de verano; los procesos de mortalidad se iniciaron con la caída de hojas a comienzo de primavera, el que se prolongó hasta mediados de invierno. La mortalidad de ejes se inició a inicios de primavera hasta fines de invierno.

El proceso de mortalidad de yemas es complejo, debido a que pueden ocurrir muertes sólo de yemas, de ejes y de yemas, y por último, la caída foliar puede estar acompañada con muertes de yemas axilares de las hojas. De acuerdo con el orden jerárquico de los ejes la mortalidad de un eje de orden inferior implica la muerte de ejes derivados.

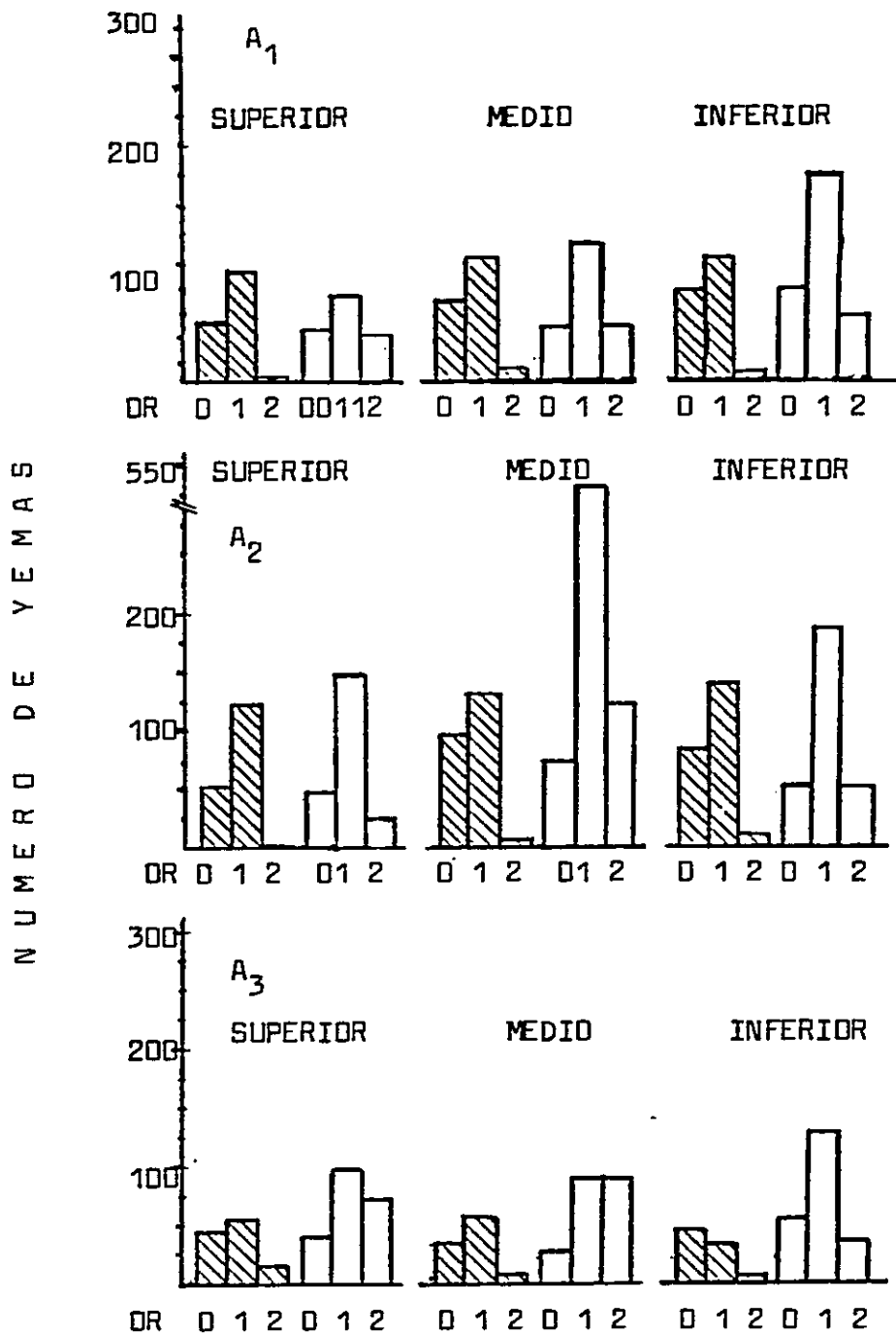


Figura 4 Distribución de frecuencias del número de yemas en los árboles A₁, A₂ y A₃ de *Nothofagus glauca*; según el orden de ramificación y el sector del dosel durante la temporada 1984-1985; Número inicial de yemas (1984); Número final de yemas. OR: orden de ramificación de los ejes

3.3. Dinámica de yemas en Nothofagus glauca

3.3.1. Población de yemas

En los tres sectores del dosel de los tres árboles, al final de la temporada, el número total de yemas de orden 0 disminuyó en número, mientras que las yemas de orden 1 y 2 aumentó. El número de yemas nacidas de orden 0 es inferior al número de yemas nacidas de los órdenes 1 y 2. Desde el punto de vista poblacional las yemas de orden 1 son las más importantes representando más del 50% del total, tanto al inicio como al final de la temporada (Fig. 4).

La Fig. 5 señala las variaciones en el número total de yemas durante la temporada de los años 1984 - 1985. En los tres árboles, las variaciones fueron semejantes a las señaladas anteriormente para los sectores del dosel.

De acuerdo con los resultados, en los tres árboles de Nothofagus glauca, se presenta un patrón similar en el número final de yemas, ya que en todos aumenta el número de yemas y en proporción es el orden de ramificación 2 el que tiene un mayor aumento, de 4.1% a 24.5%; pero numéricamente siguen siendo más importante las yemas de orden 1, 55%. El aumento en el número final de yemas es concordante con el hecho que estos árboles están en crecimiento, ya que son las yemas las responsables del desarrollo de la estructura de la planta.

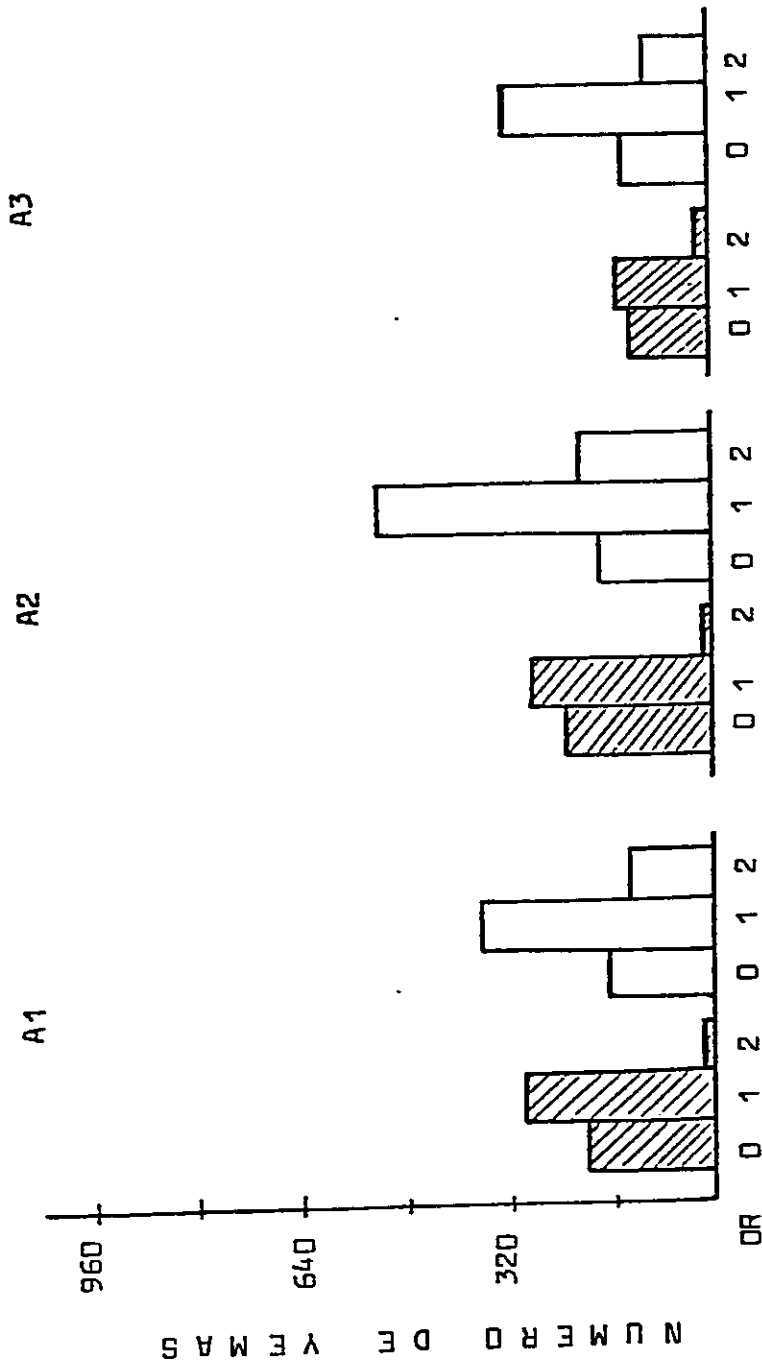


Figure 5 Distribución de frecuencia del número de yemas en los árboles A1, A2 y A3 de *Nothofagus glauca*; según el orden de ramificación, durante la temporada 1984-1985. Número inicial de yemas (1984); Número final de yemas (1985). OR: Orden de ramificación.

3.3.2. Natalidad, mortalidad y producción de yemas

3.3.2.1. Según Sectores del dosel

La tasa de natalidad de yemas (TNY), presentó un mismo patrón, a nivel de los órdenes de ramificación y de los tres sectores del dosel de los árboles. El orden de ramificación 0 presentó valores inferiores a 1; mientras que la ramificación de orden 2 presentó siempre TNY mayores que 1 (Tabla 1a, b y c).

La tasa de mortalidad de yemas (TMY), en los tres sectores del dosel de los árboles A1 y A3, de los ejes de orden 0 presentó un valor bastante constante; en el árbol A2 la situación es bastante variable. La TMY en los órdenes de ramificación 1 y 2, en los tres sectores del dosel de los árboles A1, A2 y A3 fue bastante variable y no presentaron una tendencia definida (Tabla 1a, b y c).

La tasa de producción de yemas (TPY), en el intervalo de las dos temporadas, en los tres sectores del dosel, de los tres árboles; fue inferior a uno para el orden 0, lo que provocó una disminución de la población final de yemas de este orden. Este estudio no consideró la incorporación de nuevos ejes de orden 0, porque correspondería a ejes de una generación diferente. Las TPY de los órdenes 1 y 2 fueron superiores a uno, sobresaliendo los del orden 2 con valores

que fluctuaron entre 5 y 25; lo que produjo un aumento de la población final de yemas de ambos órdenes (Tabla 1a, b y c).

De acuerdo con los resultados, las yemas de orden 2 han adquirido una importancia mayor en los tres sectores del dosel al final de la temporada, como componentes del "banco" de yemas. La TNY y TPY presentan patrones similares en los diferentes sectores del dosel de los tres árboles de Nothofagus glauca, mientras que la TMY no mostró un patrón definido.

3.3.2.2. Según Árboles

En los árboles A1, A2 y A3 la TNY fue menor en los ejes de orden 0, mientras que en los ejes de orden 2 fueron mayores. Una situación semejante sucedió en los tres árboles con la TPY (Tabla 2). Para los tres árboles la TNY total fue superior a la TMY total, lo que determinó que las TPY sean superiores a 1, lo que está indicando un aumento en la población de yemas al final de la temporada de crecimiento (Tabla 2).

En los tres árboles, las yemas de orden 2 tenían mayores probabilidades de producir nuevas yemas ($X^2 = 179.61$; 266.18 y 140.25 para A1, A2 y A3 respectivamente) mientras que las yemas de orden 1 tenían mayores probabilidades de sobrevivencia ($X^2 = 10.49$; 8.60 y 6.93 para A1, A2 y A3

respectivamente); en ambos casos la prueba de X^2 fue significativa $p < 0.05$ (Tabla 3).

De lo anterior resulta, que las yemas de orden 2 han adquirido mayor importancia en los tres árboles de Nothofagus glauca, al final de la temporada, como componente de la población de yemas de la siguiente temporada, la TNY y TPY alcanzan valores promedios de 9.9 y 10.3 respectivamente. Numéricamente las yemas de orden 1 siguen siendo las más importantes (55%). En todos los árboles se presentan patrones similares en relación con la TNY y TPY; mientras que la TMY no mostró un patrón definido. La población total final de yemas ha aumentado su número, debido principalmente a la aparición de nuevos ejes y a la elongación de los ejes G0, tal como se espera de un árbol en crecimiento.

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de similitud de los procesos de natalidad, mortalidad y producción de yemas, al interior del árbol y entre los árboles de Nothofagus glauca.

3.4. Dinámica de ejes en Nothofagus glauca

3.4.1. Población de ejes

En los tres sectores del dosel de todos los árboles, la población de ejes de orden 0 es la única que disminuyó su número inicial, debido al muestreo, que no consideró la

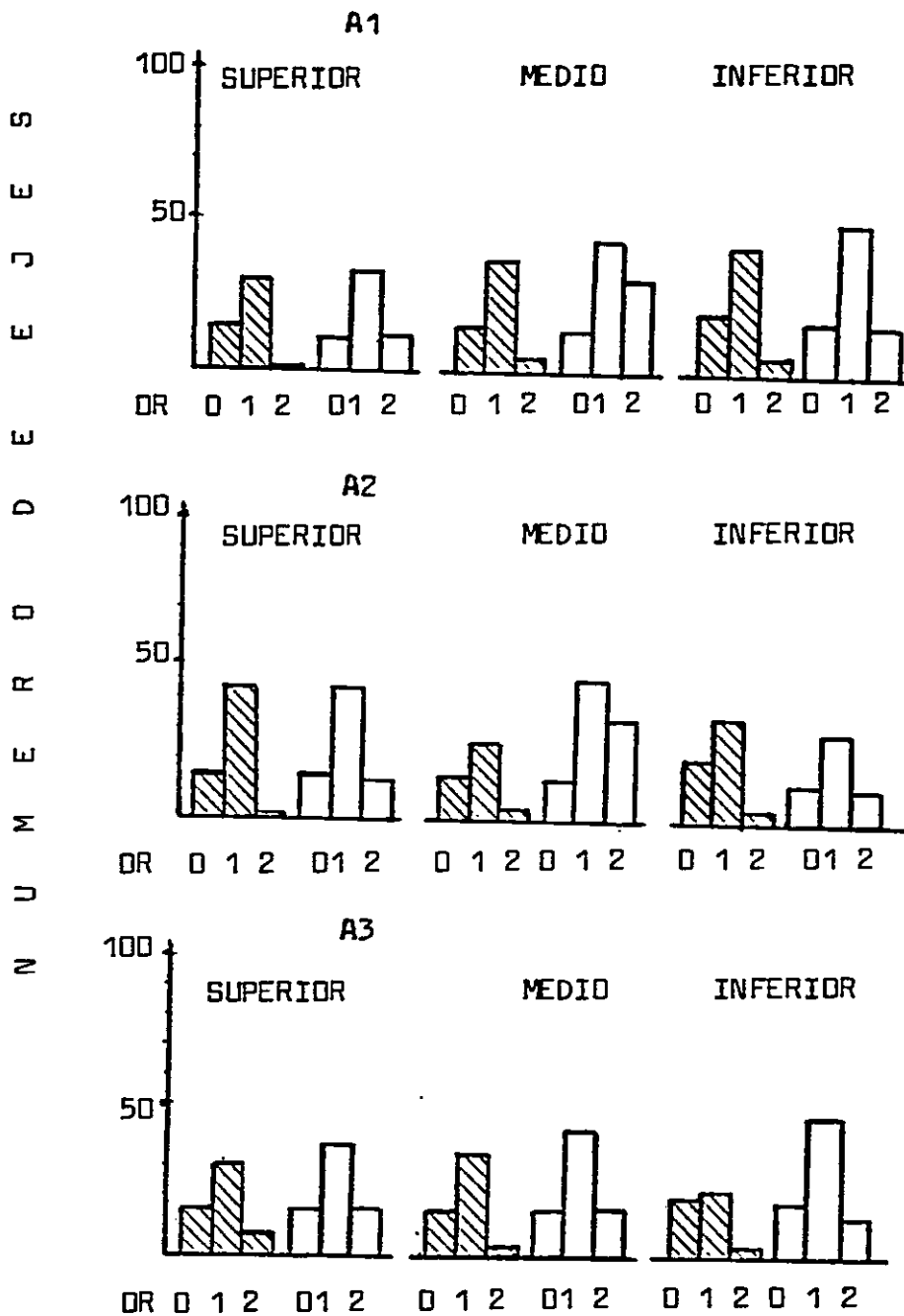


Figura 6 Distribución de frecuencias del número de ejes en los árboles A1, A2 y A3 de *Nothofagus glauca*; según el orden de ramificación y el sector del dosel durante la temporada 1984-1985.

▨ Número inicial de ejes (1984);

□ Número total de ejes (1985)

OR: Orden de ramificación de los ejes.

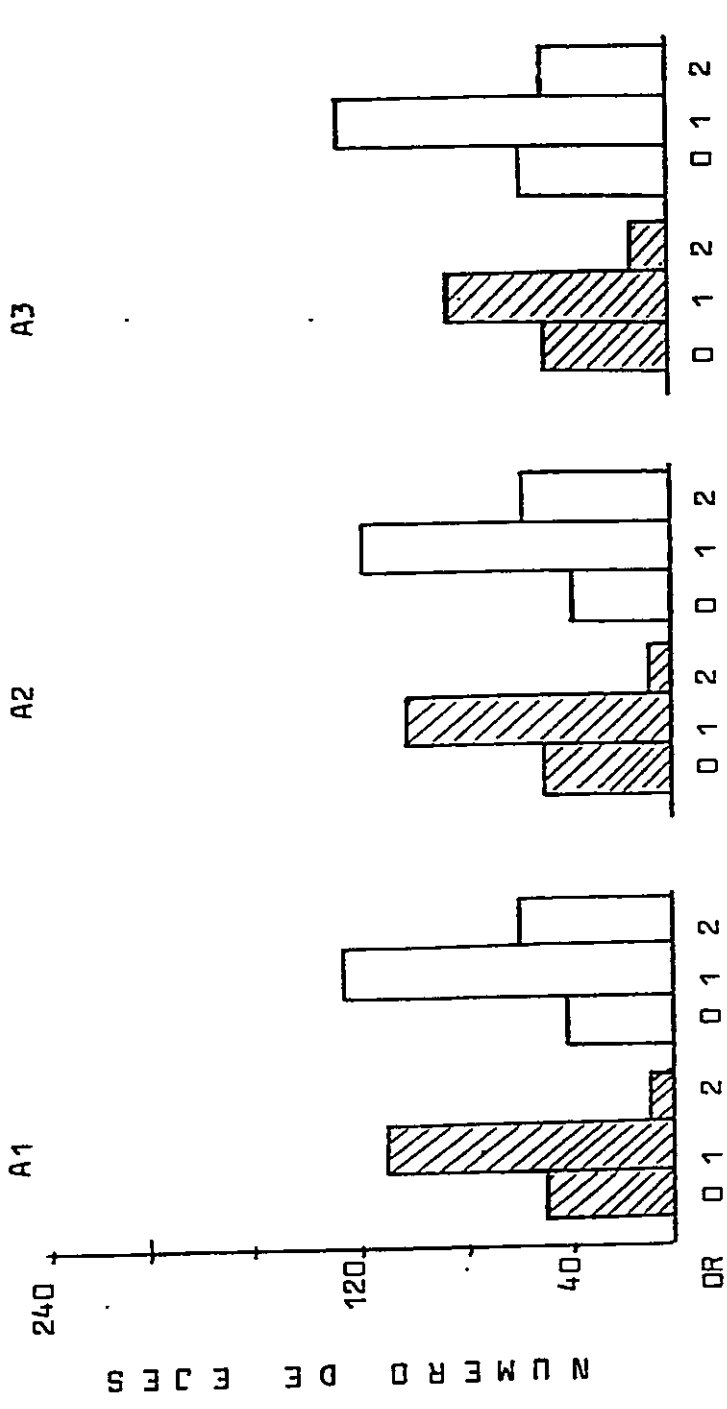


Figura 7 Distribución de frecuencias del número de ejes en los árboles A1, A2 y A3 de *Nothofagus glauca*; según el orden de ramificación, durante la temporada 1984-1985. Número inicial de ejes (1984); Número final de ejes (1985). OR: Orden de ramificación.

incorporación de nuevos ejes de orden 0; mientras que los ejes de orden 1 y 2 aumentaron su número poblacional al final de la temporada de crecimiento. Los ejes de orden 1 y 2 tuvieron más nacimientos que muertes lo que determinó el aumento en su número final (Fig. 6).

