

UCH-FC
DOC-B
FY75
C.1

**PATRONES DE VARIACION DEL
TIEMPO DE GERMINACION: EVALUACION DE CONDICIONANTES
FILOGENETICAS, BIOGEOGRAFICAS,
ESTRUCTURALES Y ECOLOGICAS**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Doctor en Ciencias con mención en Biología

Facultad de Ciencias

por

Javier Alejandro Figueroa Ortiz

Septiembre, 1997



Director de Tesis: Dr. Juan J. Armesto Z.

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACION
TESIS DE DOCTORADO**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Doctorado presentada por el candidato:

JAVIER ALEJANDRO FIGUEROA ORTIZ

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito de tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día 15 de Julio de 1997.

Director de Tesis:

Dr. Juan Armesto

Juan J. Armesto

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dra. Mary Kalin

Mary J. Kalin de Ay.

Dra. Liliana Cardemil

Liliana Cardemil

Dra. Myrna Johnston

Myrna Johnston

Dr. Francisco Squeo

F. Squeo

Dr. Rodrigo Medel

Rodrigo Medel



A mis Padres,
a Consuelo
y a Esteban,
con quien comparto la admiración por la naturaleza.



AGRADECIMIENTOS

Esta Tesis ha sido el fruto de la colaboración de muchas personas e instituciones. En primer lugar, tengo palabras de agradecimiento para los académicos del Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal de la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, en especial para mi tutor Juan Armesto y para las profesoras Mary Kalin, Carolina Villagrán y Liliana Cardemil, que en mis inicios, en el estudio de la Botánica, me motivaron, incentivaron y enseñaron buena parte de lo que conozco de las plantas. A los profesores Ramiro Bustamante y Lafayette Eaton que siempre tuvieron la mejor disposición para orientarme en la metodología estadística de la Tesis. Por último, agradezco a todos los integrantes de la Comisión Evaluadora que con sus sugerencias y consejos, en especial durante la elaboración del proyecto de Tesis y los avances de Tesis, supieron indicarme los aspectos débiles, recomendarme rumbos llanos, y respetar los aspectos personales del problema y los objetivos abordados en esta tesis.

Reconozco el esfuerzo de todos los integrantes del laboratorio y con especial referencia a Sergio Castro, Felipe Hinojosa, Juan F. Hernández, Ricardo Rozzi, Martín Carmona, Lohengrin Cavieres, Leonora Rojas, Iván Díaz y Carlos Sabag, que en muchas oportunidades me ayudaron en el desarrollo teórico y el diseño práctico de esta Tesis. A los profesionales y trabajadores de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, en particular a Sebastián Bravo, que con dedicación y conocimiento diseñó las cámaras de germinación. Un especial agradecimiento para mi amigo Juan Valencia, que durante todos estos años, siempre tuvo un tiempo para mis rogativas.

No quisiera dejar pasar esta oportunidad sin antes remarcar la deuda que tengo con mis amigos chilotes. La familia Paidanca, de Huelmén, me recibió en su hogar como uno de ellos durante dos años de viajes a terreno.

Sin embargo, mi trabajo no hubiera sido posible sin el apoyo incondicional de mi familia. Mi padre, que me enseñó la pasión hacia los libros, las bibliotecas y la investigación. Mi madre, que siempre estuvo a mi lado cuando fue necesario. Agradezco a mi compañera, Consuelo, que con su vitalidad me convenció -cuando dudaba- de que parte de mi estaba en la investigación. Tengo el agradecimiento más profundo para mi hijo, Esteban, que diariamente me transmite su cariño. Su visión inocente sobre la naturaleza es una motivación para mí.

Este estudio fue posible debido al apoyo de la Fundación A. Mellon, que financió mis estudios de doctorado, a la Red Latinoamericana de Botánica, que financió mi estadía durante un semestre en el Centro de Ecología de la UNAM, México, al proyecto Fondecyt 92-1135 que financió los estudios preliminares de laboratorio y terreno, al Departamento de Postgrado y Postítulo de la Universidad de Chile que me otorgó la Beca PG-95, y a los proyectos Fondecyt 2950071 y Fondecyt 1950461 que financiaron la elaboración de esta tesis. Por último, agradezco al Instituto de Investigaciones Ecológicas Chiloé (IIECH), que me facilitó las dependencias de la "Estación Biológica Senda Darwin" para realizar los experimentos de terreno.

A todos, muchas gracias.

INDICE DE MATERIAS

Lista de Figuras.....	vii
Lista de Tablas.....	ix
Lista de Anexos.....	x
Resumen.....	xi
Abstract.....	xiii
Introducción.....	1
1 Dispersión en el tiempo.....	2
2 Condicionantes de la dispersión en el tiempo.....	5
2.1 Condicionante filogenética y de diseño.....	7
2.2 Condicionantes ecológicas.....	9
3 Comunidad del bosque templado de Chiloé.....	12
4 Pregunta General y Objetivos.....	15
5 Hipótesis.....	16
Materiales y Métodos.....	20
1 Area de estudio.....	20
2 Experimentos.....	25
2.1 Colecta de las semillas.....	25
2.2 Experimento en terreno.....	28
2.3 Experimento en laboratorio.....	29
3 Estimación del tiempo promedio de germinación.....	31
4 Análisis estadísticos.....	32
5 Método comparativo.....	33
Resultados.....	40
1 Patrones de germinación.....	40
1.1 Germinación en laboratorio.....	40
1.2 Emergencia en terreno.....	44
1.3 Tiempos de germinación.....	49
1.4 Otros estimadores del tiempo de germinación.....	60
2 Efectos sobre los estimadores de la germinación.....	62
2.1 Efecto filogenético.....	62
2.2 Efecto biogeográfico.....	75
2.3 Efecto de la masa de las semillas.....	78
2.4 Efectos de la forma de vida.....	80
2.5 Efectos del síndrome de dispersión de las semillas.....	83
2.6 Efecto de la época de dispersión de las semillas.....	86
2.7 Efecto del hábitat de las plántulas.....	89

Discusión.....	91
1 Patrones de germinación y emergencia.....	91
2 Variación del tiempo de germinación.....	96
2.1 Variación intraespecífica.....	96
2.2 Variación interespecífica.....	98
3 Condicionantes del tiempo de germinación.....	99
3.1 Condicionante filogenética.....	99
3.2 Condicionante biogeográfica.....	103
3.3 Condicionante de diseño/estructural.....	108
3.3.1 Masa de las semillas.....	108
3.3.2 Forma de vida.....	111
3.4 Condicionantes ecológicas.....	113
3.4.1 Síndrome de dispersión de las semillas.....	113
3.4.2 Epoca de dispersión de las semillas.....	115
3.4.3 Hábitat de las plántulas.....	117
Conclusiones.....	118
Bibliografía.....	124

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1	Expresión idealizada de la fenología de la germinación.....	3
FIGURA 2	Mapa de la Isla Grande de Chiloé.....	23
FIGURA 3	Diagrama de clima de la región de estudio.....	24
FIGURA 4	Diagrama de flujo de la investigación.....	26
FIGURA 5	Distribución de frecuencia del peso de las semillas.....	36
FIGURA 6	Fenología del establecimiento de plántulas.....	46
FIGURA 7	Distribución mensual de los máximos de fructificación y de los máximos de emergencia.....	48
FIGURA 8	Correlación y ordenamiento de especies según el tiempo de germinación y según el tiempo de emergencia.....	50
FIGURA 9	Distribución de frecuencia del tiempo promedio de germinación.....	53
FIGURA 10	Distribución de frecuencia y porcentaje acumulado del número de semillas germinadas en condiciones de laboratorio.....	56
FIGURA 11	Distribución de frecuencia de cuatro estimadores del tiempo de germinación, $T_{10\%i}$, T_{25ps} , T_{25us} y $T_{10\%f}$	61
FIGURA 12	Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} agrupando a las especies de acuerdo a la afinidad taxonómicas.....	64
FIGURA 13	Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} agrupando a las especies de acuerdo a la distribución biogeográfica.....	76
FIGURA 14	Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} agrupando a las especies de acuerdo a la masa de las semillas.....	79
FIGURA 15	Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} agrupando a las especies de acuerdo a la forma de vida.....	81

FIGURA 16	Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} agrupando a las especies de acuerdo al síndrome de dispersión de las semillas	84
FIGURA 17	Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} agrupando a las especies de acuerdo a la época de dispersión de las semillas.....	87
FIGURA 18	Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} agrupando a las especies de acuerdo al hábitat de las plántulas.....	90
FIGURA 19	Comparaciones de T_{25ps} y T_{25us} entre agrupaciones biogeográficas, categorizando en subgrupos de acuerdo a filiación taxonómica, forma de vida y masa de las semillas.....	100
FIGURA 20	Comparaciones de T_{25ps} y T_{25us} entre agrupaciones biogeográficas, categorizando en subgrupos de acuerdo al síndrome de dispersión y época de dispersión de las semillas.....	105
FIGURA 21	Comparaciones de T_{25ps} y T_{25us} entre agrupaciones taxonómicas, categorizando en subgrupos de acuerdo a distribución biogeográfica, masa de las semillas y forma de vida.....	109
FIGURA 22	Modelos multifactoriales que explican la variación de T_{25ps} y T_{25us} con el menor número de efectos posibles.....	123

LISTA DE TABLAS

TABLA 1	Lista de especies del bosque de Chiloé colectadas durante la investigación.....	27
TABLA 2	Porcentajes de germinación y tasas de germinación para las especies colectadas en le bosque de Chiloé.....	41
TABLA 3	Lista de las especies sembradas en terreno.....	45
TABLA 4	Tiempo promedio de germinación en especies colectadas del bosque de Chiloé.....	51
TABLA 5	Resumen de las ANDEVAs de una vía.....	65
TABLA 6	Tiempo promedio de germinación de T_{25ps} y T_{25us} para cada agrupamiento estudiado en las especies de Chiloé.....	66
TABLA 7	Resumen de las ANDEVAs multifactoriales, sobre la variación de T_{25ps}	68
TABLA 8	Resumen de las ANDEVAs de dos-vías, sobre la variación de T_{25ps}	70
TABLA 9	Resumen de las ANDEVAs multifactoriales, sobre la variación de T_{25us}	72
TABLA 10	Resumen de las ANDEVAs de dos-vías sobre la variación de T_{25us}	74

LISTA DE ANEXOS

ANEXO 1	Porcentaje de viabilidad de las semillas.....	136
ANEXO 2	Peso promedio de las semillas en las especies colectadas.....	137
ANEXO 3	Características taxonómica, biogeográfica, de diseño, estructural y ecológicas de las semillas en las especies colectadas.....	139
ANEXO 4	$T_{10\%i}$, T_{25ps} , T_{25us} y $T_{10\%f}$ para las especies colectadas.....	141

LISTA DE ABREVIATURAS

- $T_{10\%i}$ Promedio del tiempo de germinación del 10% inicial del total de semillas germinadas desde un lote de semillas sembradas.
- T_{25ps} promedio del tiempo de germinación de las primeras 25 semillas germinadas desde un lote de semillas sembradas.
- T_{25us} promedio del tiempo de germinación de las últimas 25 semillas germinadas desde un lote de semillas sembradas.
- $T_{10\%f}$ Promedio del tiempo de germinación del 10% final del total de semillas germinadas desde un lote de semillas sembradas.

RESUMEN

El problema abordado en esta tesis se centra en la caracterización y evaluación de la dispersión de las semillas en el tiempo que se ha denominado tiempo de germinación. Se sugiere un modelo conceptual simple que caracteriza distintos estimadores del tiempo de germinación o del retraso de la germinación. Se eligieron dos estimadores como principales objetos de estudio: uno representa el tiempo de inicio de la germinación (T_{25ps}), el otro representa el tiempo del término de la germinación (T_{25us}). La variación interespecífica de los estimadores del tiempo de la germinación pueden estar condicionados por factores como, filogenético, biogeográfico, diseño, estructural y ecológicos. Con un estudio de la germinación de semillas de especies del bosque templado de Chiloé, realizado en condiciones controladas de laboratorio y apoyado por experimentos de terreno, se evaluaron hipótesis condicionantes del tiempo de inicio de la germinación y del tiempo de término de la germinación. Esta evaluación fue realizada con un método lineal multifactorial. Los resultados indican que existe una alta variación intra e interespecífica en ambos estimadores del tiempo de germinación. La tesis sugiere que existe una alta probabilidad que sobre los patrones actuales de variación de ambos estimadores estén operando presiones selectivas. La condicionante filogenética, que evaluó a taxa agrupados en jerarquías sobre orden, y la condicionante ecológica, época de la dispersión espacial de las semillas, fueron los factores que explicaron una mayor proporción de la variación del tiempo de inicio de la germinación con un 19 y un 11% de la variación total, respectivamente. Este resultado sugiere que existen importantes restricciones filogenéticas que determinan los actuales patrones de la variación del tiempo de inicio de la

germinación. Además, prueba que las semillas que son dispersadas en la época más seca del año presentaron un mayor retraso de la germinación con respecto a la dispersión de los frutos, que aquellas semillas dispersadas en la época húmeda, que presentan en general una germinación inmediata y próxima a la dispersión de las semillas. La condicionante filogenética, que evaluaron a los grupos asociados en jerarquías sobre orden, y la condicionante ecológica, síndrome de dispersión de las semillas, fueron los factores que explicaron una mayor proporción de la variación del tiempo de término de la germinación con un 16,7 y un 8,0% de la variación total, respectivamente. Las semillas que son dispersadas por aves tienden a presentar un retraso de la germinación mayor a las semillas dispersadas por otros agentes. Existen evidencias para proponer que las aves ejercerían una presión selectiva que limitaría la germinación vivípara o inmediata de las semillas. El paso de semillas sin germinar a través del tracto digestivo de las aves, no afectaría mayormente la sobrevivencia de embriones. El hábitat de las plántulas no explicó nada de la variación de ambos estimadores. En síntesis, en esta tesis se propone una perspectiva integradora, en el cual los estimadores de la germinación en especies del bosque de Chiloé, están determinados por la interacción entre adaptación en un extremo y las restricciones, filogenética y de desarrollo, en el otro extremo de un continuo de causas e inferencias. Finalmente, se proponen dos modelos multifactoriales que incluyen los factores que dan cuenta de la variación del tiempo de inicio de la germinación y del término de la germinación, sugeridos en este estudio. En esta tesis se evaluaron siete factores, sin embargo, se postula que otros no considerados en el estudio podrían explicar una importante fracción de la varianza aún inexplicada, que es superior al 50% en ambos estimadores. Lo más

probable es que las interacciones entre los factores expliquen un porcentaje muy importante del resto de la varianza no asociada.