La Fig. 7 señala las variaciones en el número total de ejes durante la temporada 1984 - 1985. Los ejes de los diferentes órdenes de ramificación presentan variaciones semejantes a las señaladas para los tres estratos del dosel.

De acuerdo con los resultados, en los tres árboles se presenta un patrón similar en el número final de ejes; así el orden 0 disminuye y los órdenes 1 y 2 aumentan, con un mayor aumento del orden 2 de 7.5% a 2.6%, pero numéricamente los ejes de orden 1 siguen siendo los más importantes (55.8%).

3.4.2. Natalidad, mortalidad y producción de ejes

3.4.2.1. Según Sectores del dosel

En los tres sectores del dosel, la mayor tasa de natalidad de ejes (TNE), se presentó en los ejes de orden 2; mientras que la menor en las de orden 0; este patrón fue igual en los tres árboles de Nothofagus glauca (Tabla 4a, b y c).

En cuanto a la tasa de mortalidad (TME), la menor se presentó en el sector medio; mientras que la mayor en el

sector inferior. La TME, según el orden de ramificación, no presentó una tendencia definida en ninguno de ellos; este patrón se encontró en los tres árboles de Nothofagus glauca (Tabla 4a, b y c).

En relación a la tasa de producción de ejes (TPE), la mayor se presentó en el sector medio, mientras que la menor en el superior; en cuanto al orden de ramificación, el orden 2 presentó la mayor TPE y el orden 0 la menor, esta tendencia se presenta en los tres árboles de Nothofagus glauca (Tabla 4a, b y c).

De acuerdo con los resultados, el sector medio presentó un mayor crecimiento que los sectores superior e inferior del dosel, mayor TNE y TPE, lo que indica que los nacimientos de ejes superan a las muertes de ejes; este mismo patrón ocurre con la ramificación de orden 2. La ramificación de orden 0 presenta una TPE menor que uno, ya que no presenta nacimientos o incorporación de nuevos ejes, por la estructura jerárquica de las ramas.

3.4.2.2. Según Árboles

La mayor TNE, TME y TPE se presenta, para los árboles A1, A2 y A3, en los ejes de orden 2 y la menor en los de orden 0 (Tabla 5). Del mismo modo la mortalidad de ejes, fue mayor en los de orden 2, entre el 68% y el 75%, luego en los

ejes de orden 0, entre 17% y el 18% (Tabla 6). En todos los árboles, los ejes de orden 0 tuvieron las mayores probabilidades de sobrevivencia; la prueba de χ^2 fue significativa $p < 0.05$ (Tabla 6).

De lo anterior, resulta que los ejes de orden 2 han adquirido más importancia en todos los árboles, al final de la temporada, como componente de la población de ejes de la siguiente temporada; manteniendo los ejes de orden 1 un predominio en el número final. En los diferentes árboles se presentan patrones similares en relación con la TNE, TME y TPE; esto significa que los árboles mantienen su forma durante el crecimiento entre ambas temporadas.

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de similitud de los procesos de natalidad, mortalidad y producción de ejes, al interior del árbol y entre los árboles de Nothofagus glauca.

3.5. Dinámica del follaje en Nothofagus glauca

3.5.1. Población de hojas

El roble maulino es una especie decidua y por lo tanto, la población de hojas cambia totalmente de un año a otro.

Si se considera a la población de hojas por cada

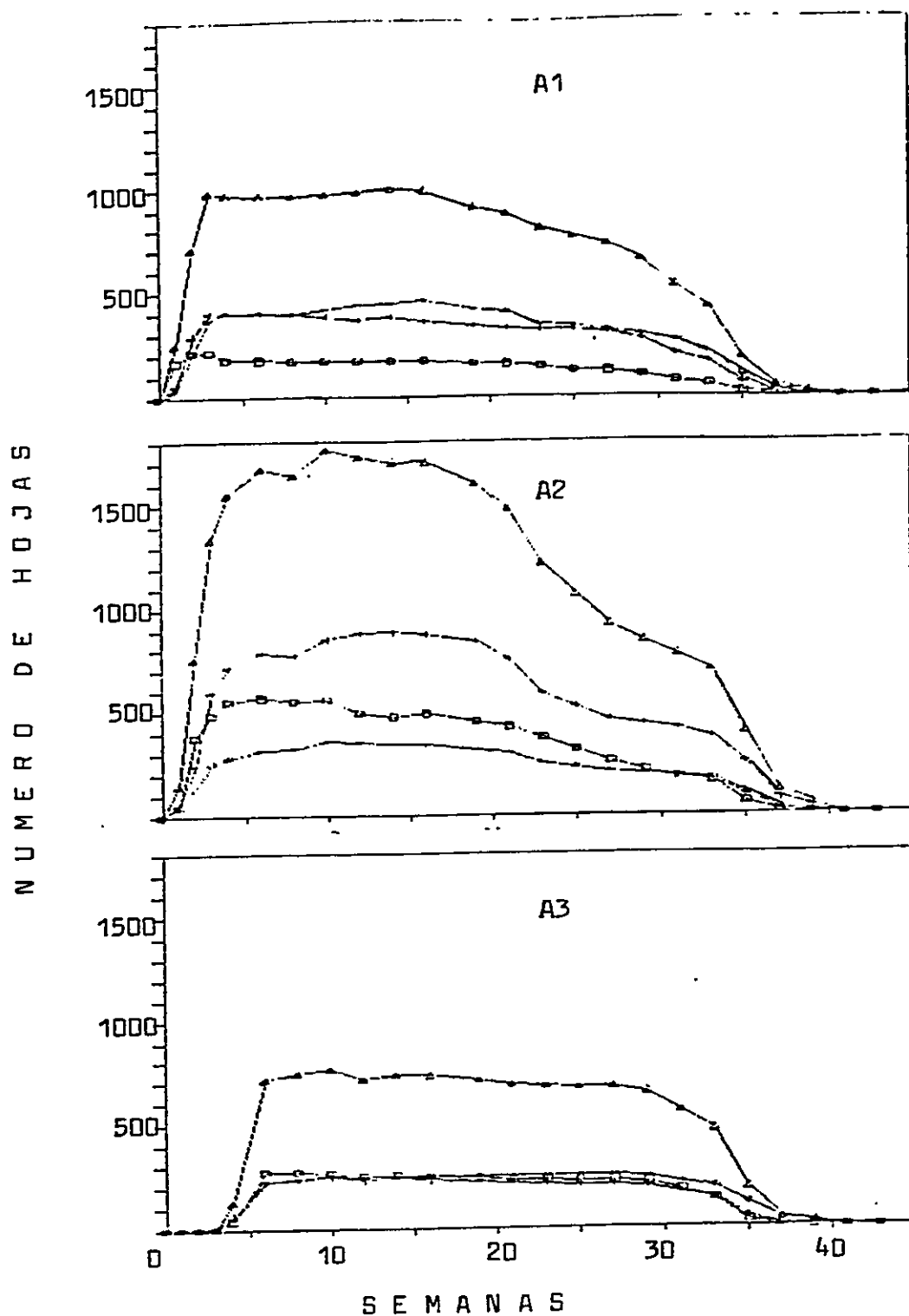


Figura 8 Cambios estacionales en el número total de hojas, según el sector del dosel en los árboles A1, A2 y A3 de *Nothofagus glauca*; durante la temporada 1984-1985. \triangle Población total; \square Sector superior; \diamond Sector inferior; $+$ Sector medio.

sector del dosel (Fig. 8), se observó que no existe una marcada superioridad de un sector del dosel sobre los otros dos, aunque el sector medio, por lo general, presentó una población mayor de hojas. Los patrones de distribución del follaje durante la temporada fueron similares a nivel de los tres sectores del dosel (test de Smirnov para k muestras $p > 0.05$; $T_3 = 0.17$; 0.30 y 0.13 para los árboles A1, A2 y A3 respectivamente) y de la población total de hojas, (test de Smirnov para k muestras $p > 0.05$; $T_3 = 0.30$).

Si se considera, el orden de ramificación y los sectores del dosel (Fig. 9a, b y c), la mayor población de hojas se presentó en los ejes de orden 1 y 2, mientras que la menor en los ejes de orden 0 y 3, esta última siempre alcanza valores casi despreciables con respecto a las otras tres. Se presentó una tendencia similar al considerar la población total de hojas según el orden de ramificación (Fig. 10).

Los valores estandarizados (Fig. 11), mostraron que en los tres árboles la NH_{max} tem. se alcanzó a la décima semana y fue el sector superior quien primero llegó a dicha población, incluso antes que el máximo del árbol en conjunto. El sector inferior fue último en alcanzar la población máxima. El tiempo en el cual los sectores inferior y medio alcanzan los valores máximos es muy parecido. Este patrón revela que la dinámica es similar en los sectores del dosel y entre los árboles a pesar que los tamaños absolutos son numéricamente

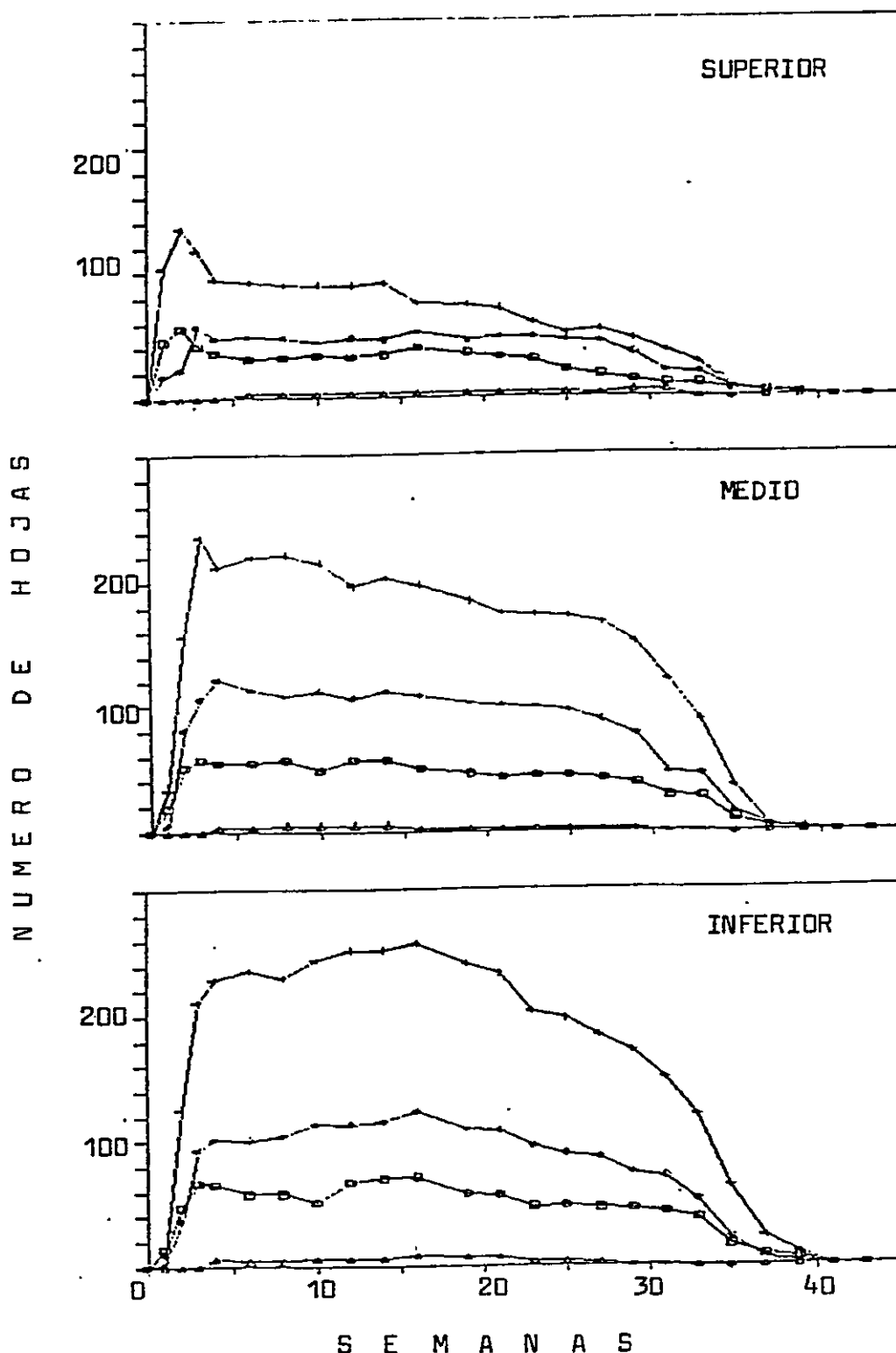


Figura 9a Cambios estacionales en el número de hojas según el sector y el orden de ramificación en el árbol A1 de *Nothofagus glauca*; durante la temporada 1984-1985.

□ Orden 0; + Orden 1; ◇ Orden 2;
 △ Orden 3.

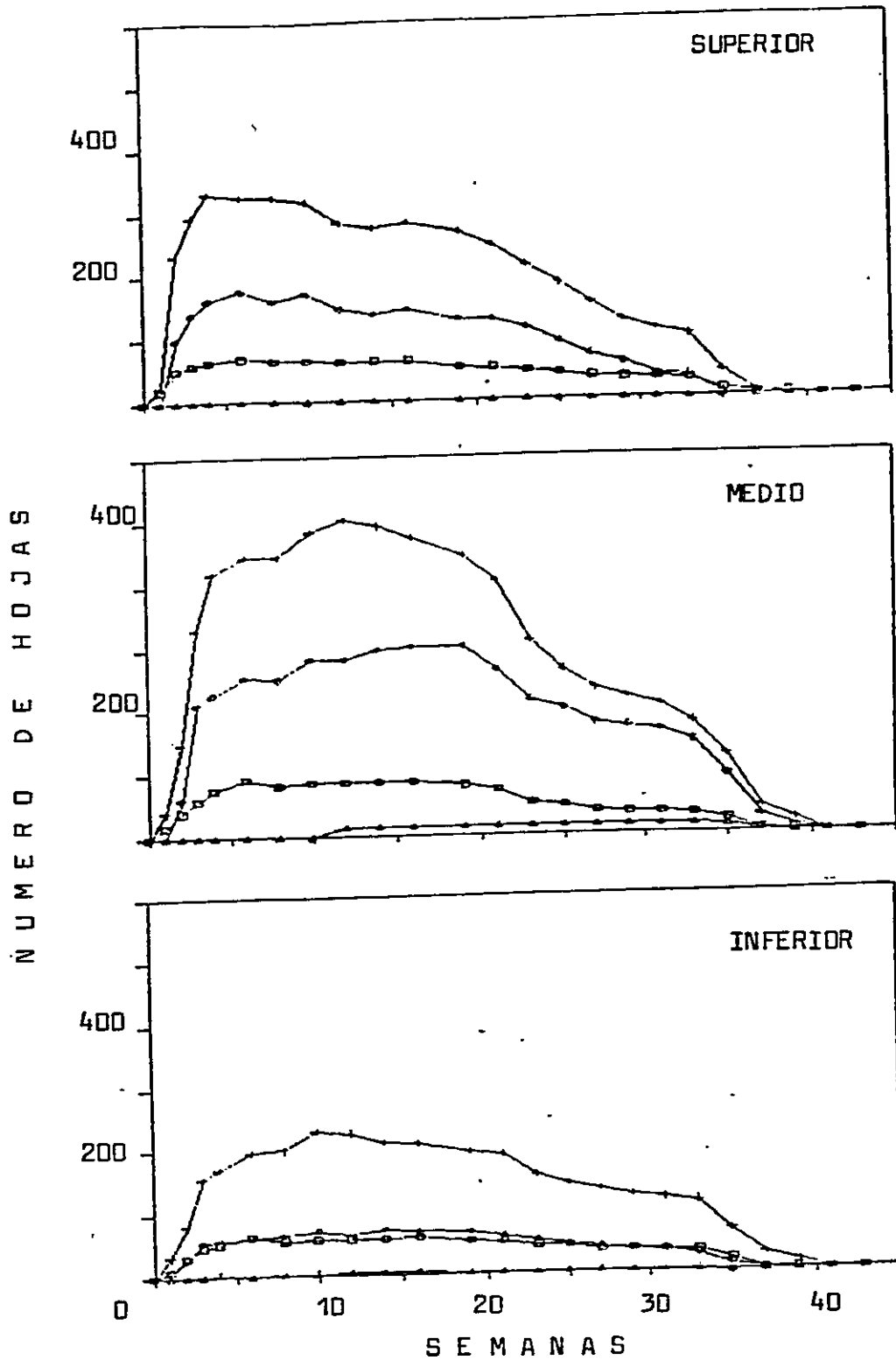


Figura 9b Cambios estacionales en el número de hojas según el sector y el orden de ramificación en el árbol A2 de *Nothofagus glauca*; durante la temporada 1984-1985.
 □ Orden 0;
 + Orden 1;
 ◇ Orden 2;
 △ Orden 3.

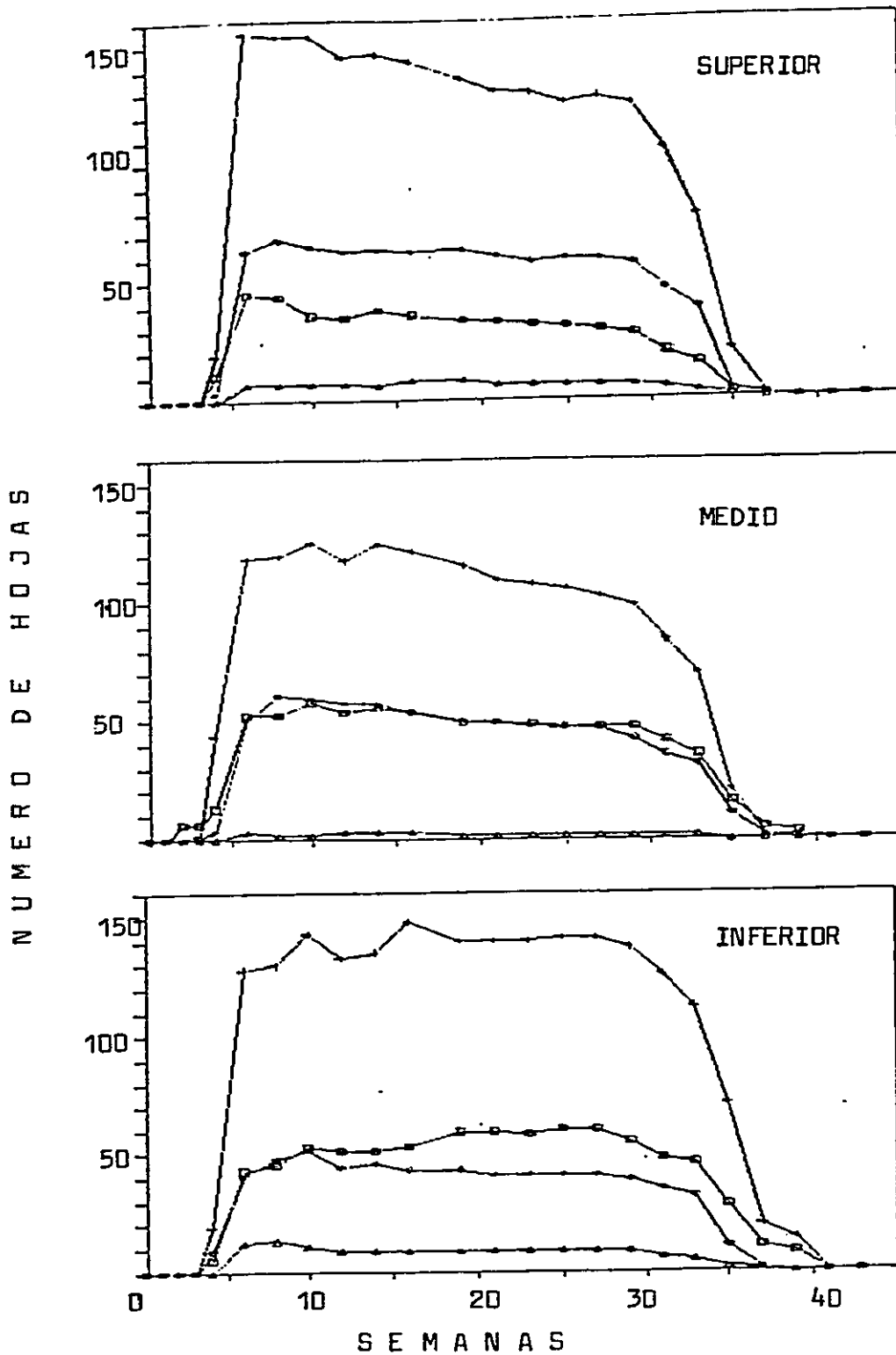


Figura 9c Cambios estacionales en el número de hojas, según el sector y el orden de ramificación en el árbol A3 de *Nothofagus glauca*; durante la temporada 1984-1985. □ Orden 0; + Orden 1; ◇ Orden 2; △ Orden 3.

diferentes; es decir, en general, el funcionamiento es sincrónico.

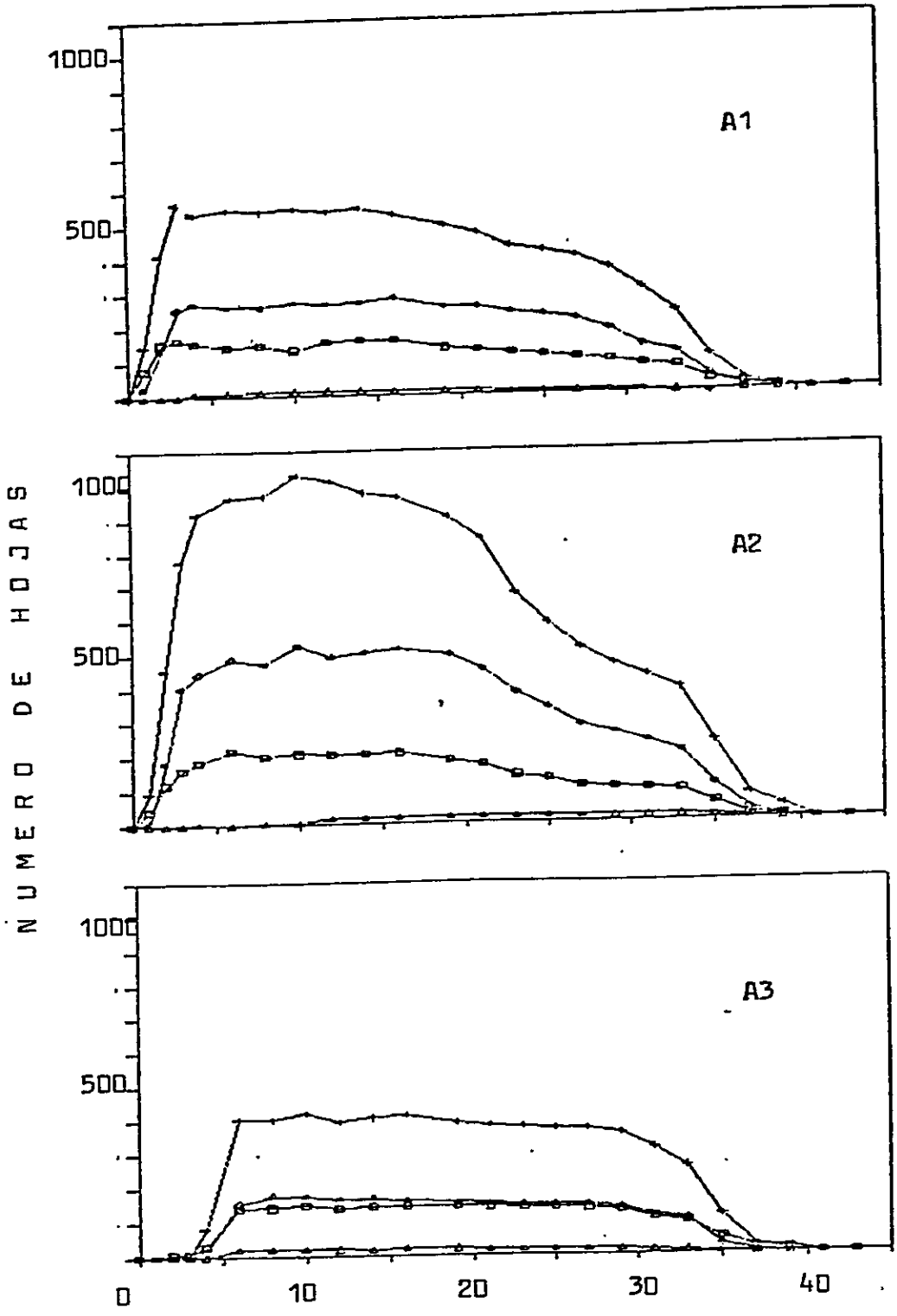
Desde el punto de vista funcional, la forma de la primera parte de la curva (Fig. 11), cuando el número de hojas está creciendo rápidamente, es una respuesta esperada para las plantas de hojas deciduas. Sin embargo, un hecho importante es que la población total de hojas fluctúa en número durante el período vegetativo, disminuyendo más rápidamente después de la semana 25 (mediado de verano) (Fig. 11). Existe un recambio del follaje que se expresa por una caída de hojas desde las primeras semanas y brote de hojas hasta casi el término del período vegetativo.

De acuerdo con estos resultados, la distribución del follaje durante la temporada, presentó patrones similares entre los sectores del dosel y entre los árboles de Nothofagus glauca, lo que permite aceptar la hipótesis de similitud de los procesos poblacionales.

3.5.2. Natalidad y mortalidad del follaje

3.5.2.1. Según Sectores del dosel

La distribución de la natalidad acumulada de hojas, para los tres sectores del dosel de los tres árboles, en los órdenes de ramificación 0, 1 y 2, fue similar, a excepción del orden 3 que presentó una distribución irregular, debido al



SEMANAS

Figura 10 Cambios estacionales en el número de hojas, según el orden de ramificación en los árboles A1, A2 y A3 de *Nothofagus glauca*; durante la temporada 1984-1985. □ Orden 0; + Orden 1; ◇ Orden 2; △ Orden 3.

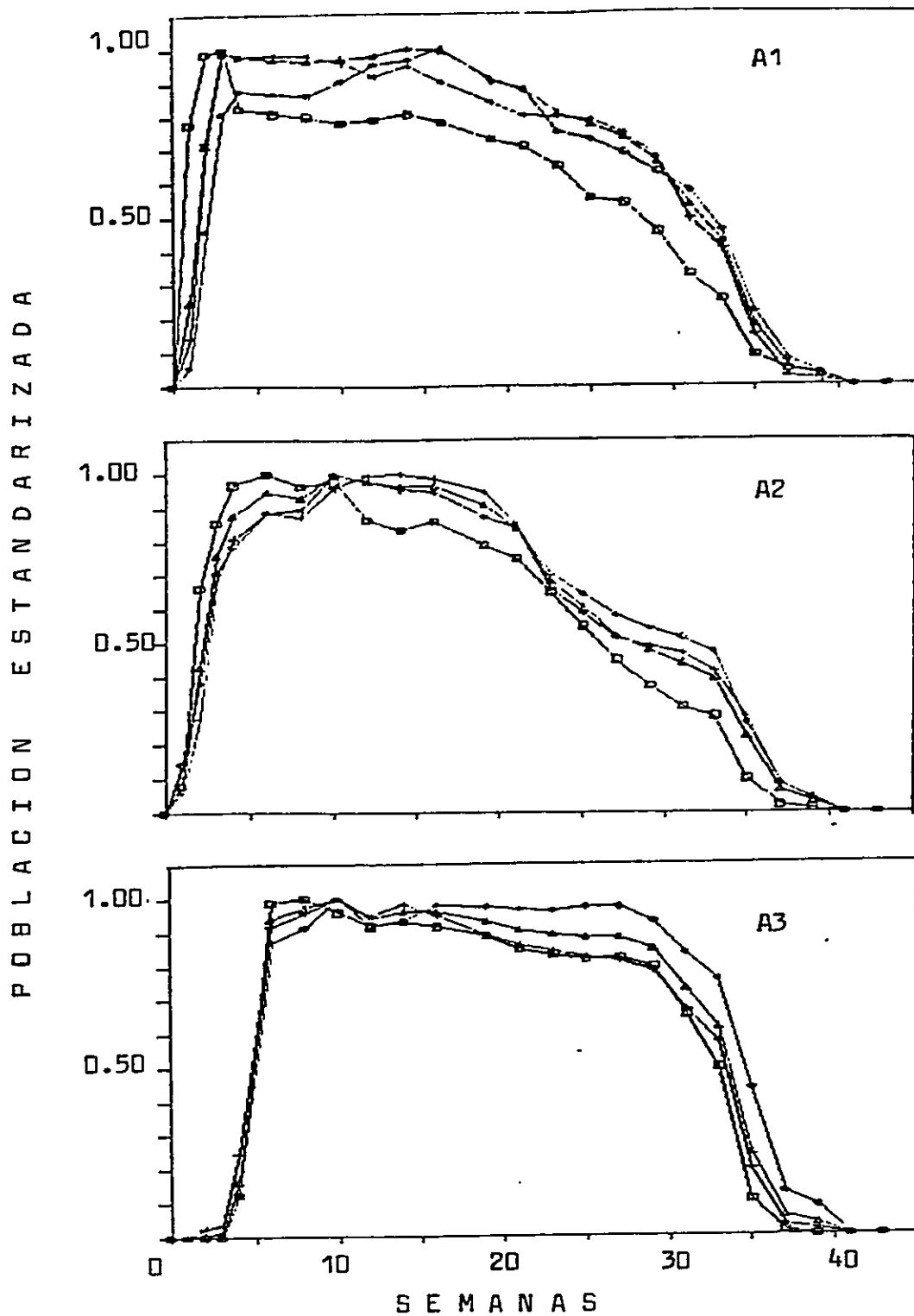


Figura 11 Cambios estacionales en el número total estandarizado de hojas según el sector del dosel en los árboles A1, A2 y A3 de Nothofagus glauca; durante la temporada 1984-1985.

▲ Población total; □ Sector superior;
 ◇ Sector medio; + Sector inferior.

escaso número de hojas que desarrolló (Test de Smirnov para k muestras $p > 0.05$; $T = 30.31$) (Fig. 12a, b y c).

La mitad de los nacimientos de hojas, se alcanzó entre la segunda y la sexta semana de iniciado el período vegetativo, tanto en las jerarquías de ramificación, sectores y árboles (Fig. 12a, b y c). Esto representa un séptimo del período vegetativo de la planta en esa temporada.

La distribución acumulada de la mortalidad de hojas, por sector y orden de ramificación, no mostró diferencias significativas excepto para el orden 3, el cual fue muy variable, debido a los bajos valores poblacionales de hojas que tuvo (Test de Smirnov para k muestras $p > 0.05$; $T_3 = 0.33$) (Fig. 13a, b y c).

3.5.2.2. Según Árboles

Las ganancias (nacimientos) y las pérdidas (muertes) acumuladas de hojas en los tres árboles presentaron un patrón de distribución similar (Test de Smirnov k muestras, $p > 0.05$; $T_3(\text{nac.}) = 0.22$ y $T_3(\text{mue.}) = 0.33$), sólo varía el número neto de hojas en cada árbol, donde A2 presenta el mayor número de hojas, mientras que A3 el menor (Fig. 14).

En los árboles A1, y A2 a la tercera semana ya se alcanzó más del 50% de los nacimientos y sólo a la 21 semana se perdió el 50% de la población de hojas, el árbol A3

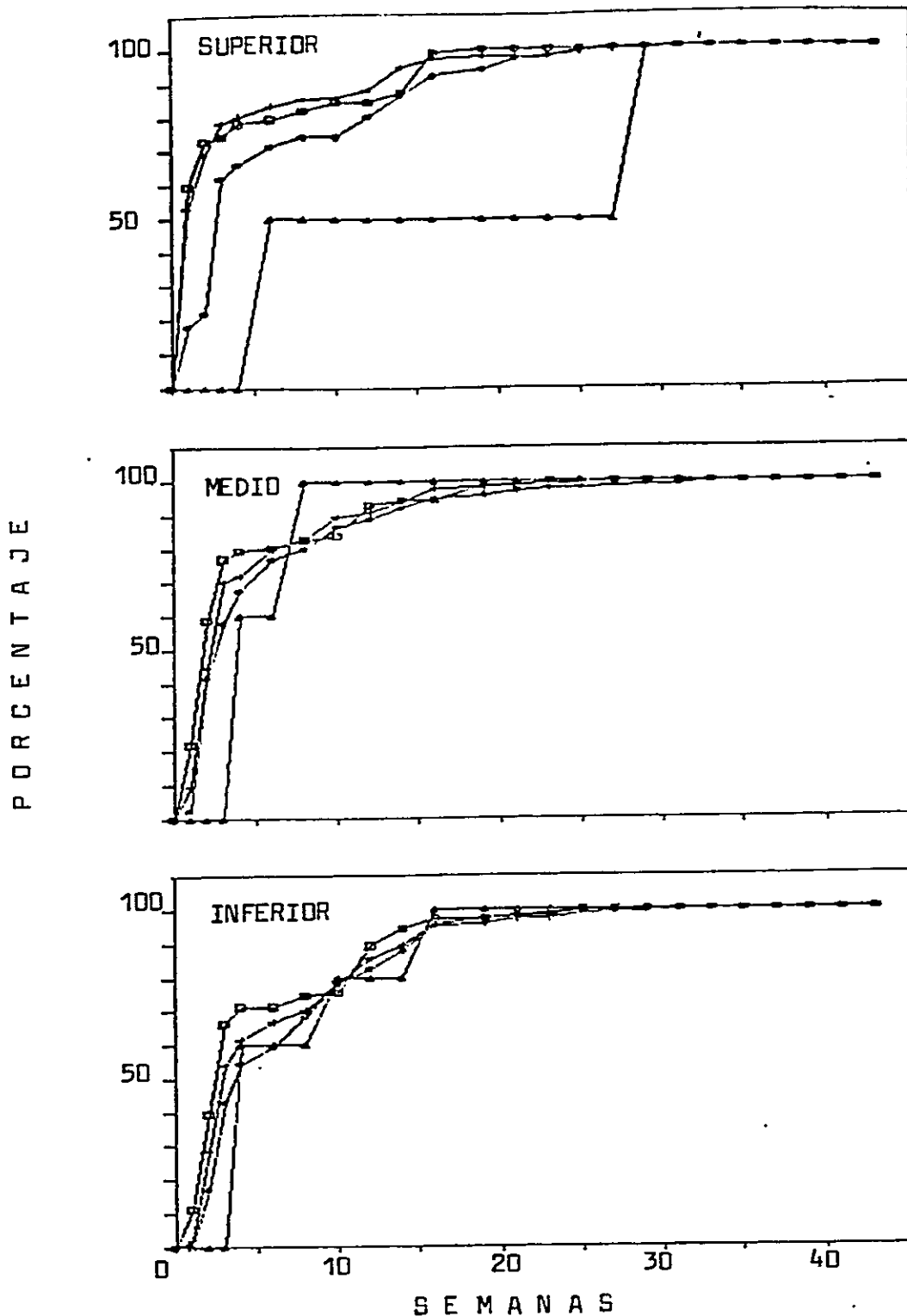


Figura 12a Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de nacimientos de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A1 de *Nothofagus glauca*, durante la temporada 1984-1985.

□ Orden 0; + Orden 1; ◇ Orden 2;
 △ Orden 3.

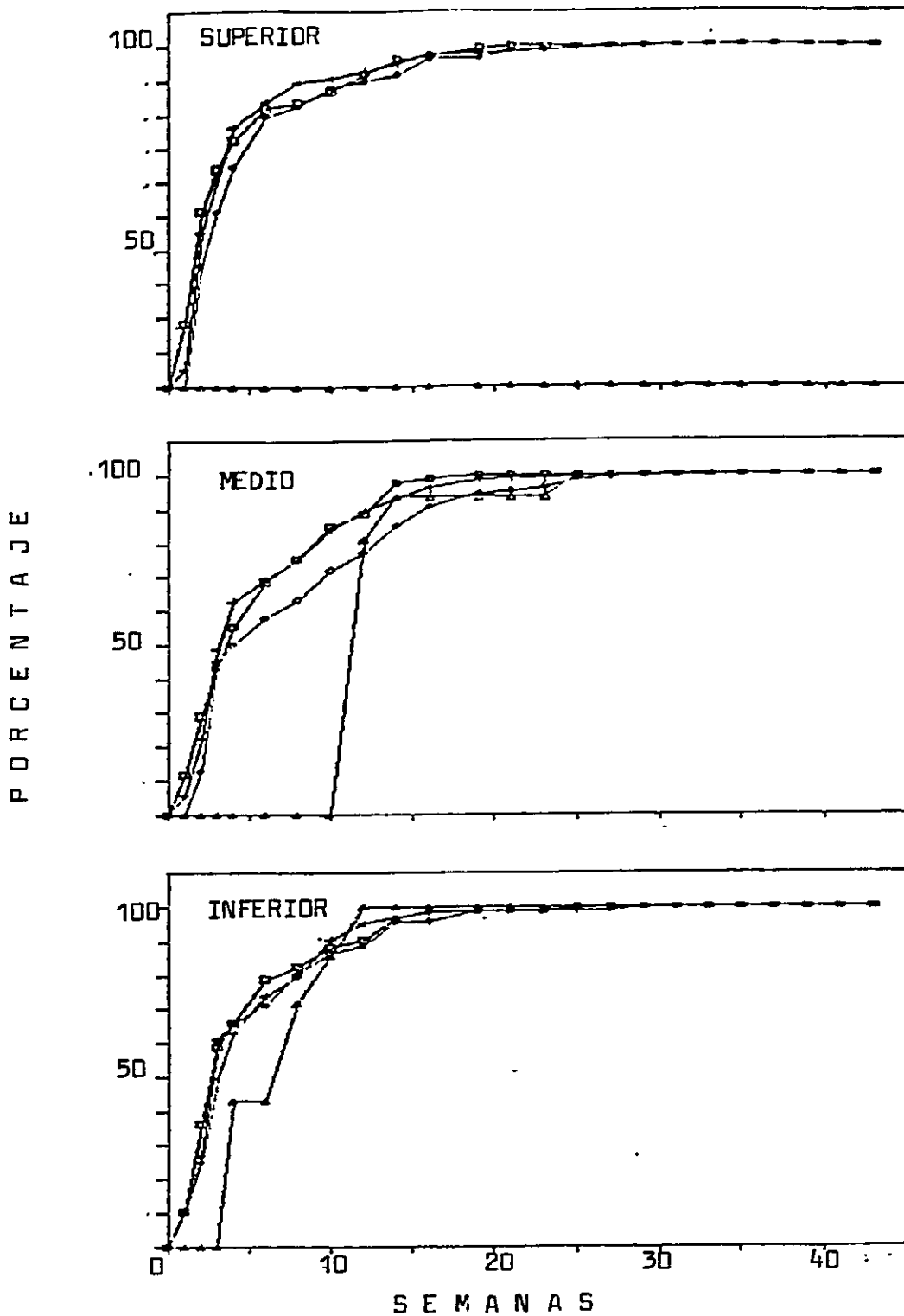


Figura 12b Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de nacimientos de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A2 de *Nothofagus glauca*, durante la temporada 1984-1985. \square Orden 0; $+$ Orden 1; \diamond Orden 2; \triangle Orden 3.