ABSTRACT

This thesis is concerned with the characterization and evaluation of seed dispersal in time, henceforth called germination time. I suggest a simple conceptual model which characterizes different estimators of germination time or germination delays. I selected two estimators: one represents initial germination time, while the other represents the end of germination time. Interspecific variation among estimators of germination time may be conditioned by phylogenetic, biogeographic, structural, and ecological factors. I evaluated the germination time hypotheses under controlled laboratory conditions, and in field experiments. These evaluations were conducted with a multifactorial lineal method. My results indicate a considerable intra- and interspecific variation in both germination time estimators. I suggest that there is a high probability that selective pressures are acting over these estimators. The factors that explained a greater proportion of the variation in initial germination time were phylogenetic, and ecological (as timing of seed dispersal) factors. These factors explained a 19, and an 11% of total variation, respectively. These results suggest that there is important phylogenetic restriction that determine the actual patterns of initial germination time. Additionally, they prove that seeds that are dispersed during the dry season show a greater delay in germination time with respect to their time of dispersal, than seeds that were dispersed during the wet season. The phylogenetic conditionant which I used to evaluate group associated in hierarchies over order, and the ecological conditionant, were the factors which explained a greater proportion of the total variation in the end of germination time, with a 16,7 and

8,0% variation, respectively. Bird-dispersed seeds tend to show a greater germination delay than seeds dispersed by other agents. There are evidences that suggest that birds act as a selective pressure which limits viviparous or immediate germination, an which block germination inside their digestive tract which would affect developing seed embryos. Seedling habitat does not explain any variation in both estimators. In synthesis, this thesis proposes an integrated perspective, in which the germination estimators in the forests species of Chiloé are determined by the interaction between adaptation in one extreme and the phylogenetic and developmental restrictions in the other extreme of a continuum of causes and inferences. Finally, I propose two multifactorial models which include the factors that accounts for the variation in initial germination time, and in the end of germination time. Even though in this study I evaluated seven factors, I conclude that other factors not included in this study could explain an important fraction of the unexplained variance, which is above 50% in both estimators. It is highly probable that interactions among factors explain a very important percentage of the unaccounted variance.

INTRODUCCION

La regeneración de las plantas con semillas depende en gran medida de la dispersión de sus propágulos a sitios adecuados para su germinación y para la sobrevivencia de las plántulas (McDonnell 1986, Howe 1986, McClanahan & Wolfe 1993, Herrera et al. 1994). Los propágulos pueden dispersarse en el espacio y/o en el tiempo a través de diferentes mecanismos (Venable & Lawlor 1980, Venable & Brown 1988). La dispersión en el espacio depende de características anatómicas de los propágulos y, frecuentemente, de características nutritivas de los frutos que permiten su diseminación por el viento o por vertebrados frugívoros (van der Pijl 1982, Howe & Smallwood 1982, Martínez del Río et al. 1992). La dispersión en el tiempo depende de características fisiológicas y estructurales de la semilla que se expresan en rasgos de la biología de su germinación y su capacidad de sobrevivir almacenadas en el suelo (Harper 1977, Thompson & Grime 1979).

El consumo de frutos por aves frugívoras es el principal mecanismo de dispersión en el espacio en la mayoría de las especies leñosas en los bosques del Archipiélago de Chiloé (Armesto et al. 1987, Armesto & Rozzi 1989, Sabag 1993, Hernández 1995). Sin embargo, se conoce muy poco sobre la potencialidad y capacidad de dispersión de estas semillas en el tiempo, es decir, sus patrones temporales de germinación y de latencia. En general, los trabajos sobre la germinación de especies leñosas de los bosques templados del sur de Chile (Donoso et al. 1980, Donoso & Escobar 1986, Escobar & Donoso 1986) están orientados a propósitos aplicados en propagación de algunas especies de interés comercial o a objetivos de conservación.

Esta tesis se centra en la caracterización y cuantificación de los mecanismos de dispersión de semillas en el tiempo en especies del bosque templado de Chiloé y su

interpretación a través de correlaciones de causalidad con supuestos determinantes históricos (e.g. filogenéticos) y actuales (e.g. adaptativos), utilizando el método comparativo.

1 Dispersión en el tiempo

El estudio de la dispersión de las semillas en el tiempo se ha referido principalmente a la dinámica del banco de semillas. Un estudio clásico clasificó a los bancos de semilla de Gran Bretaña en dos grupos: 1) especies que presentan semillas viables por más de un año almacenadas en el suelo, y 2) especies que presentan semillas viables por menos de un año de almacenamiento en el suelo (Thompson & Grime 1979).

Los estudios del banco de semillas permiten determinar diferencias interespecíficas gruesas en la capacidad de las especies de sobrevivir en el suelo. Una metodología que permite estudiar diferencias más sutiles en los patrones temporales de germinación es la determinación del tiempo de germinación, es decir, el tiempo transcurrido entre la dispersión y la germinación de la semilla en el terreno.

La fenología de la germinación representa la dispersión y la germinación de las semillas en el tiempo (Fig. 1). Corresponde a la dinámica de la germinación de una población de semillas e integra el tiempo transcurrido desde la dispersión espacial de una cohorte de semillas hasta el término de la época de germinación. El esquema de la Fig. 1 considera que la dispersión espacial de las semillas ocurre en un tiempo discreto en el eje x (T_0), situación idealizada que simplifica el análisis de la fenología de la germinación.

La fenología de la germinación está definida por dos intervalos continuos (ver Fig. 1). El primero es el retraso de la germinación, período que transcurre desde la dispersión de las semillas (T_0) hasta la germinación de la primera semilla de la población (T_1). El

Fenología de la Germinación

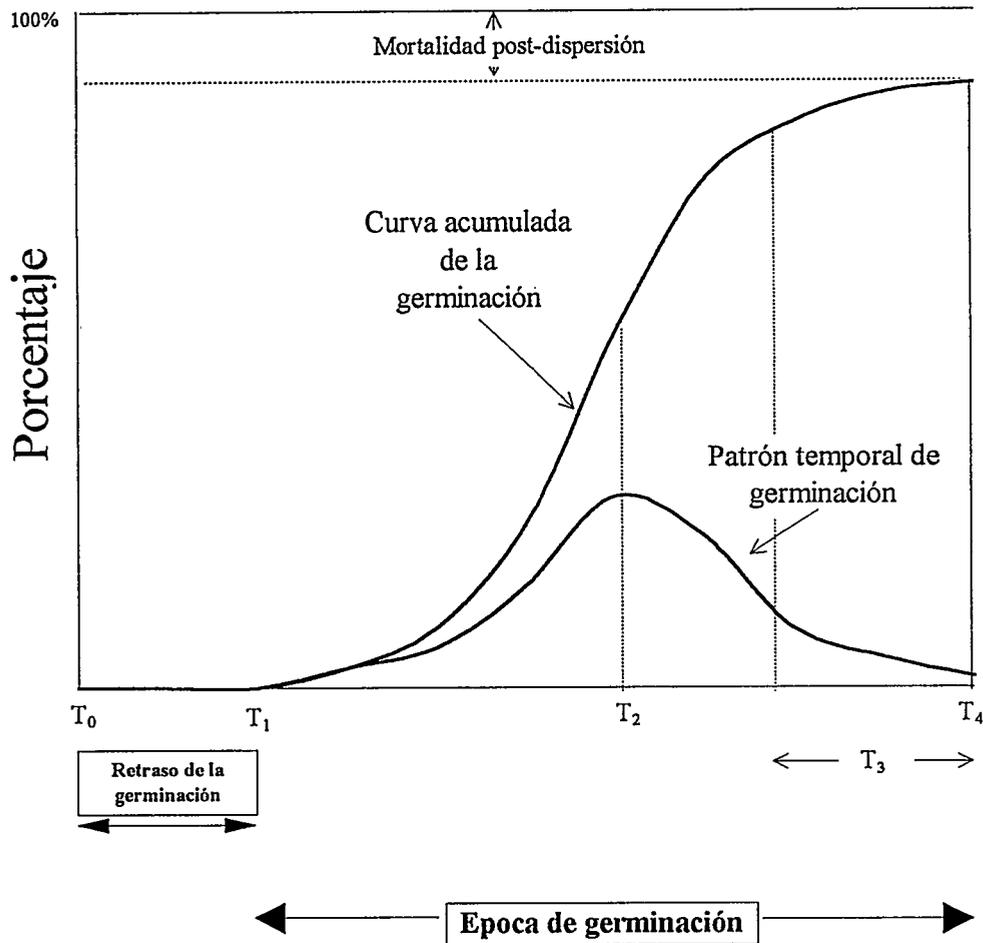


Figura 1. Expresión idealizada de la fenología de la germinación. Se representa la curva acumulada en el tiempo y el patrón temporal de la germinación de una población de semillas. T_0 , representa el tiempo de dispersión de las semillas; T_1 , representa el tiempo de inicio de la germinación; T_2 , representa el tiempo promedio de germinación; T_3 , representa el tiempo de germinación del último 10% de la población y T_4 , representa el tiempo del término de la germinación de la población. Entre T_0 y T_1 se define el retraso de la germinación, y entre T_1 y T_4 se define la época de germinación.

retraso de la germinación corresponde a la extensión temporal de la dispersión en el tiempo de una población de semillas. Es decir, es el tiempo que transcurre entre la dispersión de los propágulos en el espacio (T_0) y el inicio de la germinación (T_1) (Fig. 1).

El segundo período es la época de germinación, durante el cual ocurre la germinación de las semillas (Fig. 1). Esta etapa se prolonga desde el inicio de la germinación (T_1) hasta que germina la última semilla viable de la población (T_4). En este período se manifiesta la variación intraespecífica de la germinación en el tiempo.

Entre el inicio y el término de la época de germinación, la curva acumulada y el patrón temporal de germinación definen una dinámica de la germinación que es específica para una población o especie (Fig. 1). El patrón temporal de germinación, obtenido en ensayos de germinación, no siempre tiene un comportamiento normal como el descrito en la Fig. 1, debido a que podría depender de varios alelos y/o de factores ambientales.

Dentro de la época de germinación pueden definirse diferentes estimadores del tiempo de germinación y estimadores de la dispersión de las semillas en el tiempo. En la Fig. 1 se definen: T_0 es el momento de la dispersión espacial de las semillas; T_1 es el tiempo de inicio de la germinación, T_2 es el tiempo de germinación promedio de todas las semillas germinadas de la población, T_3 es el tiempo de germinación promedio del último 10% de las semillas germinadas, y T_4 es el tiempo de término de la germinación.

Los estimadores del tiempo de germinación pueden variar de acuerdo a la pregunta u objetivo del estudio. Sus valores dependen de caracteres morfológicos y fisiológicos de la semilla, es decir, estado de permeabilidad de la testa, estado de madurez embrionaria, presencia o ausencia de inhibidores o activadores de la germinación, tales como ácido abscísico y ácido giberélico, así como de condiciones ambientales en el momento de la dispersión, principalmente disponibilidad hídrica, temperatura y luz.

La dispersión en el tiempo y los estimadores del tiempo de germinación se han relacionado comúnmente con el fenómeno de latencia de las semillas. Ng (1980) propuso denominar al estado fisiológico que presenta una población de semillas entre la dispersión espacial y el tiempo de inicio de la germinación, que en la Fig. 1 se denominó retraso de la germinación, como latencia completa. Para el mismo autor, la población de semillas durante la época de germinación estaría caracterizada por una latencia relativa. El retraso de la germinación es análogo al tiempo de latencia definido por Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes (1980), y el tiempo promedio de germinación ha sido definido como latencia por Garwood (1983).

La definición y la causa de la latencia es controvertida y muchas veces se refiere a distintos mecanismos fisiológicos y ambientales (Croker 1916, Brenchley & Warrington 1930, Lang 1987, Bradbeer 1988, Vleeshouwers et al. 1995). Esta tesis analizará los estimadores del tiempo de germinación, sin entrar en la discusión de los tipos de latencia. Sin embargo, debe tenerse en mente que un retraso extenso de la germinación, es decir, semillas con germinación muy tardía con respecto a la dispersión, podría reflejar una latencia innata (sensu Harper 1959), debido, por ejemplo, a la acción de inhibidores de la germinación en la testa de la semilla. Por el contrario, la ausencia de retraso de la germinación puede estar relacionada con casos de viviparí, que es la germinación de las semillas antes de su dispersión espacial (van der Pijl 1982).

2 Condicionantes de la dispersión en el tiempo

Existen evidencias que indican que la dispersión de las semillas en el tiempo es dependiente de rasgos de las plantas sujetos a condicionantes filogenéticas, históricas y anatómicas, así como de rasgos sujetos a fuerte selección en el ambiente actual de la

planta (Harper 1977, Thompson et al. 1979, Stoltz & Snyder 1985, Baskin & Baskin 1989).

Dos especies pueden ser semejantes en rasgos de su historia de vida debido a que comparten, no sólo un régimen selectivo común, sino un patrón histórico o un conjunto de restricciones comunes de diseño y estructura (Gould & Lewontin 1979, Endler & McLellan 1988). Bajo este enfoque se desarrollaron los conceptos de "inercia filogenética" y "restricción filogenética" (McKittrick 1993), que primero considera el patrón de distribución de un carácter a través de un clado, antes de invocar causas adaptativas sobre su origen.

Varios trabajos recientes de biología comparada en plantas han analizado los efectos filogenéticos sobre la variación de un rasgo de importancia ecológica (Hodgson & Mckey 1986, Kochmer & Handel 1986, Stratton 1989, Mazer 1989, 1990, Herrera 1992, Johnson 1992, Peat & Fitter 1994, Wright & Calderon 1995). Estas investigaciones se han centrado en rasgos estructurales, como la masa de las semillas y patrones fenológicos de floración y fructificación. Los estudios coinciden en indicar que los determinantes filogenéticos, constituyen una de las principales fuentes de variación en los rasgos considerados en una gran diversidad de especies de plantas y comunidades.

Argumentos adaptativos sugieren que la dispersión de las semillas en el tiempo sería una respuesta funcional de las plantas en una etapa de su ciclo de vida principalmente vulnerable a variaciones en las condiciones bióticas y abióticas (Andersen 1988, Greig 1993, Bustamante & Vasquez 1995). Una reducción del retraso de la germinación disminuiría la probabilidad de que las semillas fuesen depredadas o atacadas por patógenos en el suelo. Sin embargo, las plántulas recién emergidas estarían sujetas a las condiciones ambientales características de la época de dispersión de las semillas, las cuales podrían ser desfavorables para la sobrevivencia de las plántulas en comparación

con otra estación del año. Por el contrario, un tiempo de germinación más tardío evitaría la emergencia inmediata de las plántulas si las condiciones de la época de dispersión de semillas son poco propicias para su sobrevivencia; sin embargo, aumentaría la probabilidad de que las semillas almacenadas en el suelo pierdan viabilidad o sean depredadas. El retraso o el tiempo promedio de germinación de una especie sería el resultado de un compromiso entre ambos escenarios ambientales.

A continuación presentaremos un resumen de las evidencias que apoyan los argumentos no adaptativos (restricciones filogenéticas, de diseño e históricas) y las evidencias que apoyan argumentos adaptativos para explicar la evolución de los tiempos de germinación de las semillas en una comunidad de plantas.

2.1 Condicionante filogenética y de diseño

Debido a la ausencia de estudios que relacionen directamente algún estimador del tiempo de germinación, como fueron definidos en la Fig. 1, con factores filogenéticos o de diseño, se discutirán las evidencias de condicionantes filogenéticos respecto a rasgos generales de la germinación de las semillas; por ejemplo, tasa de germinación, temperatura óptima de germinación, tipos de latencia.

En un estudio comparativo de la biología de la germinación en especies de la flora de Sheffield, Inglaterra, Grime et al. (1981) encontraron que las tasas de germinación de las especies de cinco familias analizadas eran más similares entre especies dentro de cada familia que entre familias. Esta evidencia sugiere que existiría un fuerte condicionante filogenética en la biología de la germinación de las semillas de una comunidad de plantas.

Siete especies del género *Alstroemeria* que crecen en distintos ambientes, desde la costa a la zona alpina en la región templada de Sudamérica, presentaron una alta similitud en los rangos térmicos favorables para la germinación de sus propágulos

(Thompson et al. 1979). Este resultado también sugiere que la respuesta de la germinación a la temperatura es un rasgo conservativo de las semillas, condicionado por la cercanía filogenética de las especies del género *Alstroemeria*.

Treinta y dos especies herbáceas de la familia Asteraceae de la región este de Norteamérica poseen el extremo superior de su rango de germinación in vitro sobre los 30°C (Baskin et al. 1993). Esta característica no está asociada con las condiciones térmicas de la época de germinación de estas especies en su hábitat natural. Los autores sugieren que la temperatura máxima de germinación podría ser un rasgo conservativo, asociado a condiciones ambientales que estas especies experimentaron en períodos cálidos del Terciario. La característica de la respuesta germinativa de las semillas de Asteraceas de Norteamérica, son relativamente estables y podrían no tener relación con regímenes selectivos actuales. Otra evidencia de estabilidad filogenética en Asteraceas, es que la mayoría de sus especies anuales y perennes, en la región templada este de Norteamérica, presentan un marcado retraso de la germinación, respecto a la dispersión. Comienzan a germinar al inicio de la siguiente estación de crecimiento, después del invierno, a diferencia de otras familias de plantas de esta misma región, que germinan en otoño o finales de invierno (Baskin et al. 1993).

La mayoría de las especies pertenecientes a géneros con distribución Artico-Terciaria, que habitan los bosques deciduos del este de Norteamérica, poseen características de la germinación similares a sus congéneres que habitan actualmente el este Asiático (Stoltz & Snyder 1985, Baskin & Baskin 1989). Por ejemplo, los géneros *Panax* y *Jeffersonia* tienen especies en el este de Norteamérica y en el este de Asia cuyas semillas tienen épocas de dispersión y de germinación idénticas. Las semillas de estos géneros, que son dispersadas durante veranos secos y cálidos, necesitan pasar por una estratificación en calor (15-20°C) y posteriormente por una estratificación en frío (0-

10°C), antes de iniciar la germinación. La presencia del mismo tipo de fenología de la germinación en especies de géneros disyuntos, con similar distribución Artico-Terciaria, sugiere que el patrón temporal de la germinación de estas especies se remonta al menos al período Terciario (Baskin et al. 1995) y es un rasgo de gran estabilidad evolutiva.

Por otro lado, la fisiología de la germinación puede estar condicionada por características estructurales y de diseño de las semillas o de las plantas. La forma de vida herbácea se ha asociado a ciertas características de la germinación como, altas tasa de germinación y aumento del porcentaje de germinación debido a un almacenamiento de semillas deshidratadas (Grime et al. 1981). Varios estudios han asociado la masa de las semillas con ciertas características de la germinación; tales como el retraso de la germinación respecto de la dispersión (Thompson & Grime 1979, Foster 1986, Thompson 1987), la época de germinación (Grime et al. 1981, Silverstowen 1981, Foster 1986), o el período de emergencia de las plántulas (van der Valk 1974, Buckley 1982). En especies de coníferas de Norteamérica, Anderson & Winterton (1996) demostraron que las especies de semillas de menor tamaño germinaban antes y en mayor porcentaje que las de mayor tamaño, debido a que en las primeras existe una mayor superficie de contacto con el sustrato húmedo, y por tanto, mayor tasa de imbibición. Las semillas de mayor tamaño podrían presentar una mayor dificultad para obtener suficiente cantidad de agua para germinar, debido a su baja relación superficie/volumen, relación que declina con el aumento del tamaño de las semillas.

2.2 Condicionantes ecológicas

La correlación entre la variación de un rasgo y la variación ambiental sugiere selección natural. El enfoque de la biología de la germinación más tradicional, correlaciona las características de la germinación con un régimen selectivo o con el ambiente actual de las

plantas (Angevine & Chabot 1979, Keeley 1991). Se ha postulado que en ambientes con alta variabilidad intra o interanual existiría una fuerte selección de mecanismos de dispersión en el tiempo. El mejor ejemplo es el caso de las plantas anuales del desierto que producen semillas con germinación retardada con respecto a la dispersión y en su mayoría forman bancos de semillas (Vidiella 1992). En ambientes de baja variabilidad intra o interanual y muy variables en el espacio, la selección favorecería mecanismos de dispersión espacial, tal como en el caso de árboles en bosques tropicales húmedos, que producen en su mayoría semillas que germinan inmediatamente después de la dispersión espacial (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). Sin embargo, la mayoría de los ambientes presentan condiciones intermedias, con distintos grados de estacionalidad, por lo que se espera encontrar representados en las comunidades de plantas ambos tipos de mecanismos de dispersión, dependiendo de las características del ambiente y de las especies componentes (Elmqvist & Cox 1996).

El agente dispersante de las semillas es parte del régimen selectivo de las plantas. Se ha propuesto que el retraso de la germinación dependería de la naturaleza del vector que dispersa la semilla de las plantas (Cook 1980, Garwood 1983). Las semillas, dispersadas por vertebrados frugívoros, que deben atravesar el tracto digestivo del dispersante, presentaría una germinación retardada respecto al tiempo de dispersión ya que la germinación vivípara o germinación inmediata de las semillas sería afectada negativamente por el paso del propágulo por el tracto digestivo.

Las evidencias relacionan comúnmente la magnitud del retraso de la germinación con la época de dispersión de las semillas. En zonas templadas y alpinas, donde las lluvias del invierno caen en forma de nieve y cubren el suelo por gran parte de la temporada, las especies que dispersan sus propágulos durante o inmediatamente antes del invierno exhiben un retraso de la germinación hasta el inicio de la primavera (Amen 1966, Grime

et al. 1981, Silverstowen 1982, Read 1989, Bouwmeester & Karssen 1992). Otro patrón de dispersión temporal está presente en plantas del trópico estacional (Garwood 1983); las especies que dispersan sus semillas al final de la época húmeda o al comienzo de la época seca, presentan un tiempo promedio de germinación mayor que las especies que dispersan sus propágulos en plena época húmeda.

La correlación entre el tipo de hábitat y el tiempo de retraso de la germinación podría interpretarse como una evidencia de selección. Los sitios abiertos favorecerían a las llamadas especies colonizadoras que presentarían rasgos que les permiten una rápida germinación, la emergencia inmediata y el establecimiento y crecimiento vegetativo acelerado (Ng 1978, Bazzas & Pickett 1979, Vázquez-Yanes & Guevara-Sada 1985). Las especies arbóreas que se establecen bajo el dosel poseen una mayor habilidad competitiva y presentan menores tasas de germinación y de crecimiento vegetativo que las especies pioneras.

Un grupo de evidencias que podría interpretarse como adaptativas es la correlación positiva entre retraso de la germinación y la cantidad de recursos que las semillas almacenan (Cook 1980, Venable & Lawlor 1980, Venable & Brown 1988, Tripathi & Khan 1990). Se ha postulado que las especies de semillas pequeñas con pocos recursos almacenados y disponibles para el establecimiento exitoso de las plántulas en ambientes relativamente desfavorables, seleccionarían un incremento del retraso del inicio de la germinación, para cuando las condiciones del ambiente sean poco competitivos y con alta disponibilidad de recursos.

También se ha encontrado una asociación entre el retraso de la germinación y la longevidad de los adultos. Rees (1993, 1994) postuló que las especies con adultos de vida prolongada amortiguan la variación ambiental y, por tanto, sus semillas no estarían forzadas a aumentar el retraso de la germinación o "evitar" ambientes relativamente

desfavorables. Por el contrario, las especies menos longevas habrían seleccionado un incremento del retraso de la germinación, para cuando las condiciones ambientales sean relativamente favorables (Rees 1996).

En conclusión, existen evidencias para sugerir que la extensión del retraso de la germinación y la extensión de la época de germinación (Fig. 1) serían en parte el resultado de determinantes ecológicos que afectan la sobrevivencia de las semillas y la sobrevivencia de las plántulas recién emergidas. Estos determinantes serían principalmente: 1) la naturaleza del agente dispersante de las semillas, 2) condiciones ambientales del tiempo de la dispersión de las semillas, 3) condiciones del hábitat donde las semillas son dispersadas y las plántulas emergen; y 4) características de las semillas y de las plantas como: cantidad de recursos nutritivos de la semilla, y el número de semillas que produce una planta a lo largo de su vida.

3 Comunidad del bosque templado de Chiloé

Existen abundantes antecedentes bibliográficos sobre las características de la germinación en plantas leñosas del bosque templado del sur de Chile, comunes en los bosques de Chiloé (Donoso & Cabello 1978, Donoso et al. 1980, Ramírez et al. 1980, Grinbergs et al. 1986). En estos estudios, la germinación en especies arbóreas, ha sido abordada principalmente con objetivos prácticos de propagación. No se ha desarrollado un marco ecológico conceptual que sirva de referencia para entender los mecanismos y patrones de germinación encontrados en especies comunes del bosque de Chiloé. Además, las características de la germinación de especies no arbóreas son menos conocidas (Ramírez et al. 1980, Figueroa et al. 1996) y se desconoce la época de germinación en terreno para la mayoría de las especies leñosas.

Un estudio comparativo de la biología de la germinación en la flora de Chiloé tiene un gran interés teórico debido a que:

- a) Son bosques ricos en especies, en los cuales está presente más del 70% de la flora del sur de Chile (Villagrán & Hinojosa 1997).
- b) En estos ecosistemas forestales se presentan especies con variados mecanismos de dispersión de semillas (Armesto & Rozzi 1989).
- c) En estos bosques crecen especies de variadas formas de vida, hierbas, enredaderas, epífitas, arbustos y árboles. (Aravena 1991, Arroyo et al. 1996).
- d) Existe información cuantitativa sobre la fenología de floración y fructificación para una parte importante de las especies (Smith-Ramírez & Armesto 1994).
- e) La flora del bosque está compuesta por un ensamble de especies pertenecientes a tres distintos y bien definidos dominios biogeográficos (endémico, neotropical y austral) y un grupo caracterizado por su amplia distribución (Arroyo et al. 1996).
- f) Los bosques templados del sur de Sudamérica han estado aislados desde el Terciario superior (Arroyo et al. 1996, Villagrán & Hinojosa 1997). La evolución de la flora actual durante aproximadamente los últimos tres millones de años ha sido el resultado de diversificaciones y principalmente extinciones dentro de un área geográfica con una historia biogeográfica conocida en muchos aspectos.
- g) La flora del bosque de Chiloé representa uno de los ecosistemas naturales mejor conservados del bosque siempreverde de baja altitud del sur de Chile.

Todas estas características convierten a Chiloé en una región de gran interés para estudios evolutivos y biogeográficos. Sin embargo, el número pequeño de especies por género en la vegetación de Chiloé, dificulta el estudio comparativo. La conformación de una isla biogeográfica desde el Terciario superior, con recurrentes glaciaciones y desglaciaciones durante el Cuaternario, que redujeron la vegetación en más de una

oportunidad histórica a pequeños refugios sobre la cordillera de la costa, probablemente provocó elevadas tasas de extinción. Esta historia conformó una flora con géneros y familias muy pobre en especies. Incluso algunas familias son monoespecíficas (e.g. Aextoxicaceae, Gomortegaceae). Esta característica limita la posibilidad de comparaciones intergenéricas e interfamiliares; sin embargo, permite comparar la historia de vida de unidades taxonómicas superiores a la jerarquía familiar. Cualquier correlación entre atributos de historia de vida (e.g. características de la germinación de las semillas) y la filiación taxonómica encontrados en taxa superior al nivel de familia, reforzaría la relevancia de la condicionante filogenética.

4 PREGUNTA GENERAL Y OBJETIVOS

Este estudio está enmarcado en la pregunta general: ¿En que medida los estimadores del tiempo de germinación de las semillas responden a condicionantes filogenéticas, biogeográficas, de diseño/estructural y ecológicas, en especies del bosque templado de Chiloé?

Los objetivos generales son:

- 1.- Caracterizar los patrones de variación de los estimadores del tiempo de la germinación de semillas y la época de germinación de semillas, en especies del bosque templado de Chiloé, mediante ensayos de laboratorio y terreno.
- 2.- Evaluar en que medida la variación de los estimadores del tiempo de la germinación de semillas en especies del bosque templado de Chiloé dependen de condicionantes históricos/estructurales, es decir, diferencias por filiación taxonómica, distribución biogeográfica y restricción de diseño y estructural (asociadas al tamaño de las semillas y forma de vida).
- 3.- Evaluar en que medida la variación de los estimadores del tiempo de germinación de semillas dependen de selección en el ambiente actual de las plantas, asociada a la naturaleza del vector de dispersión espacial de las semillas, a las condiciones ambientales imperantes en el momento de la dispersión espacial de las semillas y al tipo de hábitat donde emergen las plántulas.
- 4.- Discutir la importancia relativa de los efectos filogenético, biogeográfico, de diseño/estructural y correlaciones ambientales en la variación interespecífica de los estimadores del tiempo de germinación y la época de germinación de las semillas en la flora del bosque templado de Chiloé.

5 HIPÓTESIS

Hipótesis 1. *Condicionante filogenética*

Las características estructurales e historia de vida del ancestro común condicionarían los rasgos de los taxa actuales de un clado. En consecuencia, los estimadores del tiempo de germinación no variarían entre las especies independientemente de su filogenia. Si la variación de los estimadores del tiempo de germinación está sujeta a una fuerte restricción filogenética, entonces las especies agrupadas en una misma categoría taxonómica, en la medida que esta refleja cercanía filogenética, presentarían en promedio diferentes valores para los estimadores del tiempo de germinación que especies de distintos grupos taxonómicos. El modelo nulo que será sometido a prueba supone que hay una probabilidad más alta que las restricciones filogenéticas generen diferencias en los estimadores del tiempo de germinación entre grupos taxonómico.

Hipótesis 2. *Condicionante biogeográfica*

La flora de Chiloé, como la del bosque templado del sur de Chile, tiene tres orígenes definidos: neotropical, austral/antártico y endémico. El aislamiento de la flora templada del sur de Chile, que data del Terciario superior, permitiría evaluar si el origen biogeográfico es un condicionante de la variación de los estimadores del tiempo de germinación de las semillas. Todo el ensamblaje comunitario del sur de Chile ha sido afectado, por lo menos durante todo el Pleistoceno por perturbaciones ambientales y cambios climáticos similares que podrían haber producido una convergencia entre las floras de distinto origen que lo conforman. Si los estimadores de la germinación de las especies del bosque del sur de Chile, aisladas desde el Terciario superior, han sido conservativos, entonces las especies agrupadas en elementos biogeográficos diferentes

presentarían diferentes estimadores del tiempo de germinación. Por el contrario, si los procesos microevolutivos han influido en los estimadores del tiempo de germinación se esperaría una convergencia de este carácter entre floras de distinto origen.