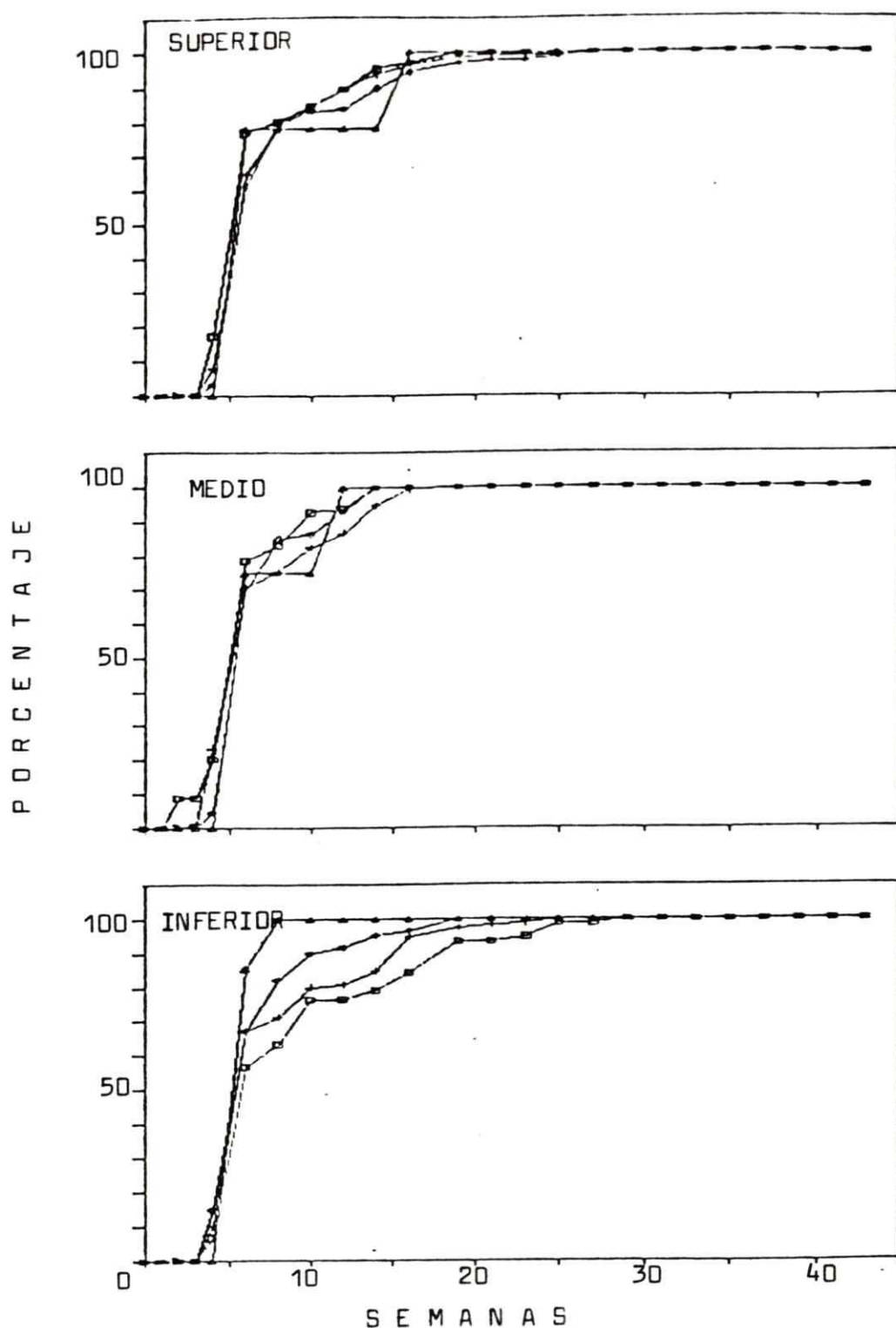


Figura 12c Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de nacimientos de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A3 de *Nothofagus glauca*, durante la temporada 1984-1985. □ Orden 0; + Orden 1; ◇ Orden 2; + Orden 3.

presentó una situación un tanto diferente; su periodo de actividad se inició más tarde que A1 y A2 y es por ello que a la sexta semana superó el 50% de los nacimientos (Tabla 7a, b y c). La natalidad de hojas, para A1, A2 y A3, fue alta al inicio de la estación, para luego reducirse notoriamente, desde la décimosexta semana en adelante, presentando escasa variación (Fig. 14). La caída de hojas también es más tardía y a la semana 31 se perdió más del 50% de la población de hojas (Fig. 14).

La tasa de natalidad y tasa de mortalidad del follaje presentan un patrón similar en los tres árboles, típica de especies deciduas.

Estos resultados muestran que los procesos de natalidad y mortalidad del follaje en los sectores del dosel y entre los árboles de N. glauca, es similar existiendo sólo variaciones en el número de hojas, lo que permite aceptar la hipótesis de similitud de los procesos poblacionales.

3.6. Distribución del follaje en Nothofagus glauca

3.6.1. Distribución del follaje en ejes antiguos (G0) y en ejes producidos durante la temporada de crecimiento (G1)

3.6.1.1. Según Sectores del dosel

En los tres sectores, tanto en el árbol A1 como en el

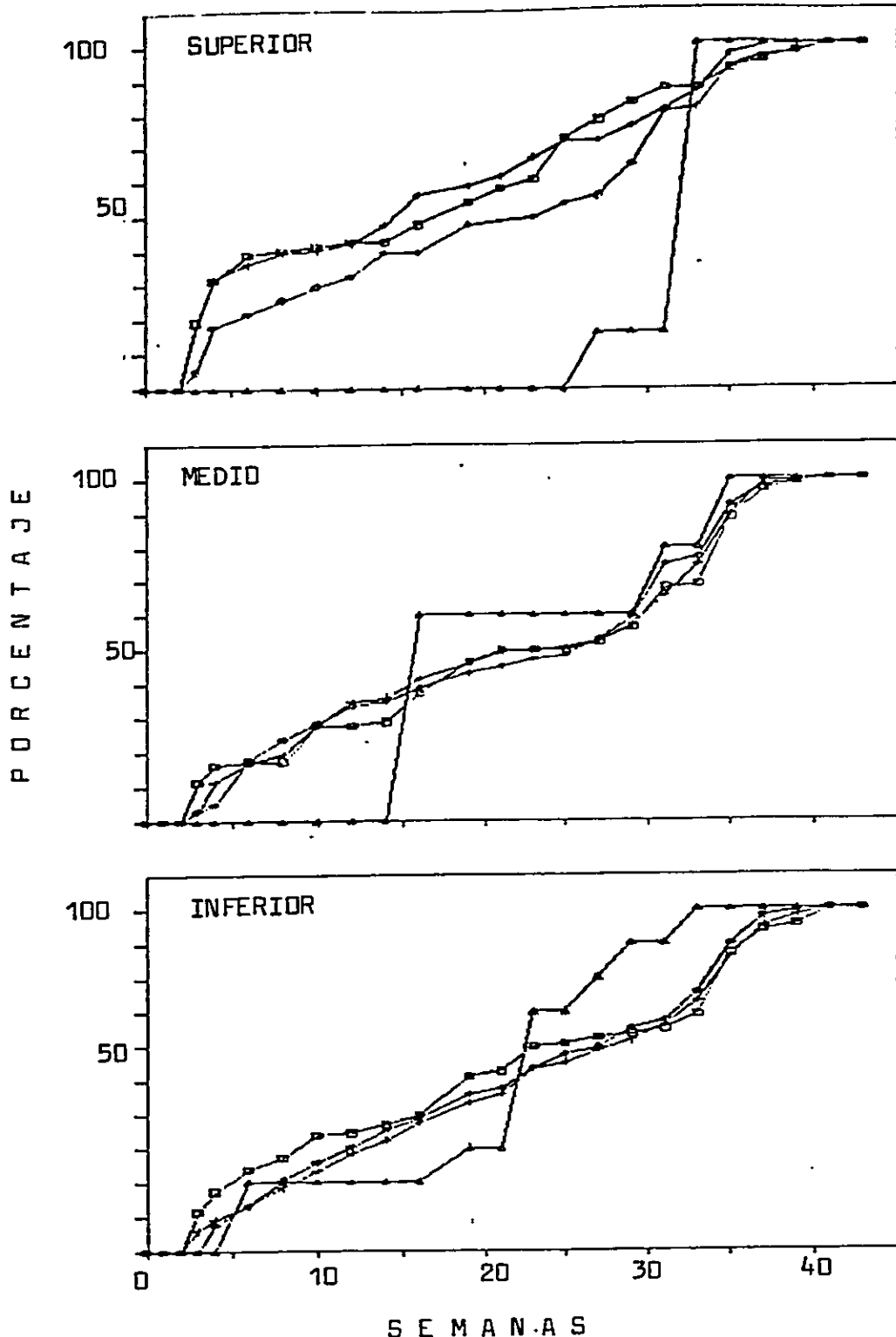


Figura 13a Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de muertes de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A1 de *Nothofagus glauca*, durante la temporada 1984-1985. □ Orden 0; + Orden 1; ◇ Orden 2; △ Orden 3.

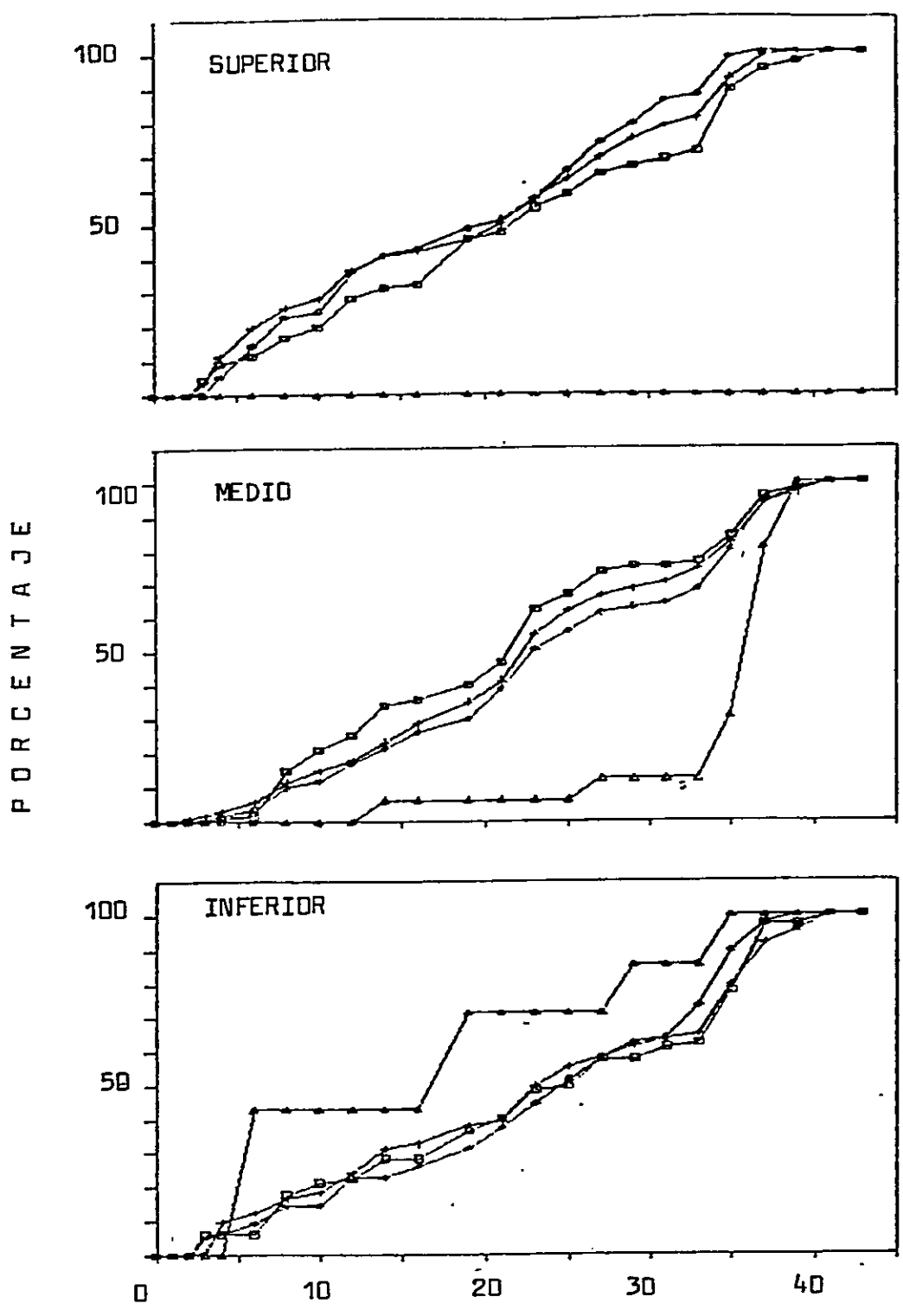


Figura 13b Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de muertes de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A2 de *Nothofagus glauca* durante la temporada 1984-1985. □ Orden 0; + Orden 1; ◇ Orden 2; △ Orden 3.

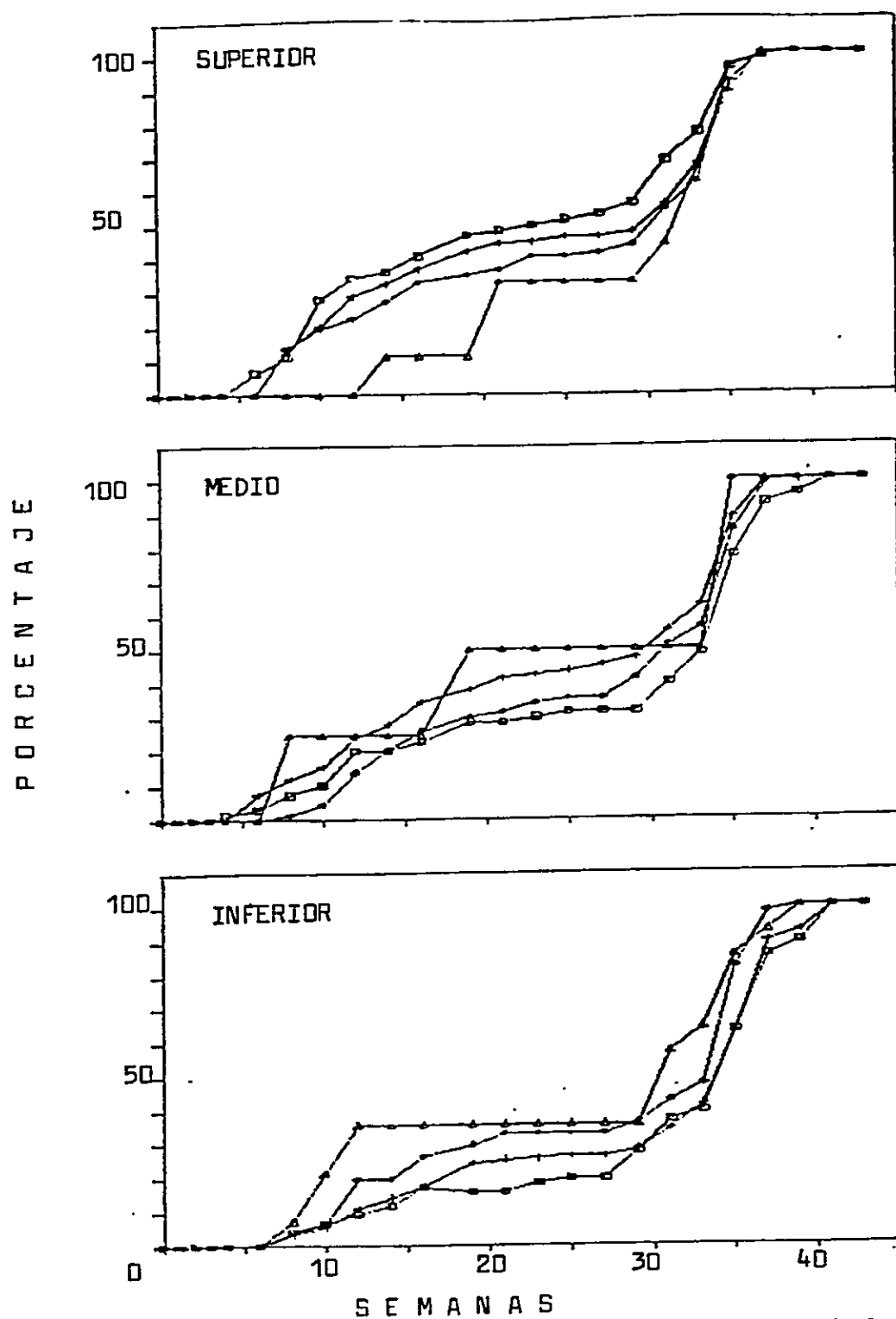


Figura 13c Cambios estacionales en el porcentaje acumulado de muertes de hojas según el orden de ramificación y el sector del dosel en el árbol A3 de Nothofagus glauca durante la temporada 1984-1985.

□ Orden 0; + Orden 1; ◇ Orden 2;
 △ Orden 3.

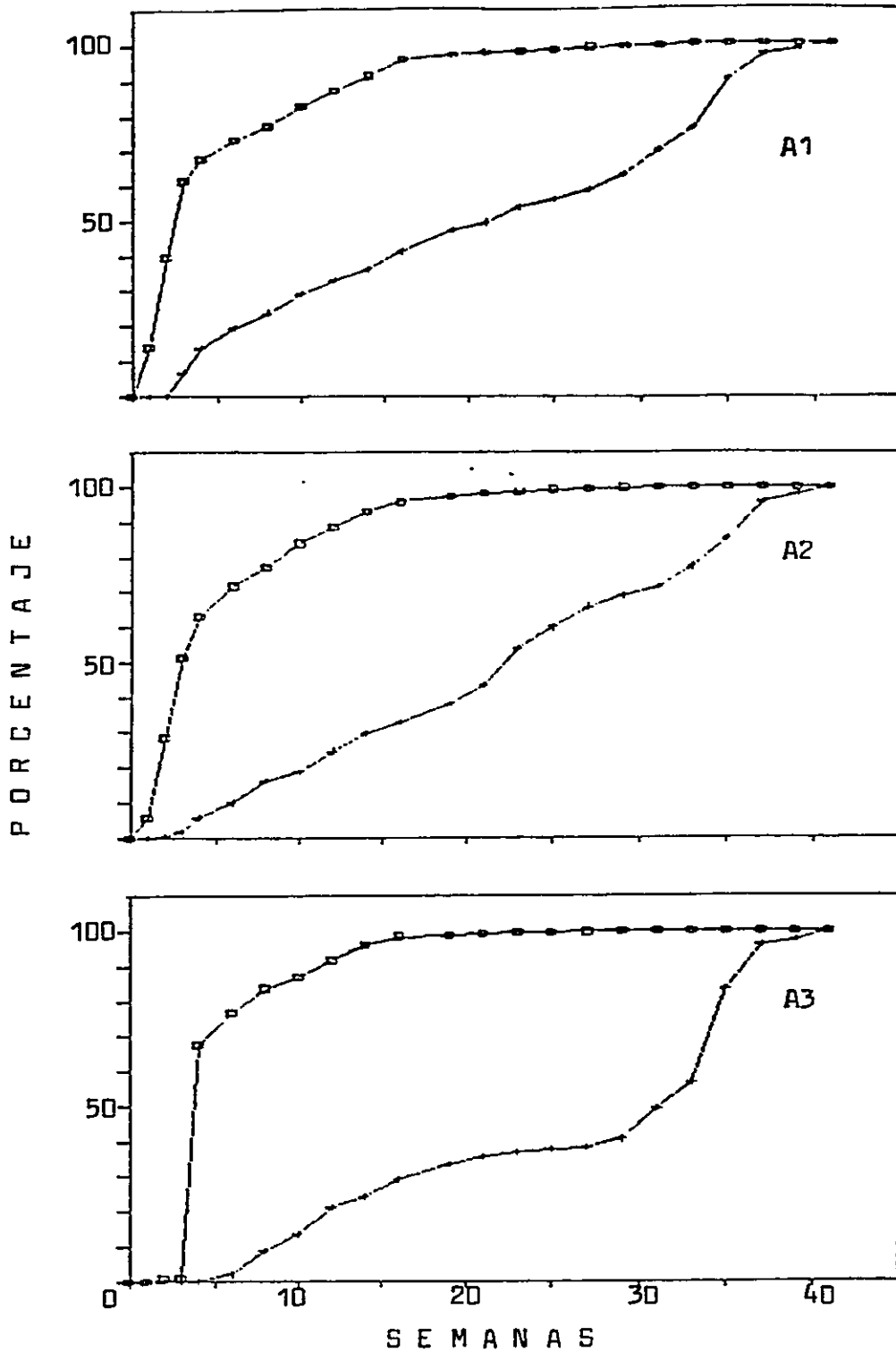


Figura 14 Cambios estacionales en el poccentaje acumulado de nacimientos y muertes en los árboles A1, A2 y A3 de *Nothofagus glauca*, durante la temp_o rada 1984-1985.