Hipótesis 3. Condicionante de diseño/estructural

3.1. *Tamaño y peso de las semillas.* Los estimadores del tiempo de germinación pueden estar afectados por el diseño de las semillas. El tamaño del propágulo afecta la proporción de su superficie que está en contacto con un sustrato húmedo, por lo tanto podría afectar la tasa y el porcentaje de germinación de las semillas. Este determinante es definido como un efecto alométrico o de la relación superficie de imbibición/volumen de la semilla. Semillas grandes presentarían mayor dificultad para la imbibición de agua debido a su baja relación superficie/volumen. Si los estimadores del tiempo de germinación son afectados por la relación alométrica superficie/volumen de las semillas, entonces las especies con semillas grandes y pesadas presentarían estimadores del tiempo de germinación mayores a las especies con semillas más pequeñas y livianas.

3.2. *Forma de vida.* Otro determinante estructural de las plantas que podría afectar los estimadores del tiempo de germinación de las semillas es la forma de vida de las plantas. La presencia de crecimiento primario o secundario en las plantas, es una de las características más conspicuas del desarrollo que distingue las plantas leñosas de las herbáceas. Esta característica estructural está asociado principalmente a la longevidad y al tamaño del individuo adulto. Se propone en esta hipótesis un compromiso adaptativo entre el retraso de la germinación y la longevidad de la planta que estaría asociada a su forma de vida. En condiciones ambientales poco propicias para la sobrevivencia de las plantas, las especies menos longevas (e.g. hierbas), que no amortiguan la variación

ambiental, presentarían un retraso mayor en el tiempo de inicio de germinación que las semillas de especies más longevas (e.g. árboles), capaces estas últimas de amortiguar rangos amplios de variación ambiental.

Hipótesis 4. *Condicionantes ecológicas/microevolutivas.*

Las especies pueden presentar rasgos morfológicos y fisiológicos comunes debido a que están sujetas a presiones selectivas similares en su ambiente local. Estos efectos se interpretan como microevolutivos (Stearns 1992). Esta tesis evaluará tres condicionantes ecológicos de los estimadores de la germinación: 1) los mecanismos de dispersión espacial de las semillas, 2) la época de dispersión espacial de las semillas y 3) el hábitat de establecimiento de las plántulas. Las tres hipótesis son propuestas a continuación:

4.1. *Mecanismos de dispersión en el espacio.* La dispersión biótica retrasaría el tiempo de inicio de la germinación, seleccionando características de las semillas que eviten la germinación vivípara o temprana y por tanto la digestión del propágulo viable por los animales dispersores. Estructuras externas como el pericarpo o testa impermeables al agua y presencia de inhibidores químicos, pueden limitar el crecimiento inicial y la maduración del embrión en la semilla. Las especies con síndrome de dispersión de semillas endozoócoros tendrían en consecuencia, un tiempo de inicio de germinación más tardío que las especies con otros síndromes de dispersión (anemocoría, hidrocoría, etc.),

4.2. *Epoca de dispersión en el espacio.* La región de Chiloé se ubica en el límite sur de la zona de influencia mediterránea, por lo que existe una marcada estacionalidad en los períodos de lluvia. La menor precipitación en los meses de verano en la región de Chiloé generaría condiciones adversas para la sobrevivencia de las plántulas recién establecidas

(Castro et al. 1996). La estacionalidad de las condiciones favorables para el establecimiento de plántulas ejercería una presión selectiva sobre los estimadores del tiempo de germinación de las semillas, en particular en especies que dispersan sus propágulos en verano o a finales de la primavera. Si esta proposición es cierta, entonces las especies que dispersan sus propágulos en los meses de verano, más secos en la región de Chiloé, tendrían un tiempo de inicio de la germinación más tardío que las especies que dispersan sus semillas en la época húmeda.

4.3. *Hábitat de las plántulas.* Las especies que se establecen en sitios abiertos presentan características ecofisiológicas y estructurales que les permiten colonizar con rapidez los claros del dosel. Las semillas que germinan en condiciones de luz son de tamaño pequeño, con pocos recursos almacenados y germinan apresuradamente provocando un acelerado establecimiento de las plántulas, que además poseen altas tasas de crecimiento (Bazzaz & Pickett 1980). Por el contrario, las plantas que crecen bajo el dosel arbóreo poseen semillas grandes, con abundantes recursos almacenados, con una mayor habilidad competitiva, y, por tanto, no sufrirían una presión para establecerse y crecer aceleradamente (Olf et al. 1994). Si esta proposición es cierta, entonces las plantas que se establecen en sitios abiertos presentarían estimadores del tiempo de inicio de germinación menores que las plantas que se establecen bajo el dosel.

MATERIALES Y METODOS

1 Area de estudio

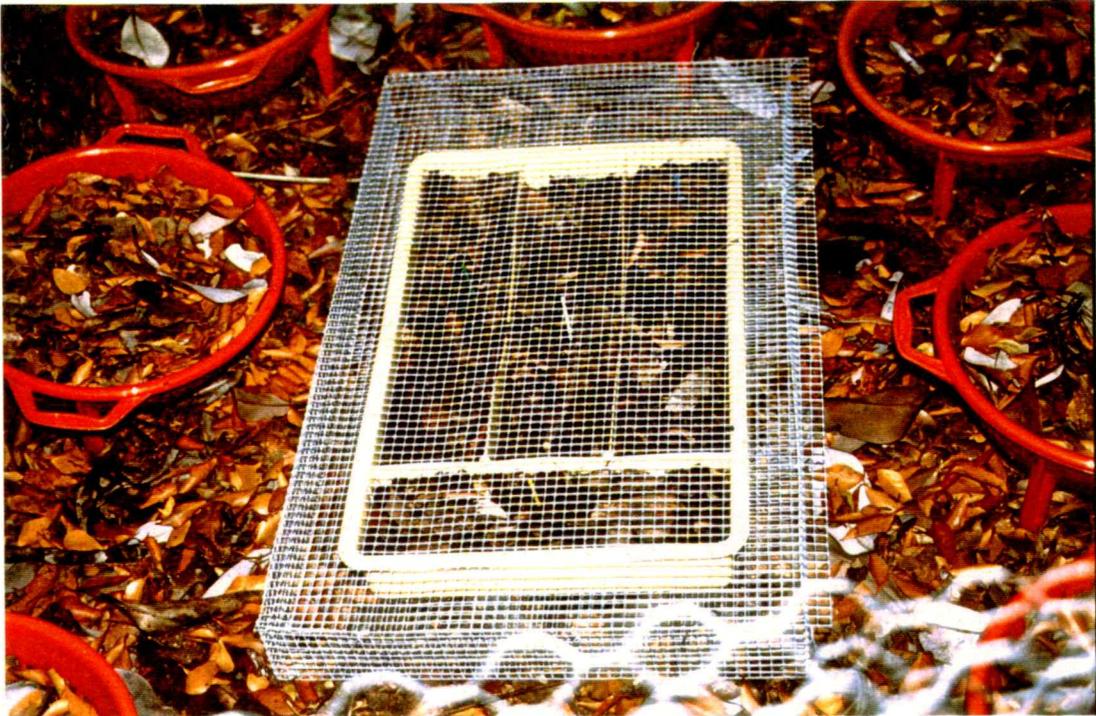
Las colecciones de las semillas se realizaron principalmente en la localidad de Huelden (41° 55' S-73° 32' O) que se ubica en la costa noreste de la Isla Grande de Chiloé (Bahía de Linao) a una altura de 30 m s.n.m., y a una distancia aproximada de 11 km de Chacao. Adicionalmente, se colectaron semillas en la localidad de Piruquina (42° 24' S-74° 49' O), ubicada a 14 km al noroeste de Castro -entre 150 y 200 m s.n.m. en la vertiente oriental de la Cordillera de Piuchué -y en la "Estación Biológica Senda Darwin", situada a 10 km al Este de Ancud, junto a la Ruta 5, en el sector El Quilar (Fig. 2).

El clima del Archipiélago de Chiloé es templado húmedo con una fuerte influencia oceánica. La precipitación promedio anual en Morro Lobos, la estación meteorológica más cercana a Huelden, es de 2245 mm, y en Castro, la estación más cercana a Piruquina, es de 1595 mm. La temperatura promedio anual en Morro Lobos es 9,5°C y en Castro es de 11,6°C . En los sectores de menos altitud de la Isla Grande se presenta una fuerte influencia mediterránea, traducida en menores precipitaciones en los meses de verano (Fig. 3); el 75% de las precipitaciones se registran entre marzo y septiembre (di Castri y Hajek 1976).

Los bosques de tierras bajas y de mediana altitud de Chiloé son del tipo siempreverde de hoja ancha (Veblen y Schegel 1982), poblados por grandes árboles emergentes de especies como *Nothofagus* spp, *Weinmannia trichosperma* Cav, *Laureliopsis philippiana* Losser y *Eucryphia cordifolia* Cav, que alcanzan hasta los 40 m de altura con un subdosel rico en Mirtáceas (Donoso et al. 1984, Donoso et al. 1985, Armesto y Figueroa 1987). El dosel, es muy rico en epífitas, incluyendo Bromeliáceas, helechos y enredaderas leñosas. Los arbustos, son comunes en sitios abiertos y márgenes



Paisajes de borde en bosques secundarios aledaños a sitios de pastoreo, Huelden, Chiloé.



Monitoreo de emergencia de plántulas. Las siembras de semillas se realizaron en bandejas plásticas bajo el dosel semiabierto de un bosque secundario en la “Estación Biológica Senda Darwin”, Ancud, Chiloé.



Figura 2. Mapa de la Isla Grande de Chiloé, tomado de di Castri & Hajek (1976). Se indican con círculos los sitios de estudio, con cuadrados las ciudades principales y con triángulos las estaciones meteorológicas.

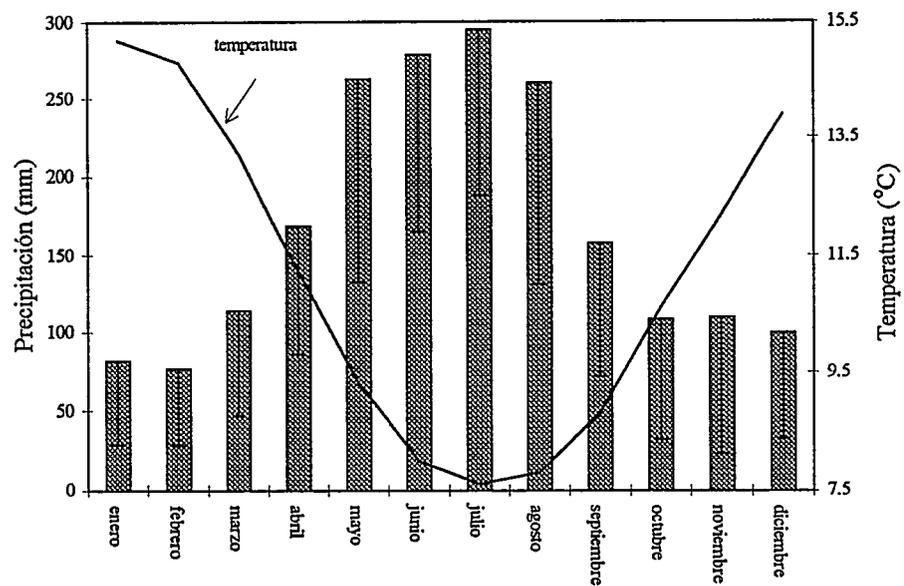


Figura 3. Precipitación promedio mensual en la estación meteorológica de Castro desde 1912 hasta 1968 (la barra indica -I.D.E.) y temperatura promedio mensual en la estación meteorológica de Puerto Montt desde 1911 a 1950.

de bosques, pero están ausentes bajo el dosel. En el sotobosque hay abundantes plántulas de especies arbóreas sombra-tolerantes (Armesto y Figueroa 1987, Armesto y Fuentes 1988), y un escaso número de especies de hierbas y plantas no vasculares.

Durante los últimos 50 años los bosques de tierras bajas han sido extensamente fragmentados y alterados por la acción humana, a través de tala, quema y pastoreo. En estas áreas se ha generado un mosaico, con grandes áreas cubiertas con pastizales para la actividad ganadera adedaña a campos agrícolas. Estas áreas intervenidas están muchas veces rodeadas por una vegetación boscosa secundaria, constituida por especies arbóreas y arbustivas como *Drimys winteri* J.R. et G. Forster, *Rhaphithamnus spinosus* (A.L. Juss.) Mold., *Berberis* spp., Ericáceas y Mirtáceas.

2 Experimentos

La secuencia experimental seguida en esta tesis se presenta en el diagrama de flujo de la Fig. 4, el cual presenta la siguiente secuencia: a) Colecta de las semillas, b) Experimentos de terreno, c) Experimentos de laboratorio y d) Determinación del tiempo de emergencia de plántulas y del tiempo de germinación de semillas en laboratorio.

2.1 Colecta de las semillas

Se colectaron frutos maduros directamente desde las plantas. Las colectas se realizaron mensualmente, a través de todo el año 1995 y primeros meses de 1996 (Tabla 1). Para cada especie la colecta se hizo en el mes de su máxima fructificación, de acuerdo a la fenología de Smith-Ramírez & Armesto (1994). Se colectaron entre 500 y 1000 frutos

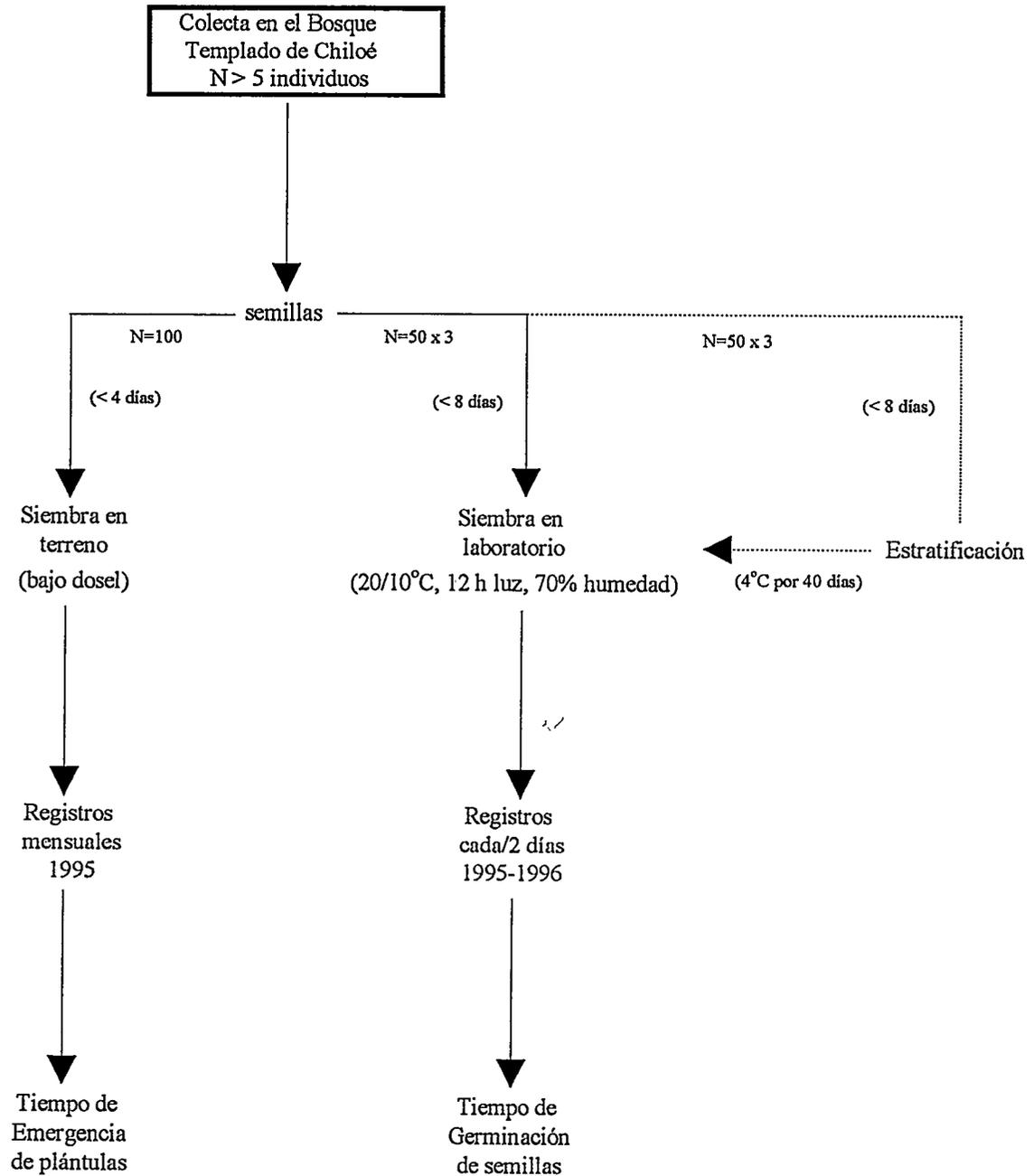


Figura 4. Diagrama de flujo de la investigación

Tabla 1. Especie, familia, fecha de colecciones y localidad de Chiloé donde se realizaron las cosechas de las semillas, entre diciembre de 1994 y 1996.

Especie	Familia	Fecha colecta	Localidad colecta
<i>Acrisione denticulata</i>	Asteraceae	dic-95	Piriquina
<i>Aextoxicon punctatum</i>	Aextoxicaceae	mar-95	Huelden
<i>Amomyrtus luma</i>	Myrtaceae	en-95	Huelden
<i>Amomyrtus meli</i>	Myrtaceae	feb-95	Huelden
<i>Aristotelia chilensis</i>	Elaeocarpaceae	en-95	Huelden
<i>Azara lanceolata</i>	Flacourtiaceae	en-96	Piriquina
<i>Baccharis patagonica</i>	Asteraceae	dic-94; en-96	Huelden
<i>Baccharis racemosa</i>	Asteraceae	en-96	Piriquina
<i>Baccharis sphaerocephala</i>	Asteraceae	mar-96	Quinchao
<i>Berberis buxifolia var 1</i>	Berberidaceae	en-96	Piriquina
<i>Berberis buxifolia var 2</i>	Berberidaceae	en-96	Piriquina
<i>Berberis darwinii</i>	Berberidaceae	dic-94	Huelden
<i>Caldcluvia paniculata</i>	Cunoniaceae	mar-95	Huelden
<i>Elytropus chilensis</i>	Apocynaceae	may-95	Huelden
<i>Embothrium coccineum</i>	Proteaceae	feb-95	Huelden
<i>Escallonia rubra</i>	Saxifragaceae	may-95	Huelden
<i>Eucryphia cordifolia</i>	Euphorbiaceae	abr-95	Huelden
<i>Fascicularia bicolor</i>	Bromeliaceae	en-96	Quilar
<i>Fuchsia magellanica</i>	Onagraceae	en-95	Huelden
<i>Gaultheria insana</i>	Ericaceae	mar-95	Huelden
<i>Gaultheria mucronata</i>	Ericaceae	en-95; feb-95	Huelden
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	Ericaceae	en-95	Huelden
<i>Gevuina avellana</i>	Proteaceae	mar-95	Huelden
<i>Gratiola peruviana</i>	Scrophulariaceae	jul-95	Huelden
<i>Greigia landbeckii</i>	Bromeliaceae	mar-96	Ancud
<i>Griselinia recemosa</i>	Cornaceae	mar-95	Huelden
<i>Gunnera chilensis</i>	Gunneraceae	may-95	Huelden
<i>Hedyotis salzmanni</i>	Rubiaceae	may-95	Huelden
<i>Hydrangea serratifolia</i>	Hydrangeaceae	mar-95	Huelden
<i>Juncus procerus</i>	Juncaceae	nov-95	Huelden
<i>Laureliopsis philippiana</i>	Monimiaceae	mar-95	Huelden
<i>Lepidoceras kingii</i>	Loranthaceae	may-95	Huelden
<i>Libertia sp</i>	Iridaceae	mar-96	Huelden
<i>Lomatia ferruginea</i>	Proteaceae	may-95	Huelden
<i>Luma apiculata</i>	Myrtaceae	mar-95; abr-9	Huelden
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	Philesiaceae	feb-95	Huelden
<i>Luzuriaga radicans</i>	Philesiaceae	abr-95	Huelden
<i>Mitraria coccinea</i>	Gesneriaceae	feb-95	Huelden
<i>Myrceugenia ovata</i> variedad <i>nannophylla</i>	Myrtaceae	dic-95	Piriquina
<i>Myrceugenia ovata</i> variedad <i>ovata</i>	Myrtaceae	agto-95	Huelden
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	Myrtaceae	agto-95	Huelden
<i>Myrceugenia planipes</i>	Myrtaceae	dic-94; en-95	Huelden
<i>Myrteola nummularia</i>	Myrtaceae	feb-95	Huelden
<i>Nertera granadensis</i>	Rubiaceae	feb-95	Huelden

Tabla 1. Continuación.

Especie	Familia	Fecha colecta	Localidad colecta
<i>Ovidia pillópilló</i>	Thymelaeaceae	mar-96	Piriquina
<i>Podocarpus nubigena</i>	Podocarpaceae	nov-95	Huelden
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	Araliaceae	en-95	Huelden
<i>Ranunculus muricatus</i>	Ranunculaceae	mar-96	Huelden
<i>Relbunium hypocarpium</i>	Rubiaceae	en-95	Huelden
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	Verbenaceae	feb-95	Huelden
<i>Ribes magellanicum</i>	Grossulariaceae	en-96	Piriquina
<i>Sophora microphylla</i>	Fabaceae	nov-95	Huelden
<i>Tepualia stipularis</i>	Myrtaceae	agto-95	Huelden
<i>Tristerix corymbosus</i>	Loranthaceae	en-95	Huelden
<i>Ugni candollei</i>	Myrtaceae	mar-95	Huelden
<i>Ugni molinae</i>	Myrtaceae	abr-95	Huelden

por especie. Cuando fue posible, se colectaron frutos de por lo menos 5 individuos distintos por especie. Se cuidó que los individuos estuvieran alejados entre sí por más de 50 metros. Se realizó una primera selección desechando los frutos vacíos, aquellos en evidente mal estado sanitario y aquellos atacados por herbívoros.

La estimación de la viabilidad de las semillas recién colectas (Anexo 1), con el método del Tetrazolium, fueron obtenidos de Arroyo et al. (datos no publicados), que trabajaron durante el año 1996 en bosques secundarios de Chiloé ubicados en la "Estación Biológica Senda Darwin".

2.2 Experimentos en terreno

Las semillas, desprovistas de toda estructura, pulpa o material anexo, se sembraron en bandejas plásticas sobre suelo extraído del bosque secundario de la "Estación Biológica Senda Darwin". Se eligieron aleatoriamente cien semillas por especie, antes del cuarto día transcurrido desde la cosecha de los frutos. Cuando las

semillas eran muy pequeñas, el número de semillas sembradas por especie no pudo ser determinado con exactitud y se cuidó que las semillas excedieran las 100 unidades (Tabla 3). Se sembraron 40 especies.

Para proteger a las semillas de la depredación, las bandejas plásticas se cubrieron con mallas de alambre de gallinero. Las bandejas se colocaron bajo el dosel semi abierto de un parche de bosque secundario en la "Estación Biológica Senda Darwin" y las semillas quedaron semi enterradas en suelo extraído del mismo fragmento de bosque elegido para las siembras. Es necesario notar que las condiciones luminosas no fueron necesariamente iguales al ambiente bajo el dosel de un bosque maduro. Las semillas se regaron sólo al comienzo del ensayo, es decir sólo una vez, cuando las semillas recién se habían sembrado. Posteriormente, recibieron sólo la lluvia natural o humedad ambiental. Se realizaron registros de emergencia mensualmente durante todo el año 1995. Con este experimento se pudo determinar el tiempo transcurrido medido en meses entre la siembra y la emergencia de las plántulas, el mes del año en que ocurrió la máxima emergencia de plántulas y la extensión del período total de la emergencia de plántulas para cada especie sembrada.

2.3 Experimentos en laboratorio

Las semillas de cada especie fueron extraídas de los frutos. Las semillas de todos los individuos colectados de cada especie fueron mezcladas y secadas al aire en el laboratorio por 24 horas antes de la siembra.

Se eligieron aleatoriamente y se pesaron alrededor de 20 semillas por especie para obtener la masa promedio de las semillas por especie (Anexo 2). La siembra en laboratorio se realizó antes del octavo día desde la colecta en terreno.

Por cada una de las especies colectadas se eligieron 150 semillas al azar que fueron sembradas en placas Petri de vidrio de 9 cm de diámetro, sobre y bajo papel absorbente humedecido. Las semillas se sembraron en tres placas Petri con 50 semillas cada una, que fueron consideradas como réplicas. Las placas fueron incubadas en una cámara de germinación de ambiente controlado (CPI-01, diseñada por el Ing. Sebastián Bravo, Laboratorio de Electrónica, Facultad de Ciencias). Se eligió un ciclo térmico de 20/10°C, condición que representa el promedio aproximado de verano en la Isla Grande de Chiloé y las condiciones óptimas de germinación para especies templadas. Se utilizó un fotoperíodo de 12 h luz y una humedad relativa del 70% aproximadamente, que permitió mantener las semillas húmedas permanentemente. La intensidad de la luz y la radiación P.A.R. dentro de la cámara de germinación fueron medidos con un Data Logger (Li-cor) de registro continuo. La intensidad de la luz varió entre 4 y 26 W/m². La radiación P.A.R. varió entre 20 y 140 $\mu\text{mol/s m}^2$. Las placas fueron permanentemente rotadas entre las distintas secciones de la cámara de germinación para evitar el efecto de la heterogeneidad interna.

Un segundo grupo de 150 semillas por especie fue estratificado a 4°C durante 40 días en placas Petri sobre y bajo papel húmedo y posteriormente sembradas en las condiciones estandarizadas de la cámara de germinación de ambiente controlado.

Las semillas fueron regadas inicialmente, y cuando fue necesario, con una solución de fungicida (0,1% CAPTAN comercial).

Se consideró que una semilla estaba germinada cuando su radícula u otra estructura (e.g. cotiledones en *Myrceugenia*) eran visibles con lupa o al ojo desnudo. Para registrar una germinación exitosa se siguió el desarrollo de la plántula hasta el completo despliegue de los cotiledones. El conteo de las semillas germinadas se realizó cada 2 días, durante 4 meses y posteriormente bi-semanalmente. Cuando no se observó

una nueva germinación durante sesenta días consecutivos el ensayo se detuvo. Para determinar la viabilidad de las semillas que permanecieron sin germinar y sin daño aparente, al momento de finalizar el ensayo, se sometieron a la prueba del tetrazolium.

3 Estimación del tiempo promedio de germinación

El tiempo promedio de germinación de las semillas para cada especie fue estimado a través del registro del número de semillas germinadas durante todo el ensayo. El tiempo de germinación se definió operacionalmente como el número promedio de días necesarios para la germinación de las semillas. Las semillas sembradas que no germinaron no fueron consideradas para el cálculo de ningún parámetro de la germinación, debido a que no es posible conocer sus historias de vida completas. El tiempo promedio de germinación de cada especie fue calculado como $\sum(G_i \cdot i) / \sum(G_i)$, donde i es el día de la germinación, contando desde el día de la siembra (considerado como día cero) y G_i es el número de semillas germinadas cada día i (Ellis & Roberts 1978).

Debido a que las distribuciones de frecuencia del tiempo de germinación de las especies de Chiloé no presentaron un patrón similar a la distribución de frecuencia normal, el promedio del tiempo de germinación no fue un estimador representativo de toda la población. Para analizar cuantitativamente la distribución del tiempo de germinación de una población de semillas se calcularon estimadores que representan distintos percentiles o proporciones de la distribución completa del tiempo de germinación de la población de semillas de una especie. Se definieron los siguientes estimadores: 1) $T_{10\%i}$ (promedio del tiempo de germinación del 10% inicial del total de semillas germinadas), 2) T_{25ps} (promedio del tiempo de germinación de las primeras 25 semillas germinadas de la población, que representó como promedio, en las especies estudiadas, el 43% de las semillas germinadas), 3) T_{25us} (promedio del tiempo de

germinación de las últimas 25 semillas germinadas de la población), y 4) $T_{10\%f}$ (promedio del tiempo de germinación del 10% final del total de semillas germinadas de la población).

4 Análisis estadísticos

Se comparó el porcentaje promedio de germinación entre semillas sin estratificar y semillas estratificadas en frío, a los 30, 90 días y al finalizar el ensayo de germinación, mediante la prueba de Student, previa transformación arcoseno de los datos de porcentajes (Sokal & Rohlf 1969).

Se comparó la tasa promedio final de germinación (número de semillas germinadas/día) entre semillas sin estratificar y semillas estratificadas en frío mediante la prueba de Student, en cada una de las especies. La tasa de germinación de una especie fue calculada según la fórmula: (N_t/t) ; donde N_t es el número de semillas germinadas que ocurre durante el intervalo de tiempo t , considerando a t máximo como la duración total del ensayo.

Se determinó si el tiempo de germinación en el laboratorio estaba correlacionado con el tiempo de emergencia en terreno mediante una correlación no paramétrica de rango (Scheffler 1980). Las variables dependientes utilizadas en la correlación fueron el tiempo de germinación del 50% de las semillas en condiciones de ambiente controlado y el tiempo del máximo de emergencia en condiciones de terreno.

Se compararon, las distribuciones de frecuencias acumuladas de los estimadores del tiempo de germinación ($T_{10\%i}$, T_{25ps} , T_{25us} y $T_{10\%f}$) para las especies estudiadas de Chiloé mediante pruebas de Kolmogorov-Smirnov. Esta prueba estadística está basada en las diferencias máximas entre dos distribuciones acumuladas (Systat 1992).

En los análisis posteriores, sólo se consideró el estimador del tiempo de inicio de la germinación (T_{25ps}) y el estimador del tiempo de término de la germinación (T_{25us}). Se prefieren estos 2 estimadores en relación a los que representan porcentajes de las semillas germinadas ($T_{10\%i}$ y $T_{10\%f}$), debido a que estos últimos se calculan con diferente número de semillas por especie, lo que introduce un desbalance que afecta las comparaciones.

Las comparaciones entre la distribución de frecuencia mensual de la fructificación máxima y la distribución de frecuencia mensual de la emergencia máxima de las plántulas fue realizada mediante una prueba de *chi-cuadrado* (χ^2).