□ Nacimientos; + Muertes

árbol A2, se encontró que al inicio de la temporada existía un predominio de la población foliar derivada de ejes G0, para posteriormente predominar las originadas a partir de ejes G1, hasta el final de la temporada. En el árbol A3 tal situación sólo se apreció claramente en el sector inferior, mientras que en los sectores superior y medio el predominio fue poco notable (Fig. 15a, b y c).

Si se considera la población de hojas según el orden de ramificación, sólo se deben tomar en cuenta los órdenes 1 y 2, ya que no ocurren nacimientos de ejes de orden 0, y a su vez las ejes de orden 3 no tienen sobrevivencia de una temporada a otra. Luego en los tres árboles en ambos tipos de ramificación, la población de hojas fue mayor en ejes G1 que la de ejes G0, con un predominio de la población foliar de orden 1 (Test de Smirnov para dos muestras independientes no significativo a $p < 0.05$) (Fig. 16).

3.6.1.2. Según Árboles

Al considerar la población total de hojas según el tipo de ejes G0 y G1 (Fig. 17), se observó que en los tres árboles al inicio predominó la población en ejes G0, pero de entre la cuarta hasta sexta semana comenzó a dominar la población de los ejes G1, situación que se mantuvo hasta el final de la temporada. Durante una estación, la población de hojas de un árbol está constituida principalmente por una mayor proporción

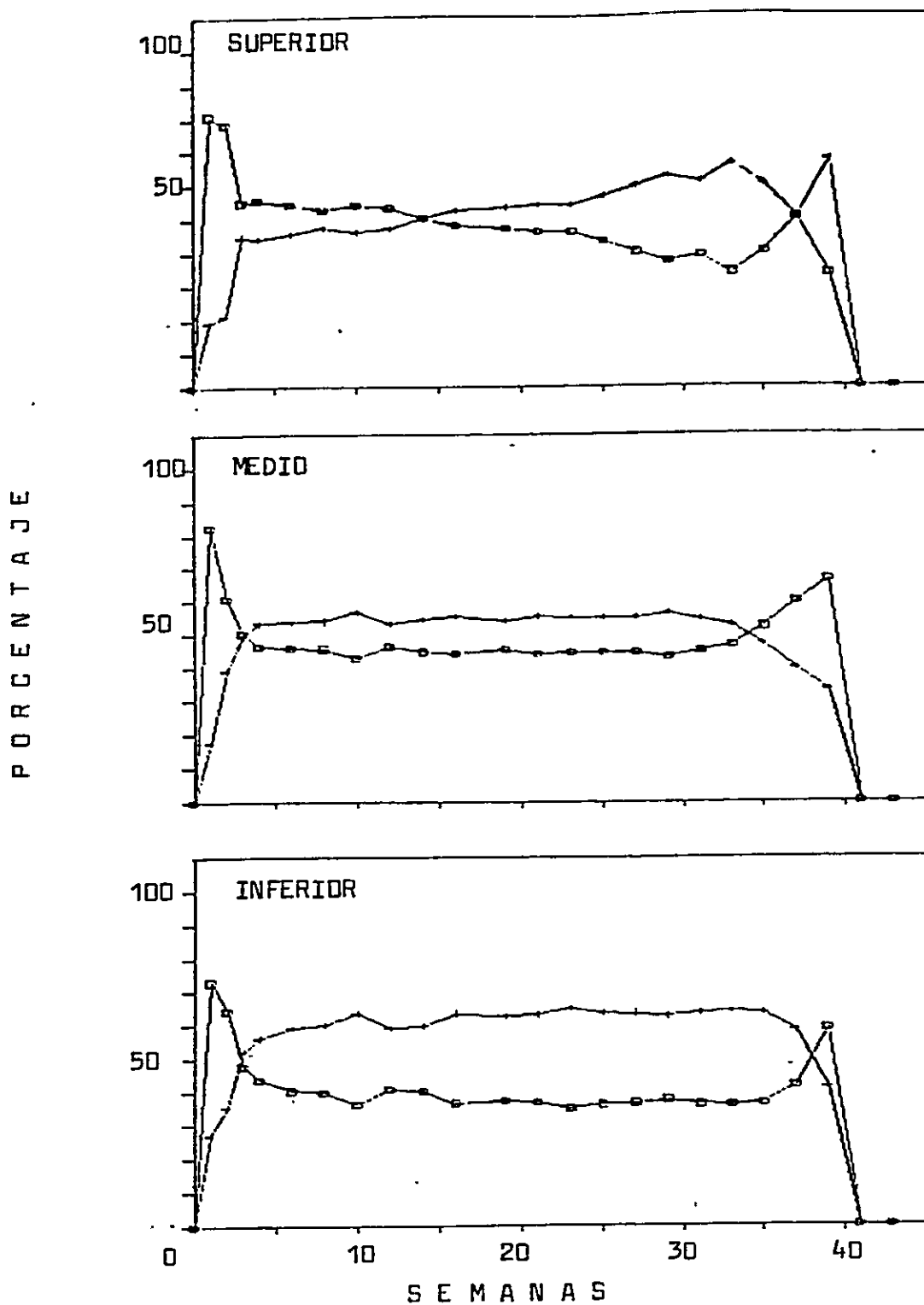
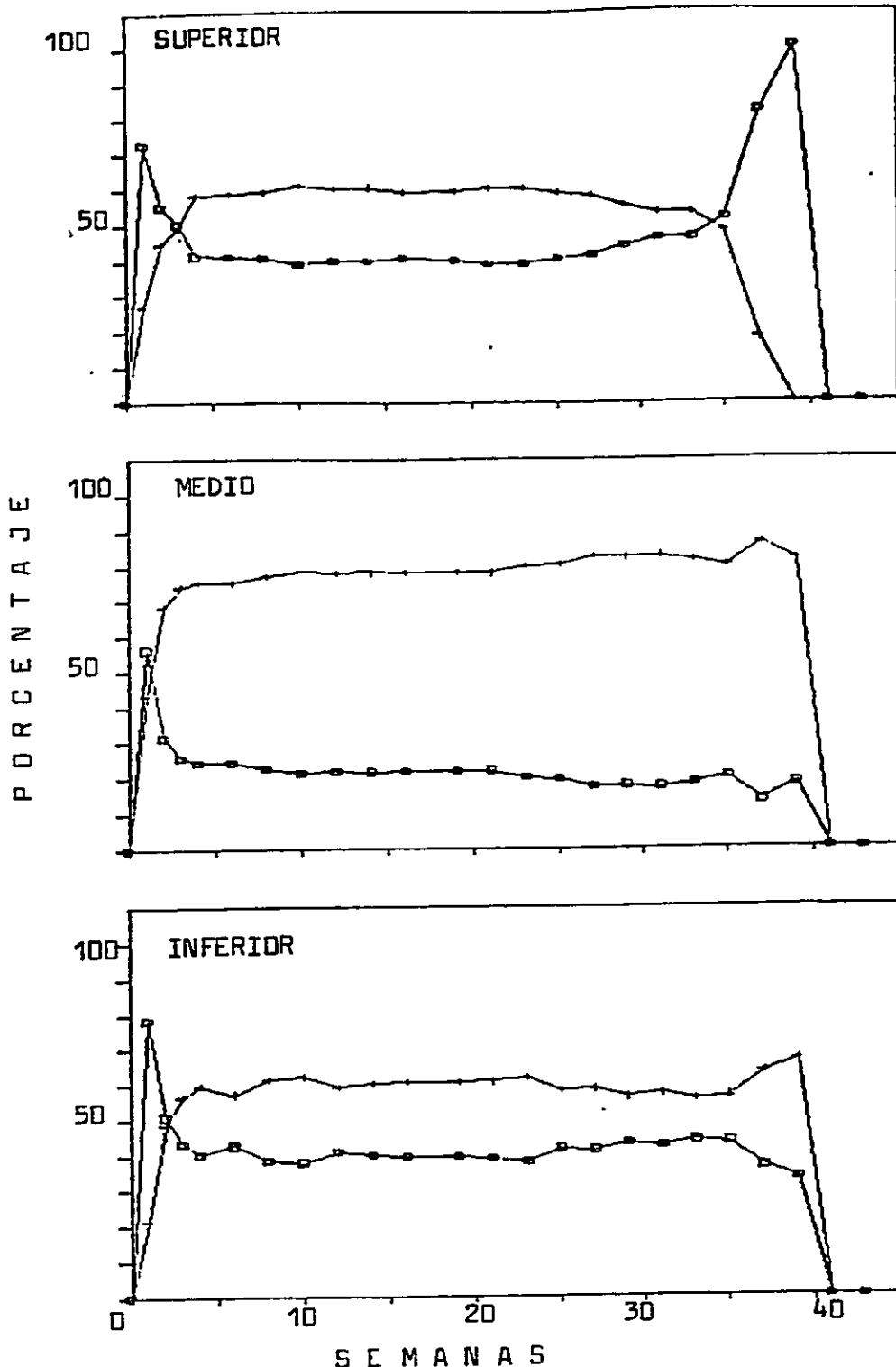


Figura 15a Cambios estacionales en el porcentaje de hojas producidas en ejes G0 y G1 según el sector del dosel en el árbol A1 de *Nothofagus glauca*; durante la temporada 1984-1985.
 □ Ejes G0; + Ejes G1



SEMANAS

Figura 15b Cambios estacionales en el porcentaje de hojas en ejes G0 y G1 según el sector del dosel en el árbol A2 de Nothofagus glauca; durante la temporada 1984-1985.

□ Ejes G0; + Ejes G1.

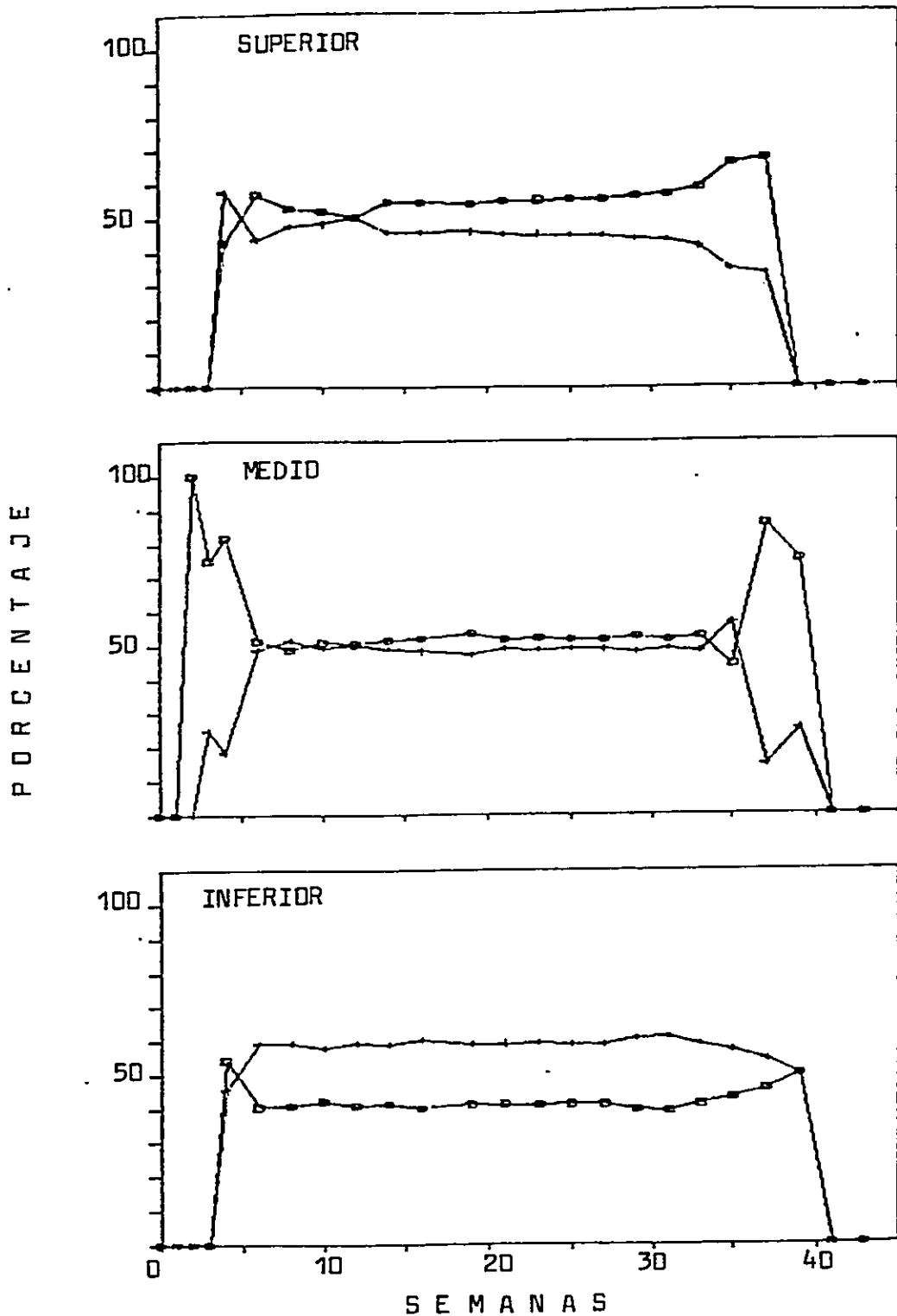


Figura 15c Cambios estacionales en el porcentaje de hojas producidas en ejes G0 y G1 según el sector del dosel en el árbol A3 de *Nothofagus glauca*; durante la temporada 1984-1985.
 □ Ejes G0; + Ejes G1.

(número) de hojas nacidas a partir de ejes G1, producidas durante la misma estación (Test de Smirnov para dos muestras independientes no significativo $p < 0.05$). El árbol A3 presentó valores muy parecidos en la proporción de G0 y G1, mientras que en A1 y A2 la población de hojas G1 fue mayor que la de G0 (Fig. 17).

De acuerdo con los resultados, los árboles jóvenes de Nothofagus glauca, en el inicio de la temporada se desarrolla la mayor parte del follaje en los ejes del año anterior, para posteriormente desarrollar una proporción mayor en los ejes de la temporada. En consecuencia, se acepta la hipótesis que propone una mayor asignación del follaje a los ejes nuevos.

3.7. Patrón de emergencia del follaje en Nothofagus glauca

Durante las primeras semanas, en los tres árboles, se presentó un gran número de nacimientos de hojas, para disminuir abruptamente después de la sexta semana y en forma más gradual posteriormente. La natalidad de hojas termina aproximadamente entre la semana 33 y la 34 (Fig. 18). La mortalidad de hojas al inicio de temporada, fue relativamente baja, superando a la natalidad de hojas a partir de la semana 16 en adelante; alcanzando sus máximos valores desde la semana 27 a la 41 (Fig.18). Existe gran variación en los números de nacimientos y muertes durante la temporada entre los tres

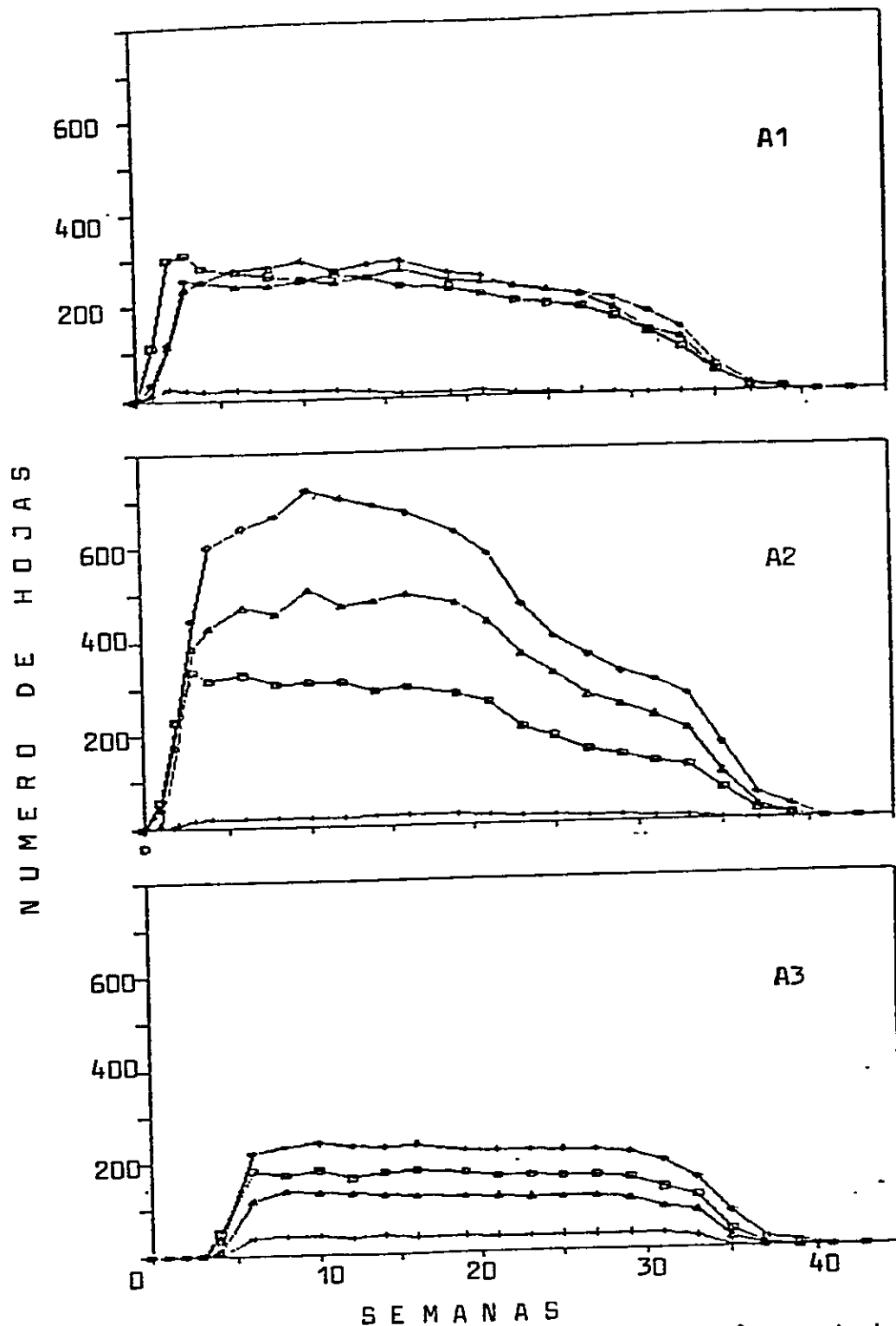


Figura 16 Cambios estacionales en el número de hojas producidas en ejes G0 y G1 según el orden de ramificación en los árboles A1, A2 y A3 de *Nothofagus glauca*; durante la temporada 1984-1985. □ Orden 1 G0; ◇ Orden 2 G1; + Orden 2 G0; △ Orden 2 G1.