Todas las evaluaciones de normalidad de las distribuciones de frecuencia del tiempo de germinación fueron realizados con la prueba de Lilliefors, que estandariza la variable dependiente y prueba si esta distribución estandarizada está distribuida normalmente. Esta prueba está referida a la forma de la distribución y no a su localización o escala (Systat, 1992).

5 Método comparativo

Recientemente se han desarrollado varios métodos estadísticos que permiten evaluar la variación de un rasgo independientemente de las relaciones de ancestralidad de los taxa analizados (Harvey & Pagel 1991, Miles & Dunham 1992). Uno de los métodos estima la proporción de la varianza de un rasgo de interés asociada a la proximidad filogenética de los taxa. Esta proporción se define como efecto o restricción filogenética. La varianza residual se considera un efecto de la variación adaptativa (Bell 1989, Kelly & Purvis 1993). Otros métodos se basan en autocorrelaciones independiente de la filogenia, que evalúan la variación de un rasgo debida a supuestas causas adaptativas (Felsenstein 1985).

Este trabajo utilizó el enfoque metodológico de Mazer (1989, 1990), que propone particionar la varianza de un rasgo de interés, a través de un modelo lineal, entre los

factores considerados, tomando en cuenta los efectos de la filiación taxonómica, de rasgos de diseño/estructural y de condicionantes ecológicas de las plantas.

Hay sólo una circunstancia en el cual los análisis de varianza pueden estimar relaciones funcionales o estructurales. Es cuando la aditividad entre los efectos genotípicos y del ambiente son perfectos o casi perfectos. Esto quiere decir que las diferencias entre genotipos (especies) son las mismas en todos los ambientes y las diferencias entre ambientes son las mismas para todos los genotipos (especies) (Levins & Lewontin 1985). Por lo tanto, todos los estudio de biología comparada que utilizan análisis de varianza son realizados bajo el supuesto implícito de la aditividad entre los efectos genotípicos y del ambiente.

Para los análisis comparativos de los estimadores del tiempos de germinación (T_{25ps} y T_{25us}), las especies fueron agrupadas de acuerdo a 7 criterios (Anexo 3):

1) Filiación taxonómica: existen varias clasificaciones filogenéticas generales disponibles para las plantas, basadas en caracteres morfológicos y moleculares (Thorne 1976, Donoghue & Doyle 1989, Dahlgren 1989, Chase et al. 1993), todas útiles para análisis de biología comparativa, y que permiten responder preguntas relativas a efectos de ancestralidad sobre la variación de un rasgo de interés. En este estudio se utilizó la filogenia de Dahlgren (1989), que representa de manera simple la relación filogenética de las familias y ordenes de plantas dicotiledóneas. En este estudio, las especies fueron clasificadas en 5 grupos taxonómicos. Los órdenes representados en Chiloé que están filogenéticamente más cercanos, en el esquema de Dahlgren (1989), fueron clasificados en un grupo taxonómico. Se clasificó el orden Myrtales en un grupo independiente debido a que incluye principalmente la familia Mirtácea, que es la más rica en especies leñosas del bosque templado de Chiloé y todos los antecedentes conocidos permiten sugerir que es un grupo monofilético (Landrum 1981). Las especies de Chiloé estudiadas

fueron agrupadas en: Grupo 1, orden Myrtales; Grupo 2, ordenes Rosales, Proteales, Gunnerales, Fabales, Celastrales; Grupo 3, ordenes Asterales, Santalales y Araliales; Grupo 4, ordenes Ericales, Cornales y Gentianales; Grupo 5, ordenes Ranunculales, Euphorbiales, Malvales y Thymelaeales.

2) Elemento biogeográfico: las especies se agruparon en elemento endémico, géneros que poseen una distribución actual sólo en la región de los bosques templados del sur de Sudamérica; elemento austral, géneros que tienen una distribución actual en el hemisferio sur, incluyendo Chile, Nueva Zelandia, Nueva Caledonia, Tasmania y Australia; elemento neotropical, géneros que tienen una distribución actual en Centro y Sudamérica, y elemento de distribución amplia o cosmopolita (Arroyo et al. 1996, Mabberley 1987). Este último elemento, aunque no corresponde a un grupo homogéneo en cuanto a origen biogeográfico se mantuvo en los análisis para fines comparativos.

3) Peso de las semillas: se distinguieron dos grupos de especies, de acuerdo a la distribución de frecuencia de pesos de las semillas de la flora de Chiloé definidos de modo que hubiese un apropiado balance numérico entre los dos grupos (Fig. 5). Se consideraron especies con semillas pesadas aquellas que presentan un peso sobre 2 mg y semillas livianas las agrupadas bajo ese peso.

4) forma de vida: las especies fueron agrupadas en tres grupos, *i*) árboles, *ii*) arbustos/lianas y *iii*) hierbas/epífitas. Estos tres grupos representan una secuencia de longevidad decreciente.

5) Síndrome de dispersión: las especies fueron agrupadas en dos grupos, de acuerdo al agente dispersor de los propágulos: endozoócoras (dispersados en el tracto digestivo de vertebrados frugívoros) y otros síndromes de dispersión (Armesto & Rozzi 1989).

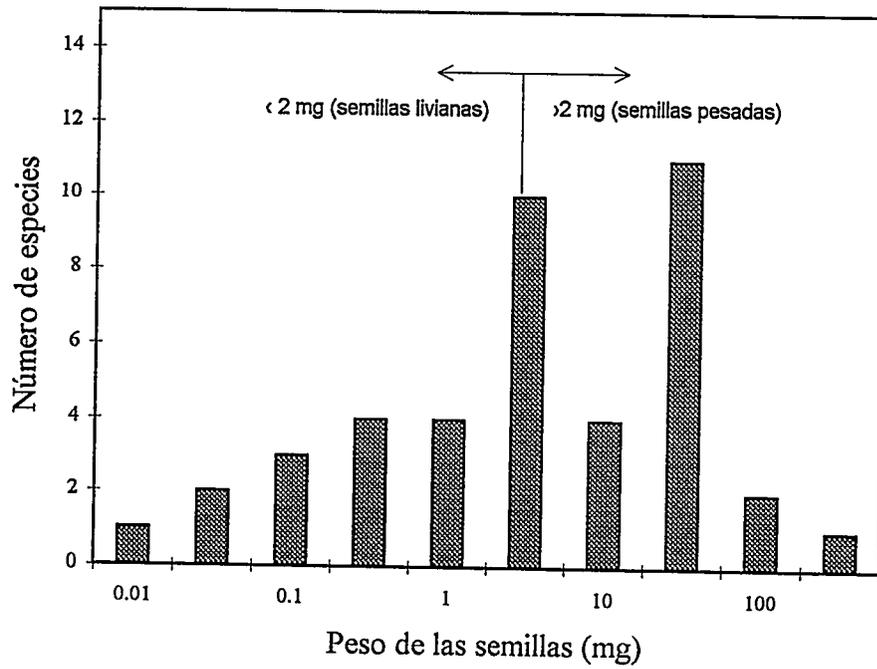


Figura 5. Distribución de frecuencias del peso de las semillas (mg) de especies del bosque de Chiloé. Las flejas indican los rangos considerados para agrupar a las especies según el peso de las semillas. El peso está agrupado en clases log-medio.

6) Época de dispersión: las especies fueron agrupadas en especies que dispersan sus frutos principalmente en la época seca (diciembre, enero y febrero) y especies que dispersan sus frutos preferentemente en la época húmeda (o resto del año) (Smith-Ramírez & Armesto 1994).

7) Hábitat de las plántulas: las especies fueron agrupadas en interior de bosque, es decir plántulas sombra-tolerantes que crecen bajo el dosel arbóreo y margen de bosque (es decir, plántulas sombra-intolerantes que crecen en sitios abiertos o margen de bosque).

Mediante pruebas de Kolmogorov-Smirnov, se realizaron análisis de comparación de frecuencia de los tiempos de inicio y los tiempos de término de la germinación (T_{25ps} y T_{25us}), para las especies agrupadas de acuerdo a cada uno de los siete criterios mencionados anteriormente.

Se consideraron dos tipos de unidades muestrales para los análisis de varianza y se compararon sus resultados. Un tipo de análisis consideró a la unidad muestral como el promedio del estimador de la especie. El otro análisis de varianza consideró a la semilla como la unidad muestral, por tanto en la base de datos se incorporaron 25 semillas por especie. En este último análisis se cuidó de que cada especie, siempre que fuera posible, estuviera representada por el mismo número de semillas (25) para evitar sesgos por representación diferencial. En el primer análisis no se incorpora la varianza intraespecífica, por lo tanto, la razón entre la varianza entre tratamientos y la varianza del error (o estadígrafo F) es más pequeña que esta misma razón para el caso del segundo tipo de análisis de varianza, cuando se considera a la semillas como unidad muestral. Este último análisis incorpora la varianza intraespecífica.

Cuando se analicen los resultados de los análisis de varianza se referirán a los análisis que consideran a la semilla como la unidad muestral, a menos que se especifique lo contrario.

Se determinó si los estimadores del tiempo del inicio (T_{25ps}) y término de la germinación (T_{25us}), diferían entre los grupos definidos por cada una de las 7 agrupaciones anteriormente detalladas, a través de ANDEVAs de 1-vía. Las ANDEVAs de 1-vía estimaron el efecto sobre la varianza de T_{25ps} y T_{25us} de cada uno de los 7 factores evaluados separadamente. También se realizaron ANDEVAs de 2-vías, para detectar el grado de interacción entre pares de factores y ANDEVAs multifactoriales, que entregaron dos tipos de información:

- 1) Estimación del efecto de los 7 factores evaluados conjuntamente sobre la variación de T_{25ps} y de T_{25us} . Para calcular la proporción de la varianza que cada uno de los factores aporta a la varianza del modelo completo, se realizó una serie de ANDEVAs multifactoriales que incluyen todos los factores menos uno (modelo incompleto). Cada una de estas últimas ANDEVAs se comparan con una ANDEVA multifactorial que incluye todos los factores (modelo completo). La diferencia entre la proporción de la suma de cuadrados total explicada por el modelo completo (su R^2) y la suma de cuadrados explicada por el modelo incompleto (su R^2) representa la proporción de la suma de cuadrados totales explicado por el factor que ha sido extraído.
- 2) Permiten detectar asociaciones entre un par de factores. Si en la ANDEVA multifactorial completa, un factor A tiene un valor de R^2 más bajo que en la ANDEVA incompleta donde sólo un factor B ha sido excluido, y en la misma ANDEVA multifactorial completa el factor B tiene un valor R^2 más bajo que en la ANDEVA incompleta donde sólo el factor A ha sido excluido, entonces el incremento en el valor de R^2 del factor A y del factor B en las ANDEVAs incompletas es explicado por una asociación entre los factores A y B (Mazer 1989, 1990). En las ANDEVAs de 1-vía, 2-vías y multifactoriales, se usó $p < 0.01$ para rechazar la hipótesis nula, a menos que se especifique una probabilidad distinta.

Los ANDEVAs exigen distribuciones normales de los datos. La distribuciones de T_{25ps} y T_{25us} para las especies de Chiloé, no presentaron un comportamiento normal (Lilliefors, $p < 0.0005$). Por tanto, los datos fueron transformados. La distribución del logaritmo natural de T_{25ps} es similar a la distribución normal (Lilliefors, $p > 0.05$). Sin embargo, ninguna de las distribuciones de frecuencias de las transformaciones aplicadas a T_{25us} fue similar a la distribución normal. Para analizar la variación de T_{25us} se realizaron Análisis de Varianza de Rango, que tienen propiedades y utilidades similares a la ANDEVA paramétrica común y no exigen normalidad en los datos (Zar 1989).

Las especies Monocotiledóneas se excluyeron de los análisis de varianza y de los análisis de distribución, debido a que estaba representado por un grupo muy pequeño de especies. También fueron excluidas, de los análisis, las especies Dicotiledóneas que presentaron semillas que germinaban sólo cuando eran estratificadas en frío.

RESULTADOS

1 PATRONES DE GERMINACION

1.1 Germinación en laboratorio

En los ensayos de germinación en laboratorio se obtuvieron registros de germinación para 56 taxa del bosque de Chiloé (Tabla 2). Los resultados indican los porcentajes de germinación relativos al total de semillas sembradas. La estimación del número de semillas viables se informa en el Anexo 3.

Se obtuvieron altos porcentajes de germinación final para las semillas sin estratificación en frío. El 63% de las especies colectadas (35 especies) alcanzaron porcentajes de germinación superiores al 50%. El 13% de las especies colectadas (7 especies) alcanzaron porcentajes de germinación menores al 10%. Tomando en consideración sólo las especies para las cuales existe una estimación de viabilidad anterior al ensayo, en el 48% de las ellas (10 especies) germinaron todas sus semillas viables durante el ensayo.

El 32% de las especies (18 especies) registraron tasas de germinación en semillas no estratificadas superiores a 1 semilla/día. El 36% de las especies que fueron estratificadas en frío (15 especies) registraron tasas de germinación superiores a 1 semilla/día (Tabla 2). La tasa de germinación en las especies de Chiloé de semillas no estratificadas variaron entre 0,01 semilla/día (*Luzuriaga radicans*) y 5,2 semillas/día (*Juncus procerus*); y de semillas estratificadas variaron entre 0,01 semilla/día (*Hydrangea serratifolia*) y 4 semillas/día (*Luma apiculata*).

Las semillas de sólo dos especies, *Podocarpus nubigena* y *Elytropus chilensis*, no germinaron bajo ninguna de las condiciones experimentales presentadas en la Tabla 2. Las

Tabla 2. Porcentaje de germinación acumulado a los 30 días, 90 días, final y tasa de germinación acumulada final, ± 1 D.E., para las especies colectadas en el bosque templado de Chiloé, entre diciembre de 1994 y Marzo de 1996. (*)= diferencias significativas (p < 0,05, prueba de student) entre semillas no estratificadas (n/estrat) y semillas estratificadas (estrat) en frío por 40 días. (†)= % de germinación sin réplica. Se realizó una prueba no paramétrica (test de signos). (‡)= % de germinación sin réplica para las semillas estratificadas. (-)= no habían suficientes semillas para realizar los ensayos.