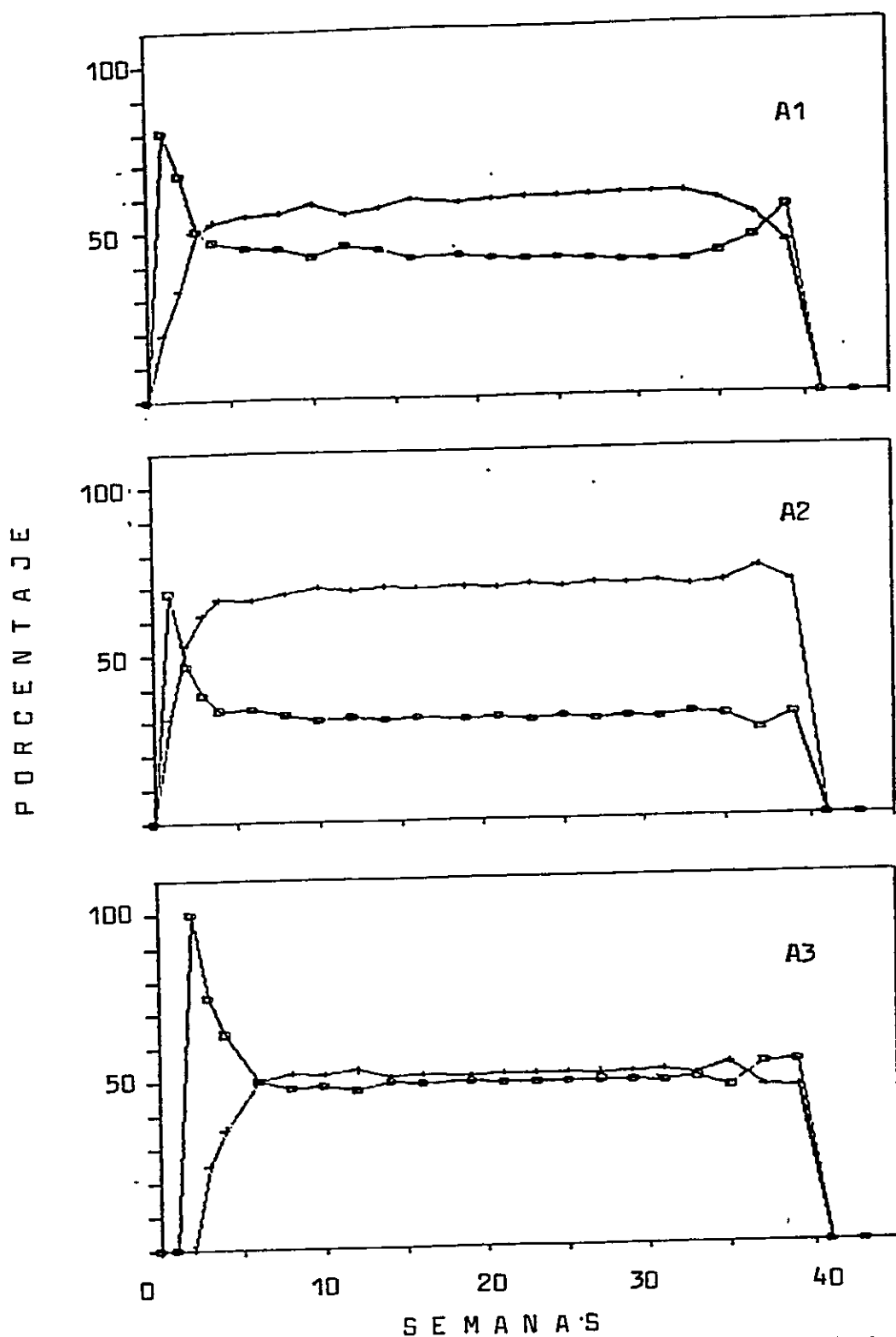


Figura 17 Cambios estacionales en el porcentaje de hojas producidas en ejes G0 y G1 en los árboles A1, A2 y A3 de *Nothofagus glauca*; durante la temporada 1984-1985.
 □ Ejes G0; † Ejes G1.

árboles, incluso el árbol A2 presentó dos máximos en su mortalidad (Fig. 18).

El período de emergencia foliar y el de caída de hojas fueron largos, de una duración aproximada de 30 semanas (Fig. 19). El tiempo de inicio de la emergencia foliar fue más tardío en A3, que en los otros dos árboles, es probable que se deba a que el árbol A3 se encuentra en condiciones de suprimido. Igualmente los patrones de emergencia son similares y las diferencias en el tiempo de inicio no son significativas (test de Smirnov para dos muestras independientes) (Fig. 19).

Al contrastar los modelos de emergencia foliar que se han formulado en las hipótesis (Fig. 1), con los patrones encontrados para los tres árboles de Nothofagus glauca (Fig. 20), corresponde al modelo denominado tipo intermedio (test de Smirnov para dos muestras independientes $p > 0.05$; $T_1 = 0.1$, 0.1 y 0.15 para los árboles A1, A2 y A3 respectivamente). En el cual una parte de la población de hojas emerge casi simultáneamente al inicio de la temporada, luego las restantes lo hacen sucesivamente. Las tasas de natalidad foliar son altas al inicio de la temporada, declinando a valores menores a medida que transcurre el período de emergencia.

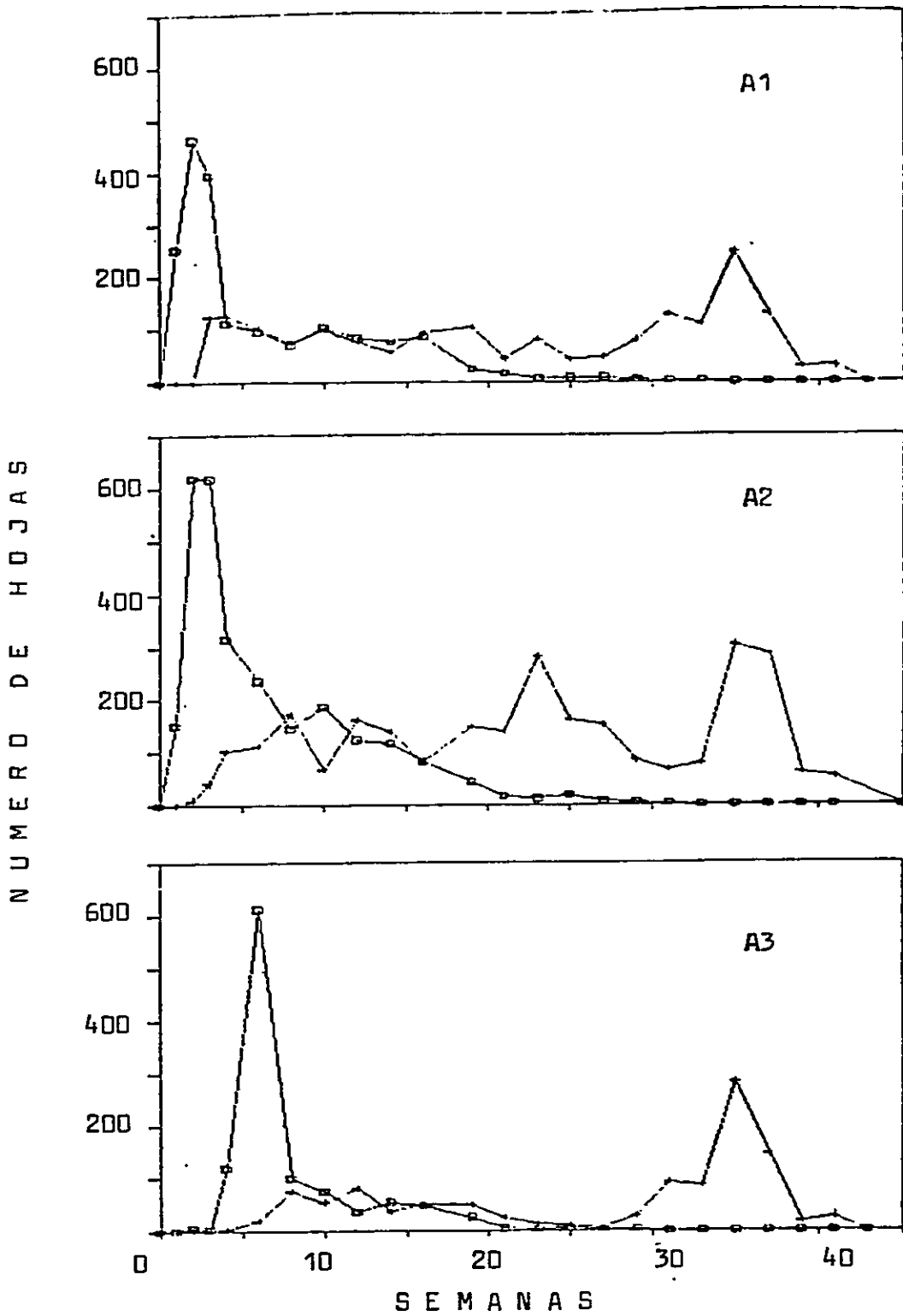


Figura 18 Cambios estacionales en el número de nacimientos y muertes de hojas en los árboles A1, A2 y A3 de *Nothofagus glauca*; durante la temporada 1984-1985.

□ Nacimientos. + Muertes.

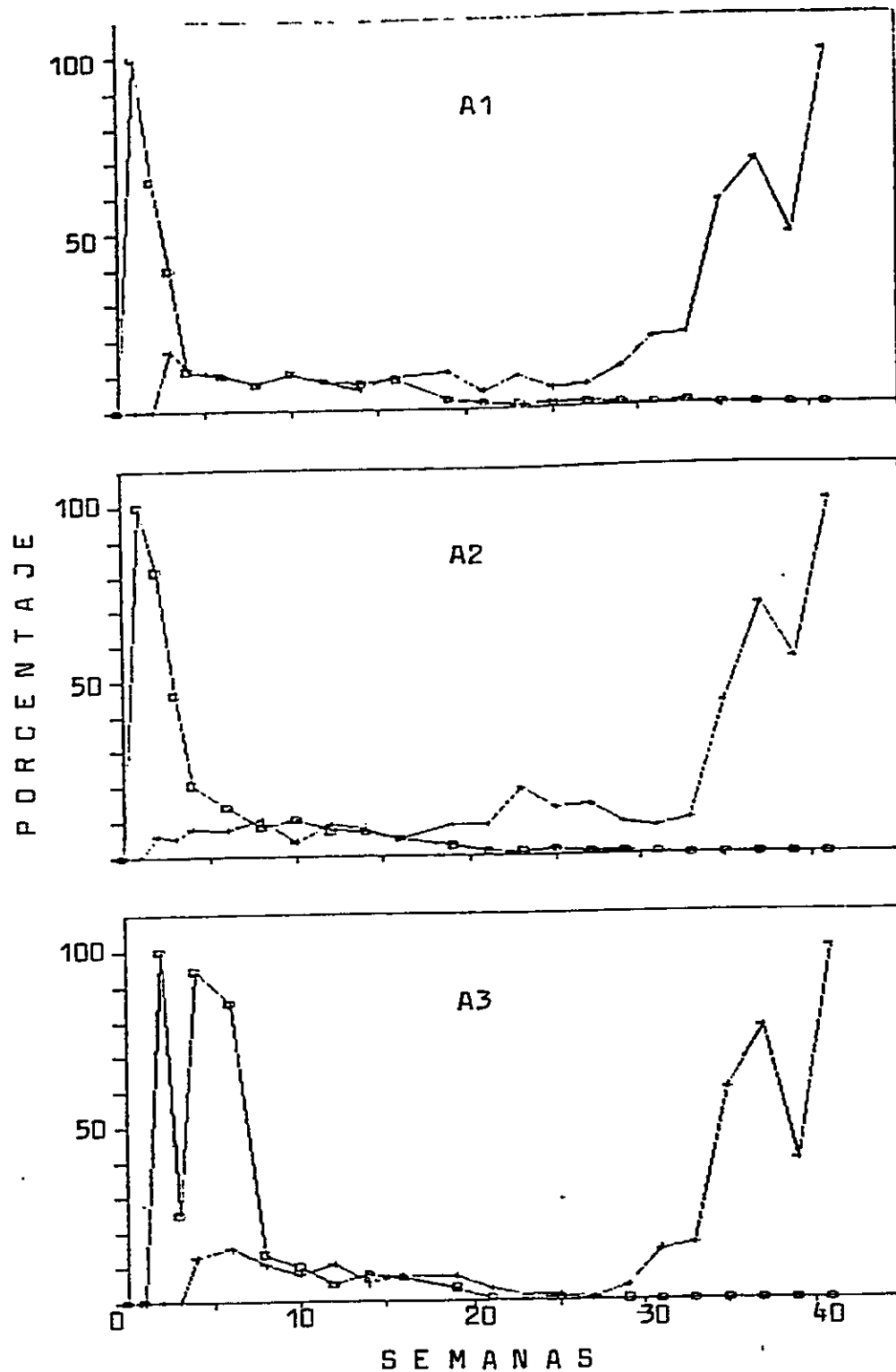
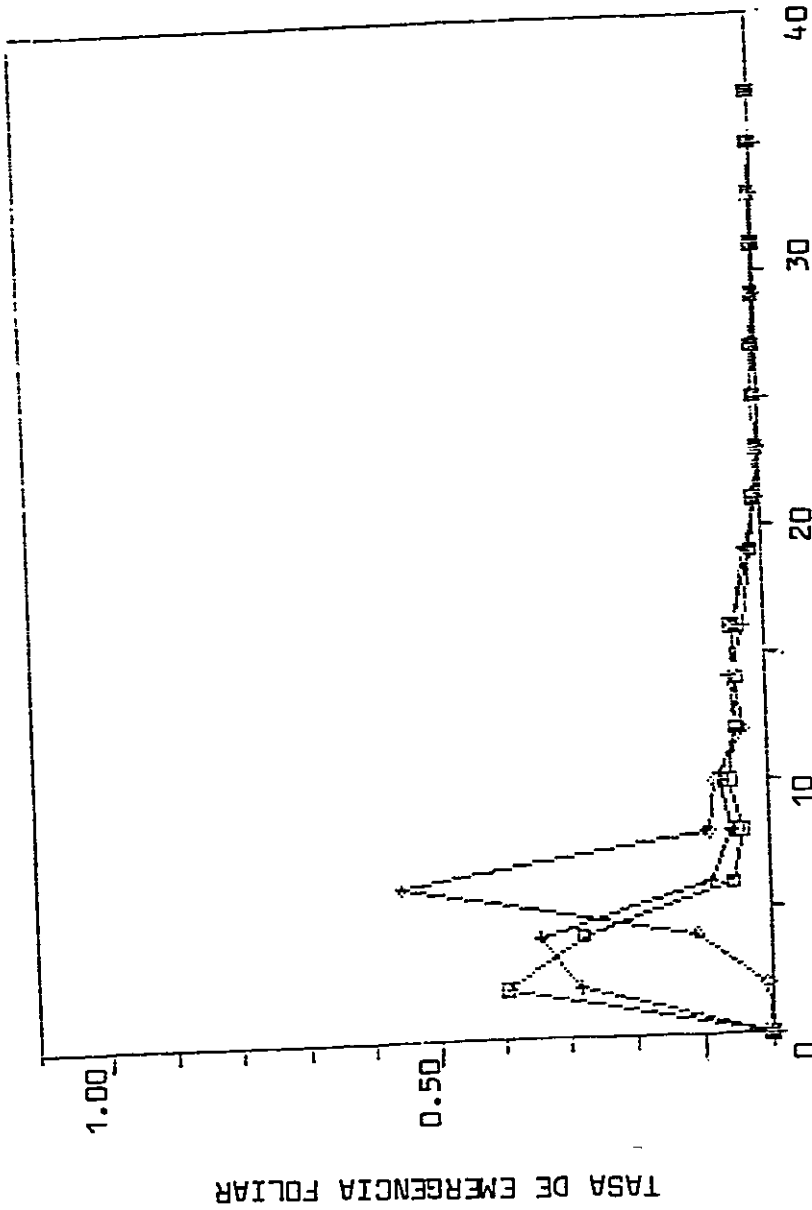


Figura 19 Cambios estacionales en el porcentaje de emergencia foliar y de mortalidad en los árboles A1; A2 y A3 de *Nothofagus glauca*; durante la temporada 1984-1985.
 □ Tasa de emergencia foliar;
 + Tasa de mortalidad.



SEMANAS

Figuera 20 Cambios estacionales en la tasa de emergencia foliar, en los árboles A1, A2 y A3 de *Nothofagus glauca*, durante la temporada 1984-1985. □ Arbol A1; + Arbol A2; ◇ Arbol A3.

4. DISCUSION.-

4.1. Patrón estructural de Nothofagus glauca.

Nothofagus glauca presenta un sólo tipo de ejes, ejes largos, con hojas dispuestas helicoidalmente. Este tipo de eje cumpliría con dos funciones: exploración y de explotación del medio. Mientras que Fagus sylvatica y Nothofagus pumilio presentan ejes largos y cortos que cumplen con las funciones de exploración y explotación del medio respectivamente. La longitud promedio para cada orden de ramificación de N. glauca, es mayor que la reportada por Thiebaut et al. (1981), para los ejes largos de F. sylvatica.

El sistema de ramificación de N. glauca está formado por tres órdenes de ramificación (0, 1 y 2). Durante la temporada, aparece un cuarto tipo de ramificación, orden 3, que no sobrevive a la temporada siguiente; es posible que la pérdida de este tipo de eje se deba a que son poco productivas o a restricciones de tipo morfológicas (cladoptosis).

Durante una temporada de crecimiento vegetativo, los ejes pueden elongarse y ramificarse, lo que produce un desplazamiento del sistema de ramificación hacia la periferia del árbol. La disposición horizontal de los ejes originan una

estructura en varios planos, al interior del dosel, existiendo una baja superposición entre los ejes superiores y los inferiores, lo que produce un escaso sombreamiento entre las hojas. A nivel del árbol completo, también el sistema de ramificación produce un bajo sombreamiento entre los sectores, ya que la mayor parte del follaje se encuentra en el extremo distal de los ejes, correspondientes a los dos últimos años. Horn (1971), ha propuesto dos hipótesis de estructura del dosel: "multicapas" con hojas esparcidas através del interior de la corona, y "monocapas" con todas sus hojas concentradas en una delgada capa en el borde de la corona. Sugiere que los arreglos de hojas en árboles sucesionales tempranos comparados con tardíos apoyan la predicción que un dosel tipo multicapas debería ser más frecuente en sitios abiertos, mientras que uno del tipo monocapas, en sitios sombreados. Nothofagus glauca, presenta una estructura de dosel del tipo multicapas, que de acuerdo con lo propuesto por Horn (1971, 1974) es más característica de los árboles sucesionales tempranos y en sitios abiertos.

Nothofagus glauca, no presenta ejes cortos, del tipo explotador, lo que estaría indicando una tendencia a ocupar espacios libres, más que a consolidar los ya ocupados; es característica por su regeneración natural, en claros que se producen en el bosque de manera espontánea; produce la mayor parte de sus hojas en los ejes desarrollados en el mismo

año, tiene una alta tasa de producción de ejes y una alta tasa de sobrevivencia de los ejes antiguos.

Las características fotosintéticas que diferencian a las hojas de especies o poblaciones que ocupan habitat asoleados (expuestos al sol) con aquellas restringidas a sitios sombríos, permite considerar dos tipos de hojas, de sol y de sombra (Mooney 1986, Roy et al. 1986). En F. sylvatica, se ha encontrado estos dos tipos de hojas, las que presentan diferencias anatómicas y fotosintéticas (Schulze 1970, Roy et al. 1986). En Nothofagus glauca, no existen antecedentes de este aspecto necesario para conocer mejor su funcionamiento y estructura.

4.2. Patrones de funcionamiento de yemas, ejes y follaje

En Nothofagus glauca, los patrones temporales de distribución del tamaño de las poblaciones de yemas y ejes, que constituyen la estructura de la planta, son similares cuando se comparan entre el inicio y final de la temporada a nivel de sectores del dosel o entre los árboles. En Betula pendula, la producción de yemas y el crecimiento es diferente entre la parte superior (eje líder o eje más alto) y la parte inferior del dosel de la planta (Maillette 1982 c).

La dinámica de yemas está íntimamente relacionada con la dinámica de los ejes, la sobrevivencia de las yemas afecta

a la probabilidad de dar origen a nuevos ejes; a su vez los nacimientos, las muertes o inactividad de ejes afectan al número final de yemas. Sin embargo, la muerte de un eje es más importante que la muerte de una yema, debido a que ellas tienen una dependencia estructural de los ejes.

Un mecanismo distinto de producción de nuevos ejes y de hojas, es la existencia de yemas internas, no visibles, que pueden activarse en el período vegetativo. Este tipo de yemas internas aparece tanto en el tronco como en otros tipos de ramificaciones GO. Por lo general originan ejes que producen directamente hojas. Estas yemas internas son importantes en la dinámica de ejes y del follaje de N. glauca, por representar un potencial de nuevos ejes, que no es afectado por la mortalidad invernal de yemas. Esto puede corresponder a un mecanismo compensatorio de las altas mortalidades invernales de yemas y de ejes, lo que permitiría recuperar el potencial de crecimiento del follaje. Sería de interés el estudiar este fenómeno, en base a un experimento de reducción del número de yemas en ejes con igual número de ellas, para evaluar la potencialidad de este mecanismo.

Las poblaciones de yemas y de ejes al final de la temporada han aumentado en número, resultado esperado para árboles que están en crecimiento, y tienen un crecimiento potencial mayor para la siguiente temporada vegetativa (Maillette 1987).

Los patrones temporales de natalidad y de mortalidad en las hojas de N. glauca, son similares entre los sectores del dosel y entre los árboles, lo que sugiere que el follaje de las plantas de esta especie se distribuye temporalmente en función de los cambios estacionales, independiente de su ubicación en el dosel y de la localización de los individuos. Estos resultados concuerdan con lo propuesto por Waller (1986), que las plantas responden a variaciones ambientales cambiando el número de sus subunidades y alterando su forma o arreglo.

Los resultados muestran que los individuos de N. glauca poseen patrones similares de desarrollo, aunque existen diferencias numéricas y en el tiempo de inicio de los procesos. Estas diferencias pueden deberse a efectos de vecindad, por ejemplo, el árbol A3, que puede considerarse suprimido, presentó un retardo de proximadamente de tres semanas en el inicio de la emergencia foliar y una población de hojas menor que los árboles A1 y A2.

En los tres árboles de Nothofagus glauca, se asignó un porcentaje mayor del follaje a los ejes que se generan durante la temporada (G1). Shukla y Ramakrishnan (1984), señalan que en especies sucesionales tempranas se destina una mayor biomasa a hojas de ejes producidos durante la temporada, mientras que en especies sucesionales tardías se asigna una mayor biomasa a hojas producidas en ejes de la temporada anterior. Kikuzawa (1983, 1984), no ha considerado este

aspecto de asignación del follaje a los ejes.

Inicialmente, el predominio de la población foliar derivada de ejes antiguos se debe a que los nacimientos de hojas ocurren de preferencia en los ejes ya existentes. Posteriormente, la mayor proporción de la población foliar en ejes nuevos, se debe al aumento en los nacimientos de hojas en los ejes producidos en la estación en curso. Las hojas que emergen casi simultáneamente al inicio de la temporada, corresponden a hojas preformadas en la estación anterior, mientras que las hojas que lo hacen sucesivamente se asocian con hojas neoformadas durante la misma estación (Tabla 7a, b y c).

4.3. Patrón de emergencia del follaje y estado sucesional de Nothofagus glauca

De acuerdo al patrón de emergencia del follaje (Kikuzawa 1983), Nothofagus glauca es una especie de tipo intermedio, con un subtipo explosivo y sucesivo, donde las primeras hojas emergen casi explosivamente y las restantes lo hacen sucesivamente. El período de emergencia foliar es largo, de aproximadamente treinta semanas, con un período de duración foliar de unas cuarenta semanas, donde las hojas del período explosivo corresponden casi exclusivamente a ejes antiguos y las hojas del sucesivo a nuevos ejes y elongación de las antiguas.

Esta especie, de acuerdo con los tipos de emergencia foliar propuestos por Kikusawa (1983, 1984), tendría características de especie sucesional temprana, colonizadora de espacio abiertos, cuya estrategia sería la de ocupar espacios no limitados en luz, para permitir el desarrollo de tantas hojas como le sea posible, utilizando los productos fotosintéticos del mismo año o empleando hojas neoformadas. Shukla y Ramakrishnan (1984), indican que las especies sucesionales tempranas tropicales también asignan mayor follaje a los ejes nuevos.

Los resultados encontrados para Nothofagus glauca, no concuerdan con lo propuesto por Pimstein (1974), ya que no corresponde a una especie de bosque climax y tampoco con Donoso (1988) quien la considera una especie invasora.

En el hemisferio norte, Fagus crenata y Quercus mongolica, especies de la misma familia que N. glauca, que son especies de estados sucesionales tardíos tienen un patrón de emergencia foliar del tipo explosivo (Kikusawa 1983). Todas sus hojas, preformadas en la estación anterior, emergen casi con la ruptura de las yemas y caen casi simultáneamente en otoño (Kikusawa 1983).

Lechowicz (1984), señala que una posible explicación adaptativa, de las diferentes fenologías foliares, surge de la fuerte correlación existente entre ella y la organización de

los tejidos conductores de agua en los troncos y ramas. Las especies con una emergencia foliar temprana presentan vasos de un diámetro angosto, tanto en la madera de primavera como en la de verano, con una proporción relativamente baja de xilema secundario ocupado por elementos conductores. Los árboles cuyas hojas emergen tardíamente presentan vasos con un diámetro más ancho en primavera y/o un mayor número de vasos de diámetro angosto en su madera. Estas variaciones en la anatomía de la madera son tradicionalmente definidas como poro difuso (baja variación en los diámetros de los vasos producidos durante la estación de crecimiento), y poro anillado (una dicotomía precisa entre vasos del inicio de la estación de diámetro ancho y vasos tardíos de la estación de un diámetro muy pequeño o inexistentes) (Core et al. 1976; Lechowicz 1984).

Las especies poro anilladas presentan un patrón de crecimiento del tallo del tipo determinado (un período único y corto de emergencia de hojas, y la elongación del tallo asociada, ocurre cada estación de crecimiento) (Marks 1975). Por el contrario, los árboles poro difusos tienen un crecimiento del tallo del tipo indeterminado (algunas hojas emergen al inicio de la estación seguidas por series de hojas tardías producidas junto a la elongación del tallo a través del verano) (Marks 1975; Sharik y Barnes 1976; Steingraeber 1982).

Marks (1975) asocia el crecimiento indeterminado con especies sucesionales tempranas. Las especies sucesionales tardías presentarían grados de indeterminación menores llegando hasta un crecimiento determinado estricto (Sharik y Barnes 1976; Steingraeber 1982). Las especies con un mayor grado de indeterminación en su crecimiento tienden a emerger sus hojas tempranamente (Lechowicz 1984).

Marks (1975) señala que las especies sucesionales tempranas tienen una alta tasa de crecimiento inicial y un largo periodo de elongación del tallo, en contraste, las especies sucesionales tardías presentan bajas tasas de crecimiento inicial y más cortos periodos de elongación del tallo.

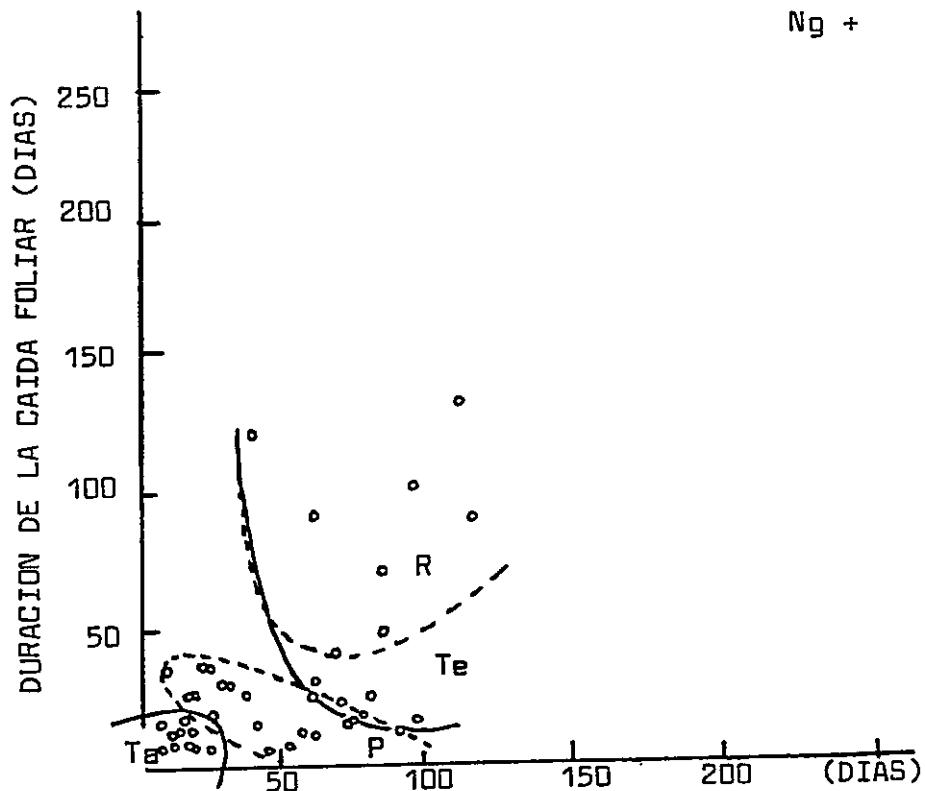
Nothofagus glauca, posee una madera de porosidad difusa, del tipo múltiple, el parénquima es poco visible y está constituida por haces aislados (Wagemann 1949). Tiene un crecimiento de tipo indeterminado, su emergencia foliar es temprana, un rápido crecimiento inicial y la elongación del tallo dura un tiempo prolongado. Todas estas características corresponden a una especie sucesional temprana de acuerdo con lo propuesto por Marks (1975) y Lechowicz (1984).

En cambio en el género Fagus hay un crecimiento de tipo indeterminado (Marks 1975) y una madera de poro difuso (Core et al. 1976); en el género Quercus se presenta un

crecimiento determinado (Marks 1975) y una madera de poro anillado (Core et al. 1974). Ambos géneros tienen una emergencia foliar tardía (Lechowicz 1984), y un corto período de elongación del tallo (Kikuzawa 1983). Estas características corresponderían a especies sucesionales tardías de acuerdo con lo propuesto por Marks (1975) y Lechowicz (1984).

Cuando se compara a Nothofagus glauca con las especies analizadas por Kikuzawa (1983), respecto de la duración de la emergencia foliar versus la duración de caída foliar, ella queda notablemente separada del grupo de especies del hemisferio norte. Aparece en una posición opuesta y excéntrica a Fagus crenata y Quercus monoalica, debido a que tanto la emergencia como la caída foliar, en N. glauca, son mucho más prolongadas (250 días), que en las especies del hemisferio norte (Fig. 21). Estos resultados indican que Nothofagus glauca sería una especie muy temprana, con un período de emergencia y caída foliar más prolongado que los observados en varias especies de árboles deciduos del hemisferio norte.

De acuerdo con la intolerancia a la sombra, anatomía de la madera, tipo de crecimiento indeterminado de los ejes y fenología del follaje, Nothofagus glauca, se debe considerar como una especie sucesional temprana. Los patrones de emergencia y caída foliar, encontrados en N. glauca, se



DURACION DE LA EMERGENCIA FOLIAR

Fig. 21: Duración de la emergencia foliar versus duración de la caída foliar. (Tomado de Kikusawa 1983).

+ Ng Nothofagus glauca.

- Ta Especies sucesionales tardías
- Te Especies sucesionales tempranas
- P Especies de parches
- R Especies de riberas de ríos

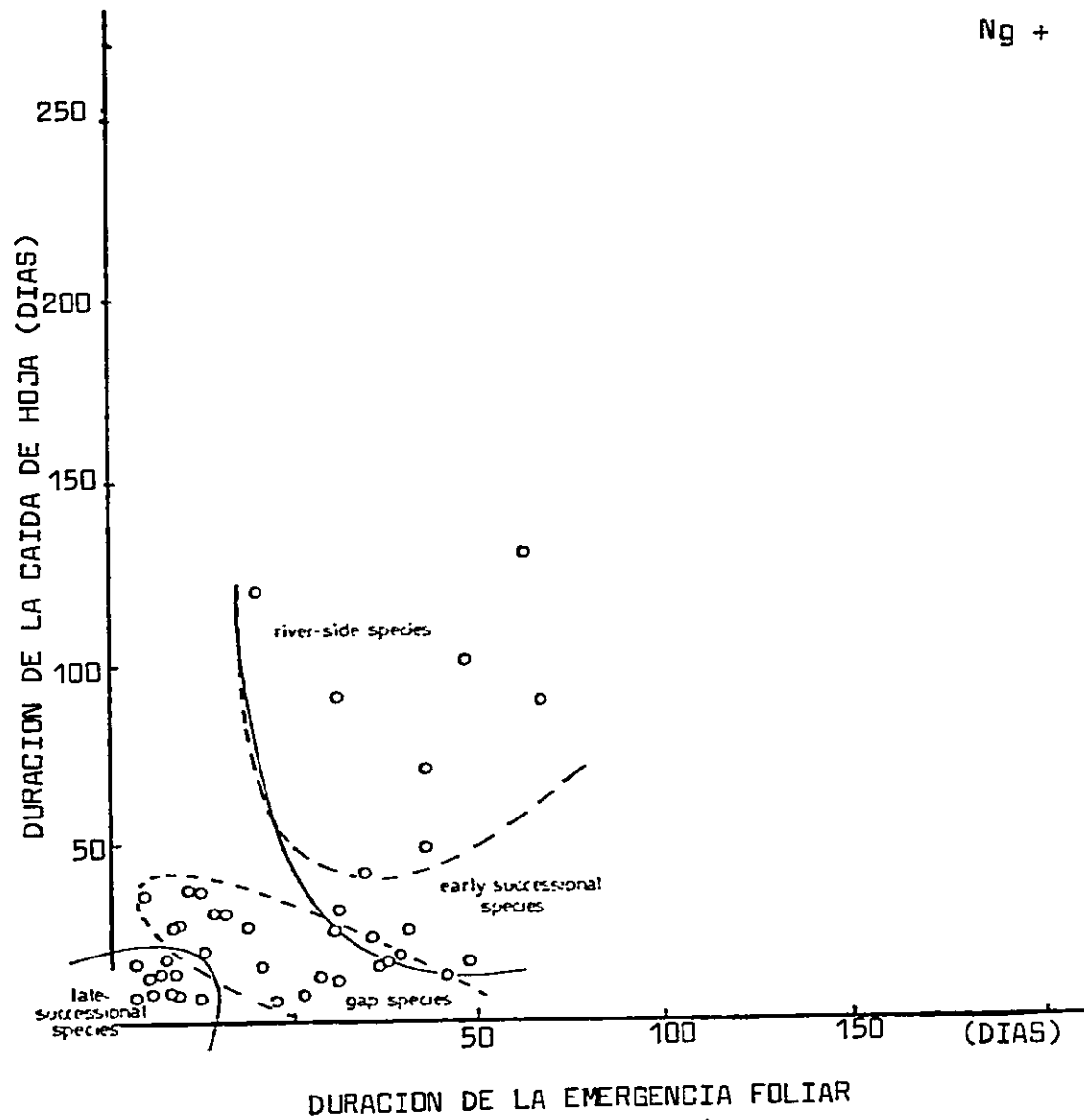


Fig. 21: Duración de la emergencia foliar versus duración de la caída foliar. (Tomado de Kikusawa 1983) + Ng Nothofagus glauca.

acercan a los de árboles deciduos sucesionales tempranos del hemisferio norte, sin embargo, el período de la emergencia y caída del follaje es el doble del que presentan dichas especies del hemisferio norte.

Sería de gran interés el establecer los patrones fenológicos para las otras especies deciduas de Nothofagus y compararlas con los de especies del hemisferio norte, para contribuir a explicar la diversidad de fenologías foliares de los árboles deciduos.

5. REFERENCIAS.

- ARMESTO, J. y FIGUEROA J. 1987. Stand structure and dynamics in the temperate rain forest of Chiloé Archipelago, Chile. *J. Biogeograph* 14: 367-376.
- BAZZAZ, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-371
- BEGON, M., HARPER, J. y TOWNSEND, C. 1986. *Ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- CASSASA, I. 1986. Estudio demográfico y florístico de los bosques de Nothofagus obliqua (Mirb.) Oerst. en Chile Central. Tesis. Magister en Ciencias. Fac. Ciencias. Univ. de Chile.
- CONOVER, W. J. 1980. *Practical Non Parametric Statistic*. 2 Ed. John Wiley, New York.
- DI CASTRI, F. y HAJEK, E. R. 1978. *Bioclimatología de Chile*. Edit. Universidad Católica de Chile. Santiago.
- DONOSO, C. 1975. Distribución ecológica de las especies de Nothofagus en la zona mesomórfica. *Boletín Técnico* 33. Fac. Cs. For. Univ. de Chile.
- DONOSO, C. y LAMDRUM, L. R. 1976. Nothofagus leoni : hibridación e introgresión en poblaciones de Nothofagus obliqua y Nothofagus glauca. *Boletín Técnico* 36. Fac. Cs. For. Univ. Chile.
- DONOSO, F. J. 1988. Caracterización, crecimiento y proposiciones silviculturales para comunidades de Nothofagus en el área de protección Radal 7 Tasas, VII Región. Tesis. Ingeniero Forestal. Fac. Cs. Forestales. Univ. Austral, Chile.
- DUPRE, S., THIEBAUT, B. y TEISSIER DU CROS, E. 1985. Polycyclisme, vigueur et forme chez de jeunes hêtres plantés (Fagus sylvatica L.). *Rev. For. Franc.* 37: 456-464.
- GILL, E. D. 1986. Individual plants as genetic mosaics: Ecological organisms versus evolutionary individuals. En: *Plant Ecology*. (Ed. by J. M. Crawley), pp. 321-343. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- GOLOWASH, J., KALIN, M., VILLAGRAN, C. y ARMESTO, J. 1982. Características demográficas de una población de Nothofagus obliqua (Mirb.) Blume var macrocarpa DC. en el cerro el Roble (33° Lat. sur) en Chile. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. 39: 37-44.
- HARPER, J. L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. 55: 247-270.
- HARPER J. L. 1977. Population Biology of Plant (6° Ed. 1983). Academic Press, London, England.
- HARPER, J. L. 1980. Plant demography and ecological theory. Oikos 35: 244-253.
- HARPER, J. L. y BELL, A.D. 1979. The population dynamics of growth in organisms with modular growth. En: Population Dynamics. (Edited by R. M. Anderson, E. D. Turner y L. R. Taylor pp. 29-52. Blackwell Scientifics Publications, Oxford.
- HARPER, J. L. y WHITE, J. 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-463.
- HORN, H. 1971. The adaptive geometry of trees. Princeton University Press. Princeton. New Jersey.
- HORN, H. 1974. The ecology of secondary succession. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 25-37.
- JURIK, T. W. 1986. Seasonal patterns of leaf photosynthetic capacity in successional northern hardwood tree species. Amer. J. Bot. 73: 131-138.
- KIKUZAWA, K. 1982. Leaf survival and evolution in Betulaceae. Ann. Bot. (London) 50: 345- 353.
- KIKUZAWA, K. 1983. Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forest. 1. Tall trees. Can. J. Bot. 61: 2133-2139.
- KIKUZAWA, K. 1984. Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forest. 2. Small trees and shrubs. Can. J. Bot 62: 2551-2556.
- LECHOWICZ, M. J. 1984. Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. Am. Nat. 12: 821-82.
- LINDSEY, A. A. 1963. Accuracy of duration temperature summing and its use for Prunus serrulata. Ecology 44: 149-151.