Especie	Porcentaje de germinación						Tasa de germinación (semillas/día)x10	
	30 días		90 días		Final		n/estrat	estrat
	n/estrat	estrat	n/estrat	estrat	n/estrat	estrat		
<i>Acrisone denticulata</i>	40±11	35±10	40±11	44±8	40±11	44±8	12±3	7±1
<i>Aextoxicon punctatum</i>	0	1±2	24±13	64±1*	87±19	85±12	2±1	3±1
<i>Amomyrtus luma</i>	0	0	0.8±1	10±3*	93±6	55±20*	2±0	2±1
<i>Amomyrtus meli</i>	0	4±0	6±2	77±9*	93±10	90±9	2±0	12±3*
<i>Aristotelia chilensis</i>	0	2±1	22±8	39±8*	76±13	64±8	2±0	3±1*
<i>Azara lanceolata</i>	0	-	0.7±1	-	1±2	-	-	-
<i>Baccharis patagonica</i>	24±14	37±18	24±14	37±18	25±14	37±18	4±2	10±4
<i>Baccharis racemosa</i> (†)	19	-	27	-	35	-	12	-
<i>Baccharis sphacrocephala</i> (†)	22	-	23	-	23	-	15	-
<i>Berberis buxifolia</i>	0	22±9*	39±20	56±3	79±9	75±3	2±1	6±1*
<i>Berberis buxifolia</i> var 1 (†)	0	-	1	-	69	-	6	-
<i>Berberis buxifolia</i> var 2 (†)	0	-	1	-	63	-	5	-
<i>Berberis darwinii</i>	0	0	13±4	16±4	52±16	45±11	1±0	1±0
<i>Calcluvia paniculata</i> (†)	0	9*	0	9*	0	9*	0	0,4*
<i>Elytropus chilensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Embothrium coccineum</i>	79±2	91±5*	92±4	99±1*	92±4	99±1	18±1	19±1
<i>Escallonia rubra</i>	46±4	43±11	46±4	43±11	46±4	56±7	11±1	19±4*
<i>Eucryphia cordifolia</i>	85±8	81±1	85±8	81±1	90±4	81±1	27±3	35±2*
<i>Fascicularia bicolor</i>	0	-	13±4	-	94±9	-	3±1	-
<i>Fuchsia magellanica</i>	90±4	94±4	90±4	94±4	95±3	94±4	11±1	39±2*
<i>Gaultheria insana</i>	1±1	0.7±1	7±5	1±1	53±8	7±3*	2±0	0,3±0,2*
<i>Gaultheria mucronata</i>	20±7	30±8	63±10	61±8	63±10	61±8	9±2	9±1
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	50±15	51±3	60±15	63±3	60±15	65±4	6±1	12±2*
<i>Gevuina avellana</i>	0	3±2	3±1	14±4*	35±5	46±16	1±1	2±1
<i>Gratiola peruviana</i>	34±8	33±11	34±8	33±11	34±8	33±11	23±5	6±2*
<i>Greigia landbeckii</i> (†)	0	-	0	-	67	-	2	-

Tabla 2. Continuación.

Especie	Porcentaje de germinación						Tasa de germinación (semillas/día)x10	
	30 días		90 días		Final		n/estrat	estrat
	n/estrat	estrat	n/estrat	estrat	n/estrat	estrat		
<i>Griselinia racemosa</i>	2±0	19±6*	23±5	81±6*	97±4	97±6	6±1	11±1*
<i>Gunnera chilensis</i>	72±4	3±6*	77±4	45±19*	77±4	45±19	13±2	6±3*
<i>Hebeotis salzmannii</i>	0	61±28*	0	61±28*	0	61±28*	0	10±5*
<i>Hydrangaea serratifolia</i>	1±2	0	25±14	1±2*	46±16	1±2*	1±0	0.1±0.2*
<i>Juncus procerus</i>	100±0	-	100±0	-	100±0	100±0	52±4	-
<i>Laureliopsis philippiana</i>	0	0	0	28±7*	0	28±7*	0	1±0*
<i>Leptodermis kingii</i>	0	0	23±5	20±15	23±5	20±15	13±1	16±8
<i>Libertia sp. (†)</i>	0	-	18	-	63	-	6	-
<i>Lomatia ferruginea</i>	51±20	29±20	51±20	29±20	66±14	29±20	16±7	9±5
<i>Luma apiculata</i>	31±5	74±12*	83±11	79±6	84±9	79±6	12±0	40±6*
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	0	0	5±1	2±2	17±10	3±2	0,8±0,4	0,3±0,2
<i>Luzuriaga radicans</i>	0	0	2±1	0	4±1	0	0.1±0	0*
<i>Mitraria coccinea</i>	2±0	2±2	13±1	25±13	39±8	43±12	2±0	3±1
<i>Myrceugenia ovata var. n</i>	75±10	26±8*	82±3	28±6*	82±3	44±27	11±4	11±7
<i>Myrceugenia ovata var. o</i>	88±6	25±21*	88±6	25±21*	88±6	25±21*	32±1	2±1*
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	51±20	29±19	65±16	29±19	65±16	29±19	15±9	6±4
<i>Myrceugenia planipes</i>	99±2	3±3*	99±2	3±3*	99±2	3±3*	45±1	3±3*
<i>Myrteola nummularia</i>	1±1	1±1	1±1	18±5*	91±7	63±16*	3±1	4±1
<i>Nertera granadensis</i>	99±1	99±1	99±1	99±1	99±1	99±1	2,6±0,2	3,6±0,7
<i>Ovidia pillopillo (†)</i>	2	-	8	-	14	-	2	-
<i>Podocarpus nubigena</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	16±7	41±8*	80±5	48±15*	86±8	48±15*	5±0	11±3
<i>Ranunculus muricatus</i>	0	-	0	-	16	-	2	-
<i>Rebunium hypocarpium</i>	39±8	77±17*	89±3	93±4	97±3	97±2	7±1	18±3*
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	0	0	1±1	25±8*	12±13	41±9*	0,2±0,2	2±0*
<i>Ribes magellanicum</i>	0	-	75±24	-	99±2	-	8±1	-
<i>Sophora microphilla</i>	1±1	13±9	27±10	19±9	95±5	-	5±1	-
<i>Tepualia stipularis (†)</i>	31±15	.46	31±15	46	31±15	46	25±10	-
<i>Tristerix corymbosus</i>	60±15	-	60±15	-	60±15	-	24±3	-
<i>Ugni candollei</i>	1±1	1±2	25±6	22±12	51±9	45±2	3±1	3±1
<i>Ugni molinae</i>	26±10	66±3*	67±5	82±4*	81±6	83±2	9±2	17±1

semillas estratificadas en frío de *Podocarpus nubigena* desarrollaron una pequeña radícula, pero no fue considerada una germinación exitosa porque no desarrollaron plántulas. La germinación de las semillas de *P. nubigena* se interrumpió cuando la radícula alcanzó la longitud aproximada de 1 cm. Las semillas estratificadas en frío de *Elytropus chilensis* germinaron sólo cuando sus semillas fueron escarificadas manualmente (resultado no mostrado en tabla). Las semillas de las especies arbóreas *Caldcluvia paniculata*, *Laureliopsis philippiana* y de la especie herbácea *Hedyotis salzmannii*, sólo germinaron después de ser estratificadas en frío.

La estratificación en frío afectó la tasa de germinación en 21 especies (51%) y el porcentaje final de germinación en 11 especies (28%). La estratificación en frío incrementó la tasa final de germinación en 13 especies (32%) y el porcentaje final de germinación en 4 especies (10%). De estas últimas 4 especies, sólo *Rhaphithamnus spinosus* fue capaz de iniciar la germinación sin necesidad de estratificar sus semillas. Las semillas sin pretratamiento de *R. spinosus* germinaron en promedio un 12% y las semillas estratificadas en frío germinaron en promedio un 41%.

Los registros a los 30 días de ensayo indican que la estratificación en frío incrementó el porcentaje de germinación de 7 especies, *Berberis buxifolia*, *Embothrium coccineum*, *Griselinia racemosa*, *Luma apiculata*, *Pseudopanax laetevirens*, *Relbunium hypocarpium* y *Ugni molinae*. A los 90 días de ensayo, el frío incrementó los porcentajes de germinación de 8 especies; *Aextoxicon punctatum*, *Amomyrtus luma*, *Amomyrtus meli*, *Aristotelia chilensis*, *Gevuina avellana*, *Myrteola nummularia*, *Rhaphithamnus spinosus* y *Ugni molinae*.

1.2. Emergencia en terreno

Se sembraron semillas bajo el dosel de un bosque de crecimiento secundario de 40 especies (Tabla 3). Se obtuvieron datos de emergencia de plántulas en condiciones de terreno en 21 especies del bosque de Chiloé (Tabla 3), y se determinó la fenología de la emergencia para estas especies (Fig. 6).

El tiempo de inicio de la emergencia varió entre menos de un mes (e.g. *Baccharis patagonica*, *Baccharis racemosa*) y 8 meses después de realizada la siembra (e.g. *Rhaphithamnus spinosus*).

Los porcentajes finales de emergencia obtenidos en terreno fueron menores que los porcentajes finales de germinación en laboratorio, con excepción de ambas especies del género *Luzuriaga* cuya germinación en laboratorio fueron menores a 20% (Tabla 2), pero alcanzaron un 50% de emergencia de plántulas en terreno (Tabla 3).

El 24% de las especies con plántulas emergidas (5 especies), presentaron porcentajes de emergencia iguales o superiores al 50% de las semillas sembradas y, en un mismo porcentaje, iguales o inferiores al 10% de las semillas sembradas.

La distribución de la emergencia de las plántulas de la comunidad estuvo concentrada en la época de invierno y en la época de verano (Fig. 6). La distribución anual de emergencia máxima, definida como el mes con el porcentaje mayor de emergencia para una especie, para las 21 especies en su conjunto fue bimodal. La primera moda estuvo representada por el mes de febrero y la segunda moda estuvo representada por el mes de septiembre (Fig. 7). La distribución anual de fructificación máxima, para estas mismas 21 especies en su conjunto, presentó un comportamiento unimodal, concentrándose en los meses de verano (Smith-Ramírez & Armesto 1994). A nivel comunitario, se encontraron diferencias significativas entre los patrones temporales de fructificación y los patrones temporales de emergencia de plántulas de 21 especies

Tabla 3. Número de semillas sembradas en terreno (N), porcentaje de emergencia final (Emergencia), fecha de siembra, fecha del inicio de la emergencia y fecha del máximo de emergencia, para especies colectadas en el bosque templado de Chiloé. (?)=dudosa identificación de la especie de plántula. (ind)= número indeterminado de semillas. (-)=no se registró emergencia.

Especie	N	Emergencia	Fecha		
			siembra	inicio	máximo
<i>Aextoxicon punctatum</i>	25	28	mar-95	may-95	ago-95
<i>Amomyrtus luma</i>	100	2	ene-95	ago-95	sep-95
<i>Amomyrtus meli</i>	100	0	feb-95	-	-
<i>Aristotelia chilensis</i>	100	1(?)	ene-95	oct-95	-
<i>Azara lanceolata</i>	100	0	ene-96	-	-
<i>Baccharis patagonica</i>	100	16	ene-96	ene-96	feb-96
<i>Baccharis racemosa</i>	ind	46	ene-96	ene-96	feb-96
<i>Berberis buxifolia</i>	100	15	dic-94	sep-95	sep-95
<i>Berberis darwinii</i>	100	43	dic-94	sep-95	nov-95
<i>Calcluvia paniculata</i>	ind	2?	mar-95	sep-95	-
<i>Elytropus chilensis</i>	100	0	may-95	-	-
<i>Escallonia rubra</i>	ind	5(?)	may-95	sep-95	-
<i>Eucryphia cordifolia</i>	100	1(?)	abr-95	nov-95	-
<i>Fuchsia magellanica</i>	100	24	ene-95	feb-95	mar-95
<i>Gaultheria insana</i>	100	0	mar-95	-	-
<i>Gaultheria mucronata</i>	100	0	feb-95	-	-
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	100	0	ene-96	-	-
<i>Gevuina avellana</i>	40	13	mar-95	jun-95	jun-95
<i>Griselinia racemosa</i>	100	55	mar-95	may-95	may-95
<i>Gunnera chilensis</i>	100	0	may-95	-	-
<i>Hedyotis salzmännii</i>	100	1(?)	may-95	nov-95	-
<i>Lomatia ferruginea</i>	100	24	may-95	oct-95	oct-95
<i>Luma apiculata</i>	100	7	abr-95	ago-95	ago-95
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	100	56	feb-95	may-95	jun-95
<i>Luzuriaga radicans</i>	100	50	abr-95	ago-95	sep-95
<i>Mitraria coccinea</i>	100	1(?)	feb-95	nov-95	-
<i>Myrceugenia ovata</i> var. <i>n</i>	100	11	ene-96	feb-96	feb-96
<i>Myrceugenia ovata</i> var. <i>o</i>	54	24	ago-95	sep-95	sep-95
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	50	20	nov-95	dic-95	dic-95
<i>Myrceugenia planipes</i>	85	75	ene-95	feb-95	feb-95
<i>Myrteola nummularia</i>	100	1(?)	feb-95	ago-95	-
<i>Nertera granadensis</i>	100	4(?)	feb-95	ago-95	-
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	100	84	ene-95	mar-95	abr-95
<i>Relbunium hypocarpium</i>	100	6	ene-95	feb-95	abr-95
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	100	3	mar-95	nov-95	nov-95
<i>Sophora microphylla</i>	120	3	nov-95	feb-96	feb-96
<i>Tepualia stipularis</i>	ind	1(?)	ago-95	sep-95	-
<i>Tristerix corymbosus</i>	50	0	ene-95	-	-
<i>Ugni candollei</i>	100	0	mar-95	-	-
<i>Ugni molinae</i>	50	1(?)	abr-95	nov-95	-

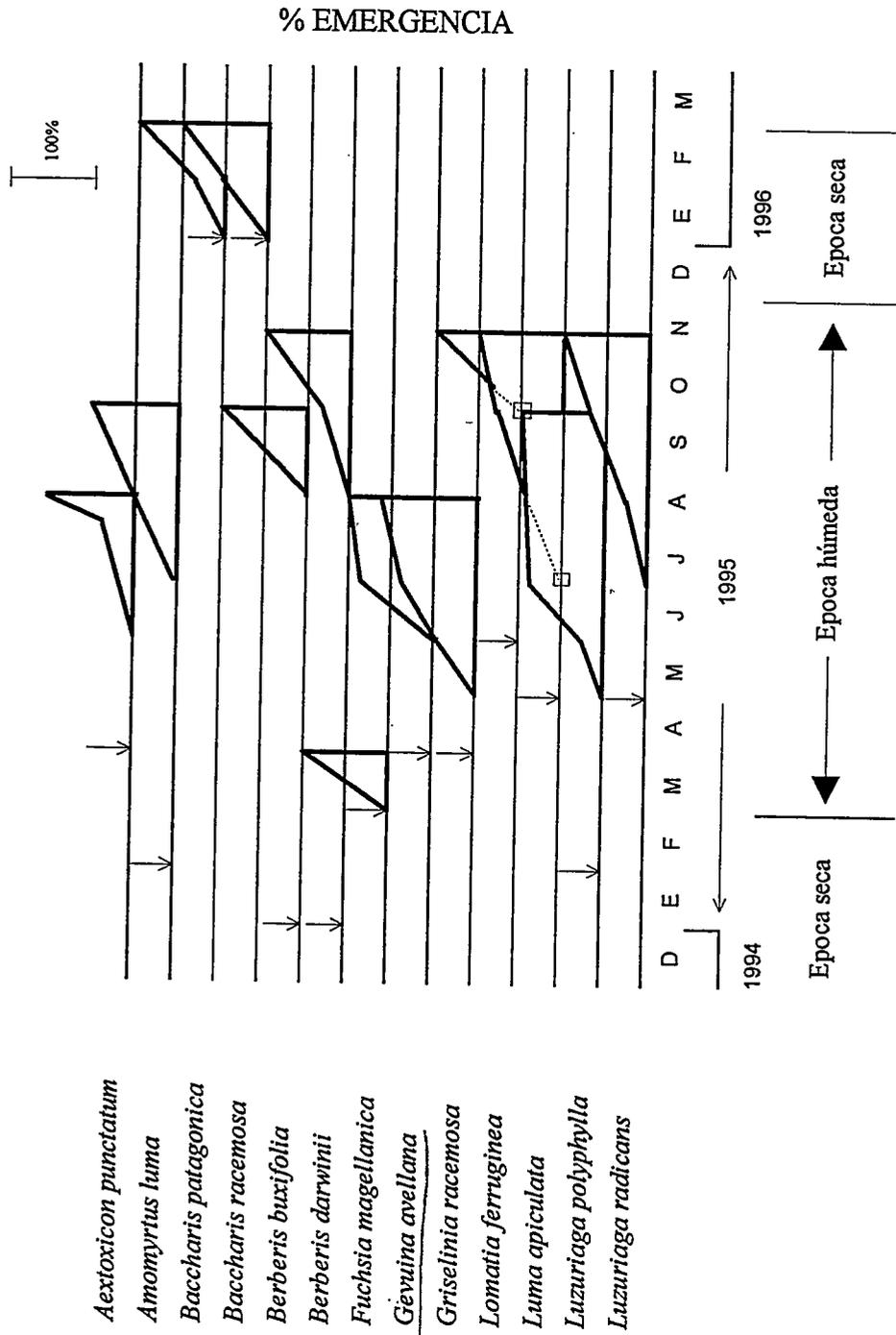


Figura 6. Fenología de la emergencia de plántulas bajo el dosel semi abierto de un bosque secundario de Chiloé. Se representa el porcentaje acumulado sobre las plántulas emergidas para cada especie. Las flechas indican la fecha cuando la siembra fue realizada. Los cuadrados vacíos indican el inicio de la emergencia en *Lomatia ferruginea* y *Luma apiculata*.