- MAILLETTE, L. 1982, a. Needle demography and growth pattern of Corsican pine. *Can. J. Bot.* 60: 105-116.
- MAILLETTE, L. 1982, b. Structural dynamics of silver birch I. The fates of buds. *J. Appl. Ecol.* 19: 203-218.
- MAILLETTE, L. 1982 c. Structural dynamics and growth birch II. A matrix model of the bud population. *J. Appl. Ecol.* 19: 219-238.
- MAILLETTE, L. 1987. Effects of bud demography and elongation patterns on Betula cordifolia near the tree line. *Ecology* 68: 1251-1261.
- MARKS, F. L. 1975. On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the northeastern United States. *Bull. Torrey Bot. Club* 102: 172-177.
- MOONEY, H. A. y CHIARIELLO, N. R. 1984. The study of plant function: the plant as a balanced system. En: *Perspectives in Plant Population Ecology*. (Edit. by R. Dirzo y J. Sarukhán), pp. 305-323. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- MORAN, I. 1978. Inventario forestal para el fundo "Costa Azul". Informe de Práctica Profesional Técnico Forestal. F. Univ. Católica de Chile Sede Maule.
- NIENSTAEDT, H. 1974. Genetic variation in some phenological characteristics of forest trees. En: *Phenology and seasonality modelling*. (Ed. by H. Lieth), pp. 389-400. Springer-Verlag, New York.
- PIMSTEIN, R. 1974. Contribución al estudio de ecosistemas en comunidades de Nothofagus glauca, Roble Maulino. Tesis. Ingeniero Forestal. Fac. Cs. Forestales. Univ. Austral, Chile.
- PORTER, J. R. 1983 a. A modular approach to analysis of plant growth. I. Theory and principles. *New Phytol.* 94: 183-190.
- PORTER, J. R. 1983 b. A modular approach to analysis of plant growth. II. Methods and results. *New Phytol.* 94: 983-1008.
- ROY, J., THIEBAUT, B., WATSON, M.A. 1986. Physiological consequences of morphogenetic polymorphism: leaf response to light intensity in young beech trees (Fagus sylvatica L.). *Naturalia Monspeliensia. Colloque International sur l'Abre* pp. 431-449.
- SAN MARTIN, J., FIGUEROA, H., CONTRERAS, D. y RAMIREZ, C. 1985. Clasificación de los bosques de Nothofagus de la Séptima Región. *Arch. Biol. Med. Exp.* 18: 167. (Resumen).

- SARUKHAN, J. y HARPER, J. L. 1973. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L., and R. acris L. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.* 61: 675-716.
- SCHMIDT, H. 1977. Dinámica de un bosque virgen de Araucaria Lenga (Chile). *Bosque*, 2: 3-11.
- SCHMIDT, H., TORAL, M., y BURGOS, F. 1980. Aspectos estructura y de regeneración natural para el manejo silvícola de los bosques de Araucaria - Lenga en Chile. Reunión IUFRO, Problemática de la Araucaria. Curitiba, Paraná 1979, Brasil.
- SCHULZE, E. D. 1970. Der CO₂-Gaswechsel der Buche (Fagus sylvatica) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. *Flora* 159: 177-232.
- SEREY, I., RICCI, M., MANCILLA, E., MIRANDA, H. 1987. Dinámica de las generaciones de hojas en el follaje de Colliguaya odorifera Mol. *Medio Ambiente* 8: 22-26.
- SHARIK, T. L. y BARNES, B. V. 1976. Phenology of shoot growth among diverse populations of yellow birch (Betula alleghaniensis) and sweet birch (B. lenta). *Can. J. Bot.* 54: 2122-2129.
- SHUKLA, R. P. y RAMAKRISHNAN, P. S. 1984. Leaf dynamics of tropical trees related to successional status. *New Phytologist*, 97: 697-706.
- SHUKLA, R. P. y RAMAKRISHNAN, P. S. 1986. Architecture and growth strategies of tropical trees in relation to successional status. *J. Ecol.* 74: 33-46.
- SOKAL, R. R. y ROHLF, F. J. 1979. *Biometria*. H. Blumes Ediciones Madrid.
- STEINGRAEBER, D. A. 1982. Heterophylly and neof ormation of leaves in sugar maple (Acer saccharum). *Am. J. Bot.* 69: 1277-1282.
- STEINGRAEBER, D. A., KASCHT, L. J. y FRANCK, D. H. 1979. Variation of shoot morphology and bifurcation ratio in sugar maple (Acer saccharum). *Am. J. Bot.* 66: 441-445.
- STEINGRAEBER, D. A. y WALLER, D. M. 1986. Non-stationary of tree ratio patterns and bifurcation ratios. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 228: 187-194.
- THIEBAUT, B., PAYRI, C., VIGNERON, F. y PUECH, S. 1981. Observations sur le croissance et la floraison de Hêtre (Fagus sylvatica). *Naturalia Monspeliensia, Sér. Bot.* Fas. 48: 1-25.

ULRIKSEN, H. P., PARADA, L. M. y ACEITUNO, G. 1979. Climatología. IREN-CORFO Publicación 25. Perspectivas de desarrollo de los recursos de la VII Región.

VALENTINE, H. T. 1983. Budbreak and leaf growth functions for modeling herbivory in some gypsy moth hosts. *For. Sci.* 29: 607-617.

VEBLEN, T. T., ASHTON, D. H., SCHLEGEL, F. M. y VEBLEN, A. T. 1977. Distribution and dominance of species in the understorey of a mixed evergreen - deciduous Nothofagus in south-central Chile. *J. Ecol.* 65: 815-830.

VEBLEN, T. T., VEBLEN A. T. y SCHLEGEL, F. M. 1979. Understorey patterns in mixed evergreen - deciduous Nothofagus forest in Chile. *J. Ecol.* 67: 809-823.

VEBLEN, T. T., SCHLEGEL, F. M. y ESCOBAR, B. 1980. Structure and dynamics of old-growth Nothofagus forest in the Valdivian Andes Chile. *J. Ecol.* 68: 1-31.

VEBLEN, T. T., DONOSO, C., SCHLEGEL, F. M. y ESCOBAR, B. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *J. Biogeography* 8: 211-247.

WALLER, D. M. 1986. The dynamics of growth and form. En: *Plant Ecology*. (Ed. by J. M. Crawley), pp. 291-320. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

WAGEMANN, W. 1949. Maderas Chilenas. Contribución a su anatomía e identificación. De Lilloa, Tomo XVI, pag. 263-375. Actas del II Congreso Sudamericano de Botánica, Tucumán, Octubre 10-17 de 1948. Tucumán, Argentina.

WHITE, J. 1979. The plant as metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 109-145.

WHITE, J. 1984. Plant metamerisms. In: *Perspectives on Plant Population Ecology*. (Edit. by R. Dirzo y J. Sarukhán), pp. 15-47. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

WHITE, J. y HARPER, J. L. 1970. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *J. Ecol.* 58: 467-485.

APENDICE

TABLAS

TABLA 1a TASA DE NATALIDAD, DE MORTALIDAD Y DE PRODUCCION DE YEMAS SEGUN EL SECTOR DEL DOSEL Y ORDEN DE RAMIFICACION DEL ARBOL A1 DE N. glauca, DURANTE LA TEMPORADA 1984-1985.-

SECTOR	ORDEN DEL EJE	TNY	TMY	TPY
SUPERIOR	0	0.283	0.415	0.868
	1	0.245	0.447	0.798
	2	10.667	0.333	11.333
	TOTAL	0.467	0.433	1.040
MEDIO	0	0.087	0.420	0.667
	1	0.371	0.248	1.124
	2	4.778	0.444	5.333
	TOTAL	0.481	0.322	1.159
INFERIOR	0	0.442	0.429	1.013
	1	0.923	0.250	1.673
	2	7.714	1.000	7.714
	TOTAL	0.979	0.351	1.628
TOTAL A1		0.656	0.363	1.294

TNY: Tasa de natalidad de yemas.
TMY: Tasa de mortalidad de yemas.
TPY: Tasa de producción de yemas.

TABLA 1b TASA DE NATALIDAD, DE MORTALIDAD Y DE PRODUCCION DE YEMAS SEGUN EL SECTOR DEL DOSEL Y ORDEN DE RAMIFICACION DEL ARBOL A2 DE N. glauca, DURANTE LA TEMPORADA 1984-1985.-

SECTOR	ORDEN DEL EJE	TNY	TMY	TPY
SUPERIOR	0	0.185	0.259	0.926
	1	0.524	0.323	1.202
	2	25.000	1.000	25.000
	TOTAL	0.559	0.307	1.251
MEDIO	0	0.278	0.500	0.777
	1	1.603	0.338	2.264
	2	24.286	0.714	24.571
	TOTAL	1.747	0.414	2.333
INFERIOR	0	0.309	0.654	0.654
	1	0.799	0.489	1.309
	2	5.625	0.375	6.250
	TOTAL	0.794	0.544	1.250
TOTAL A2		1.079	0.430	1.649

TNY: Tasa de natalidad de yemas.

TMY: Tasa de mortalidad de yemas.

TPY: Tasa de producción de yemas.

TABLA 1c TASA DE NATALIDAD, DE MORTALIDAD Y DE PRODUCCION DE YEMAS SEGUN EL SECTOR DEL DOSEL Y ORDEN DE RAMIFICACION DEL ARBOL A3 DE N. glauca, DURANTE LA TEMPORADA 1984-1985.-

SECTOR	ORDEN RAMA	TNY	TMY	TPY
SUPERIOR	0	0.375	0.400	0.975
	1	1.091	0.309	1.782
	2	4.286	0.143	5.143
	TOTAL	1.239	0.321	1.917
MEDIO	0	0.111	0.389	0.722
	1	0.737	0.193	1.544
	2	13.833	0.167	14.667
	TOTAL	1.303	0.263	2.040
INFERIOR	0	0.609	0.391	1.217
	1	3.303	0.333	3.970
	2	9.000	0.250	9.750
	TOTAL	1.084	0.361	2.723
TOTAL A3		1.502	0.313	2.189

TNY: Tasa de natalidad de yemas.
TMY: Tasa de mortalidad de yemas.
TPY: Tasa de producción de yemas.

TABLA 2 TASA DE NATALIDAD, DE MORTALIDAD Y DE PRODUCCION DE YEMAS SEGLN EL ORDEN DE RAMIFICACION EN N. glauca, DURANTE LA TEMPORADA 1984-1985.-

ARBOL	ORDEN DEL EJE	TNY	TMY	TFY
A1	0	0.276	0.422	0.854
	1	0.521	0.310	1.211
	2	6.789	0.579	7.211
	TOTAL	0.656	0.353	1.294
A2	0	0.354	0.498	0.856
	1	0.937	0.386	1.551
	2	15.000	0.553	15.438
	TOTAL	1.079	0.430	1.649
A3	0	0.385	0.193	0.992
	1	1.455	0.262	2.186
	2	7.458	0.167	8.292
	TOTAL	1.502	0.313	2.189

TNY: Tasa de natalidad de yemas.

TMY: Tasa de mortalidad de yemas.

TFY: Tasa de producción de yemas.

TABLA 3 VARIACIONES ESTACIONALES EN LA DINAMICA DE YEMAS EN N. glauca, DURANTE LA TEMPORADA 1984-1985.-

ARBOL	ORDEN DEL EJE	NUMERO DE YEMAS			
		G0	B	D	G1
A1	0	199	55	84	170
	1	303	158	94	367
	2	19	129	11	137
	TOTAL	521	342	189	674
A2	0	229	81	114	196
	1	399	374	154	619
	2	16	240	9	247
	TOTAL	644	695	277	1062
A3	0	122	47	48	121
	1	145	211	39	317
	2	24	179	4	199
	TOTAL	291	437	91	637

G0: Yemas registradas al inicio de la temporada.

G1: Yemas registradas al final de la temporada.

B: Yemas nacidas que sobreviven hasta el final de la temporada.

D: Yemas de G0 que murieron durante la temporada.

TABLA 4a TASA DE NATALIDAD, DE MORTALIDAD Y DE PRODUCCION DE EJES SEGUN EL SECTOR DEL DOSEL Y ORDEN DE RAMIFICACION DEL ARBOL A1 DE *N. glauca*, DURANTE LA TEMPORADA 1984-1985.-

SECTOR	ORDEN DEL EJE	TNE	TME	TPE
SUPERIOR	0	0.000	0.267	0.733
	1	0.581	0.516	1.065
	2	12.000	1.000	12.000
	TOTAL	0.638	0.447	1.192
MEDIO	0	0.000	0.133	0.867
	1	0.432	0.270	1.162
	2	6.750	0.000	7.750
	TOTAL	0.768	0.214	1.554
INFERIOR	0	0.000	0.150	0.850
	1	0.524	0.333	1.191
	2	2.800	0.600	3.200
	TOTAL	0.537	0.299	1.239
TOTAL A1		0.641	0.312	1.329

TNE: Tasa de natalidad de ejes.

TME: Tasa de mortalidad de ejes.

TPE: Tasa de producción de ejes.

TABLA 4b TASA DE NATALIDAD, DE MORTALIDAD Y DE PRODUCCION DE EJES SEGUN EL SECTOR DEL DOSEL Y ORDEN DE RAMIFICACION DEL ARBOL A2 DE N. glauca, DURANTE LA TEMPORADA 1984-1985.-

SECTOR	ORDEN DEL EJE	TNE	TME	TPE
SUPERIOR	0	0.000	0.000	1.000
	1	0.349	0.349	1.000
	2	12.000	0.000	13.000
	TOTAL	0.458	0.254	1.203
MEDIO	0	0.000	0.133	0.867
	1	1.040	0.200	1.840
	2	8.000	0.750	8.250
	TOTAL	1.318	0.227	2.091
INFERIOR	0	0.000	0.400	0.600
	1	0.471	0.618	0.853
	2	2.000	0.250	2.750
	TOTAL	0.414	0.517	0.897
TOTAL A2		0.677	0.342	1.335

TNE: Tasa de natalidad de ejes.

TME: Tasa de mortalidad de ejes.

TPE: Tasa de producción de ejes.

TABLA 4c TASA DE NATALIDAD, DE MORTALIDAD Y DE PRODUCCION DE EJES SEGUN EL SECTOR DEL DOSEL Y ORDEN DE RAMIFICACION DEL ARBOL A3 DE N. glauca, DURANTE LA TEMPORADA 1984-1985.-

SECTOR	ORDEN DEL EJE	TNE	TME	TPE
SUPERIOR	0	0.000	0.000	1.000
	1	0.433	0.200	1.233
	2	1.250	0.250	2.000
	TOTAL	0.434	0.151	1.283
MEDIO	0	0.000	0.000	1.000
	1	0.294	0.059	1.235
	2	3.500	0.250	4.250
	TOTAL	0.453	0.057	1.396
INFERIOR	0	0.000	0.100	0.900
	1	1.318	0.227	2.091
	2	2.750	0.250	3.500
	TOTAL	0.870	0.174	1.696
TOTAL A3		0.572	0.125	1.447

TNE: Tasa de natalidad de ejes.
TME: Tasa de mortalidad de ejes.
TPE: Tasa de producción de ejes.

TABLA 5 TASA DE NATALIDAD, DE MORTALIDAD Y DE PRODUCCION DE EJES SEGUN EL ORDEN DE RAMIFICACION EN N. glauca. DURANTE LA TEMPORADA 1984-1985.-

ARBOL	ORDEN DEL EJE	TNE	TME	TPE
A1	0	0.000	0.130	0.820
	1	0.509	0.364	1.145
	2	5.300	0.400	5.900
	TOTAL	0.641	0.512	1.329
A2	0	0.000	0.200	0.800
	1	0.559	0.402	1.157
	2	5.778	0.444	6.333
	TOTAL	0.677	0.742	1.335
A3	0	0.000	0.140	0.960
	1	0.605	0.151	1.453
	2	2.188	0.250	2.938
	TOTAL	0.572	0.125	1.447

TNE: Tasa de natalidad de ejes.

TME: Tasa de mortalidad de ejes.

TPE: Tasa de producción de ejes.

TABLA 6 VARIACIONES ESTACIONALES EN LA DINAMICA DE EJES EN N. glauca, DURANTE LA TEMPORADA 1984-1985.-

ARBOL	ORDEN DEL EJE	N U M E R O D E E J E S			
		G0	B	D	G1
A1	0	50	0	9	41*
	1	110	56	40	126
	2	10	53	4	59
	TOTAL	170	109	53	226
A2	0	50	0	10	40**
	1	102	57	41	118
	2	9	52	4	57
	TOTAL	161	109	55	215
A3	0	50	0	2	48
	1	86	52	13	125
	2	16	35	4	47
	TOTAL	152	87	19	220

G0: Ejes registrados al inicio de la temporada.

G1: Ejes registrados al final de la temporada.

B: Ejes nacidos que sobreviven hasta el final de la temporada.

D: Ejes de G0 que murieron durante la temporada.

* Presenta 6 ejes sin actividad.

** Presenta 3 ejes sin actividad.

TABLA 7a VARIACIONES PERIODICAS DE LOS NACIMIENTOS Y FOBLACION TOTAL DE HOJAS SEGUN EL TIPO DE EJE DEL ARBOL A1 DE N. glauca, DURANTE LA TEMPORADA 1984 - 1985.-

ARBOL A1				
SEMANA	BG0	BG1	BT	NT
1	202	49	251	251
2	277	185	462	713
3	127	267	394	986
4	26	86	112	973
6	26	70	96	966
8	15	55	70	962
10	19	83	102	967
12	51	31	82	975
14	23	52	75	995
16	28	56	84	987
19	13	12	25	908
21	7	9	16	879
23	3	5	8	807
25	2	7	9	772
27	1	8	9	734
29		5	5	660
31		2	2	534
33		3	3	429
35				183
37				56
39				29
41				0

BG0: Nacimientos de hojas en ejes antiguos.

BG : Nacimientos de hojas en ejes nuevos.

BT : Nacimientos total de hojas.

NT : Población total de hojas del árbol A1.

TABLA 7c

VARIACIONES PERIODICAS DE LOS NACIMIENTOS Y POBLACION TOTAL DE HOJAS SEGUN EL TIPO DE EJE DEL ARBOL A3 DE N. glauca, DURANTE LA TEMPORADA 1984 - 1985.-

ARBOL A3				
SEMANA	BG0	BG1	BT	NT
1	0	0	0	0
2	6	0	6	6
3	0	2	2	8
4	76	43	119	126
6	298	315	613	720
8	28	71	99	745
10	42	33	75	766
12	11	24	35	720
14	33	21	54	738
16	17	31	48	736
19	14	12	26	712
21	1	3	4	692
23	1	1	2	682
25	4	2	6	677
27	3		3	675
29	1		1	649
31				557
33				470
35				189
37				43
39				26
41				0

BG0: Nacimientos de hojas en ejes antiguos.

BG : Nacimientos de hojas en ejes nuevos.

BT : Nacimientos total de hojas.

NT : Población total de hojas del árbol A3.

TABLA 7b VARIACIONES PERIODICAS DE LOS NACIMIENTOS Y POBLACION TOTAL DE HOJAS SEGUN EL TIPO DE EJE DEL ARBOL A2 DE N. glauca, DURANTE LA TEMPORADA 1984 - 1985.-

ARBOL A2				
SEMANA	BGO	BG1	BT	NT
1	103	47	150	150
2	263	357	620	761
3	184	435	619	1340
4	68	248	316	1552
6	82	154	236	1676
8	31	114	145	1647
10	40	147	187	1767
12	41	83	124	1729
14	33	83	116	1706
16	20	62	82	1707
19	8	37	45	1604
21	2	14	16	1481
23	2	10	12	1211
25	4	15	19	1067
27		7	7	922
29		6	6	843
31		3	3	779
33				701
35				398
37				116
39				53
41				0

BGO: Nacimientos de hojas en ejes antiguos.

BG : Nacimientos de hojas en ejes nuevos.

BT : Nacimientos total de hojas.

NT : Población total de hojas del árbol A2.