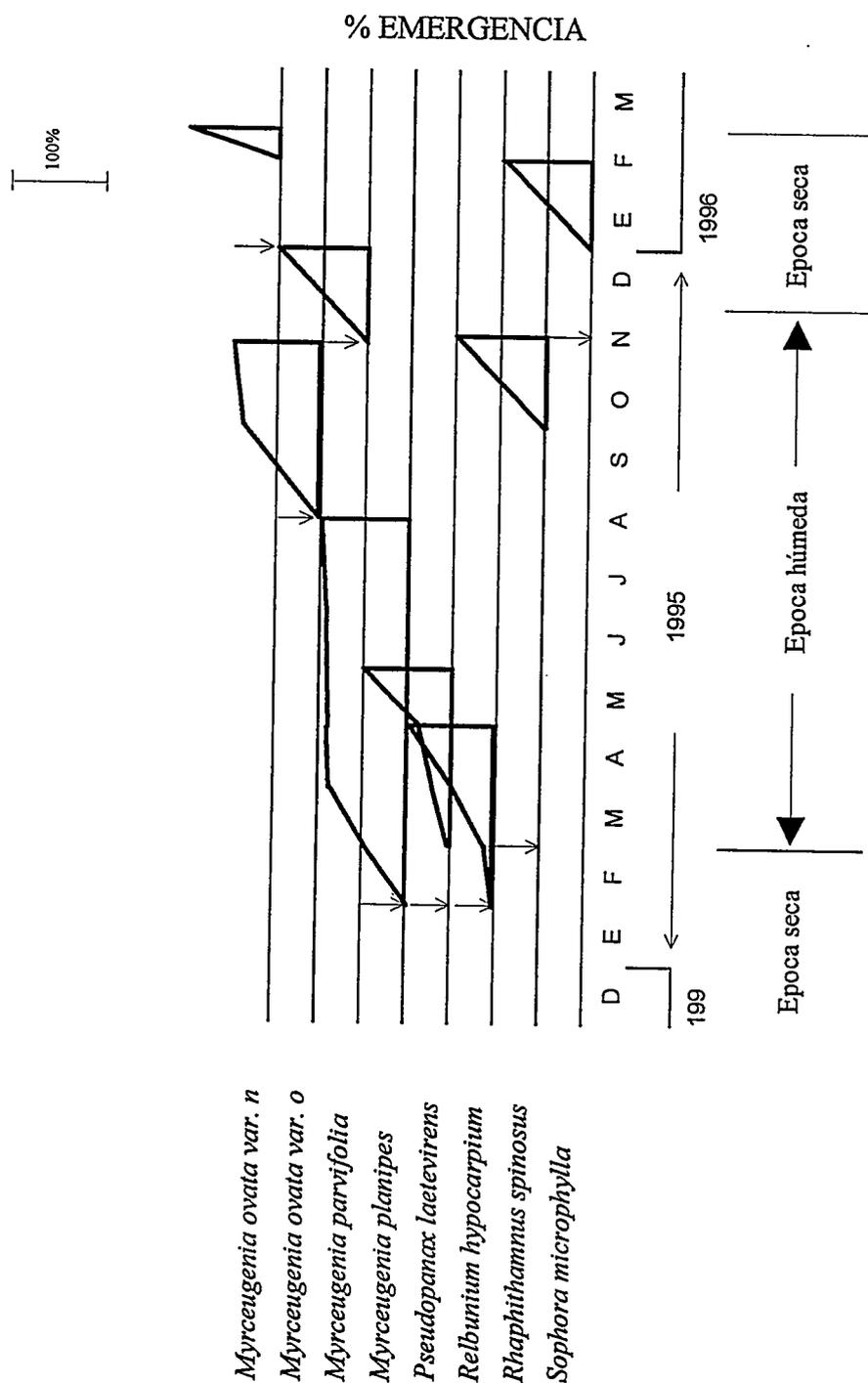


Figura 6. Continuación.

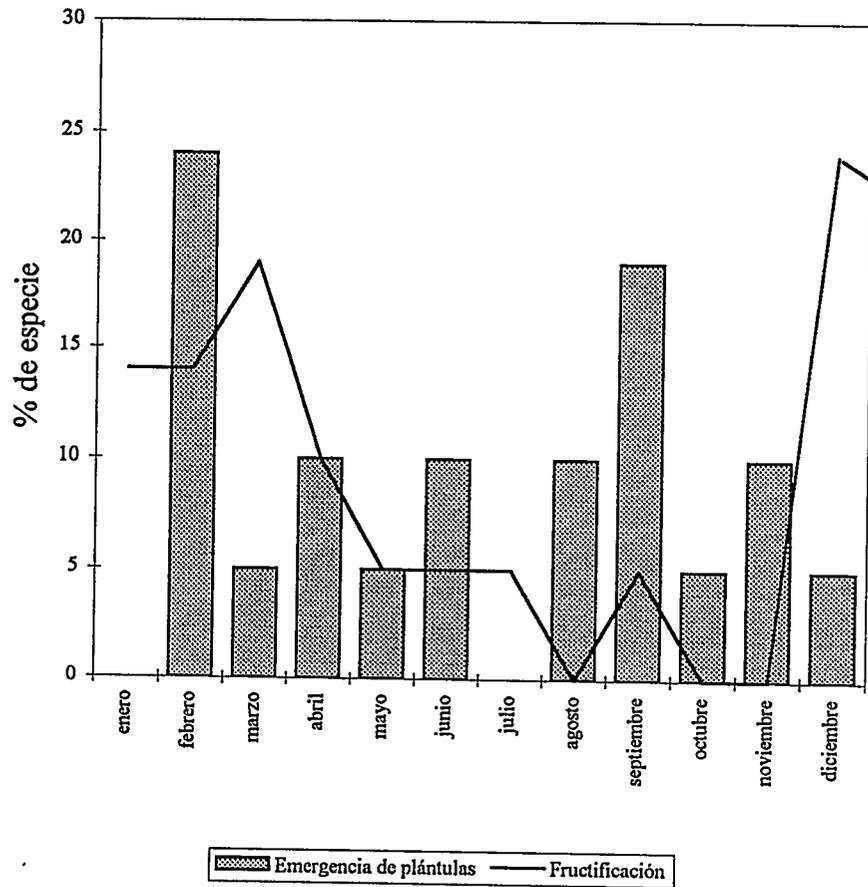


Figura 7. Patrón de distribución mensual de los máximos de fructificación (fruto maduro), en el año 1987 y los máximos de emergencia de las plántulas en terreno para las especies del bosque de Chiloé, obtenidos en este estudio. ($\chi^2 = 5,4$; $p < 0,025$).

durante el período de estudio ($\chi^2= 5,43$; $p < 0.025$). El patrón estacional de emergencia de plántulas en los ensayos de terreno, en las especies del bosque de Chiloé, presentó dos modas: una moda en la estación de verano y otra en primavera. El patrón estacional de fructificación para las mismas especies presentó sólo una moda en la estación de verano.

Existió una correspondencia significativa (correlación no paramétrica de rango, $t= 2.3$, $p < 0.05$) entre la secuencia de especies según el tiempo en que alcanzan la emergencia máxima en condiciones de terreno y la secuencia de especies según el tiempo en que alcanzan un 50% de germinación en condiciones de laboratorio (Fig. 8). Es decir, las especies que germinan más rápido en condiciones de laboratorio tienden a emerger antes en condiciones naturales. Esta tendencia se comprobó en 20 especies, o 36% de las especies con datos de germinación en condiciones de laboratorio.

Una notable excepción a este patrón fue *Lomatia ferruginea* (Fig. 8), que alcanzó un 50% de germinación a los 15 días bajo las condiciones de laboratorio, pero demoró 5 meses desde la siembra para alcanzar su emergencia máxima en condiciones de terreno.

1.3 Tiempos de germinación

El análisis de los tiempos promedios de germinación se basa en los resultados de germinación sin necesidad de estratificación (Tabla 4). El tiempo promedio de germinación, para el conjunto de las especies estudiadas, varió entre 6 días (*Gratiola peruviana* y *Tepualia stipularis*) y 385 días (*Rhaphithamnus spinosus*). Un 43% de las especies presentaron un tiempo promedio de germinación menor a 30 días desde la siembra (Fig. 9). La distribución de frecuencias de tiempos promedios de germinación de

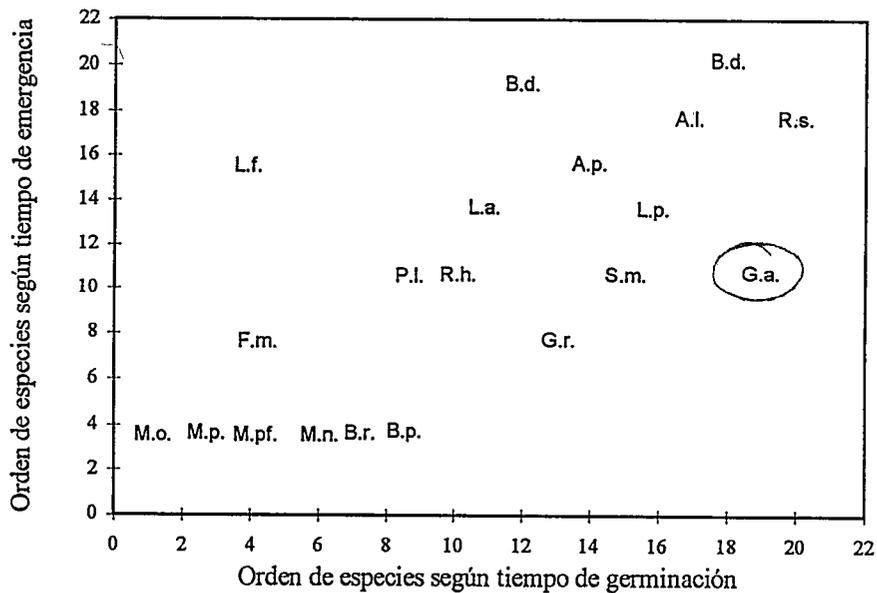


Figura 8. Veinte especies fueron ordenadas según 2 criterios: 1) el tiempo necesario para alcanzar el 50% de la germinación en laboratorio, y 2) el tiempo necesario para alcanzar la emergencia máxima desde las siembras en el sotobosque. Se realizó una correlación no paramétrica de rangos, $p < 0.05$, $t = 2.3$. M.o. (*Myrceugenia ovata* var. *ovata*), M.p. (*Myrceugenia planipes*), M.pf. (*Myrceugenia parvifolia*), M.n. (*Myrceugenia ovata* var. *nannophylla*), B.r. (*Baccharis racemosa*), B.p. (*Baccharis patagonica*), F.m. (*Fuchsia megellanica*), L.f. (*Lomatia ferruginea*), P.l. (*Pseudopanax laetevirens*), R.h. (*Relbunium hypocarpium*), L.a. (*Luma apiculata*), B.b. (*Berberis buxifolia*), G.r. (*Griselinia racemosa*), A.p. (*Aextoxicon punctatum*), S.m. (*Sophora microphylla*), L.p. (*Luzuriaga polyphylla*), A.l. (*Amomyrtus luma*), B.d. (*Berberis darwinii*), G.a. (*Gevuina avellana*), R.s. (*Rhaphithamnus spinosus*).

Tabla 4: Tiempo promedio de germinación en días desde la siembra, y su estadística descriptiva para las especies colectadas en el bosque templado de Chiloé. n= número de semillas germinadas. rango= número de días entre el inicio de la germinación y el término de la germinación. c. v.= coeficiente de variación. G₁= sesgo. G₂= curtosis.

Especie	n	Tiempo promedio	Rango	Mediana	c.v.	G ₁	G ₂
<i>Acrisione denticulata</i>	61	15	13-19	16	10	0,2	-1,13
<i>Aextoxicon punctatum</i>	68	142	62-368	125	50	1,7	2,1
<i>Amomyrtus luma</i>	119	169	87-291	160	20	0,8	0,4
<i>Amomyrtus meli</i>	89	136	48-276	130	30	0,9	1,6
<i>Aristotelia chilensis</i>	87	153	44-422	125	70	1,1	0,3
<i>Baccharis patagonica</i>	31	46	11-235	27	100	2,4	6,2
<i>Baccharis racemosa</i>	34	55	14-211	28	100	1,6	1,3
<i>Baccharis sphaerocephala</i>	23	20	5-67	18	60	2,6	8,8
<i>Berberis buxifolia</i> var. 1	69	122	88-183	119	20	1,1	0,7
<i>Berberis buxifolia</i> var. 2	62	144	88-265	137	30	1,6	2,4
<i>Berberis darwinii</i>	61	176	125-334	172	20	1,7	4,8
<i>Embothrium coccineum</i>	135	25	17-48	24	30	0,7	0,5
<i>Escalonia rubra</i>	69	11	9-26	11	30	2,9	9,7
<i>Eucryphia cordifolia</i>	135	18	9-52	17	40	2,5	7
<i>Fascicularia bicolor</i>	143	175	88-258	172	20	0,1	0,1
<i>Fuchsia magellanica</i>	117	17	8-45	15	40	1,6	3
<i>Gautheria mucronata</i>	59	11	5-31	9	60	2	3,2
<i>Gautheria insana</i>	75	202	36-522	153	60	0,8	-0,2
<i>Gautheria phillyreifolia</i>	75	26	20-81	24	40	4,1	18,7
<i>Gevuina avellana</i>	52	170	24-330	185	50	-0,1	-0,6
<i>Gratiola peruviana</i>	51	6	4-14	7	40	0,8	0,6
<i>Griselinia racemosa</i>	140	98	11-205	101	50	-0,1	-0,8
<i>Gunnera chilensis</i>	114	27	18-52	24	30	1	1
<i>Hydrangea serratifolia</i>	67	217	22-337	223	30	-1	1
<i>Juncus procerus</i>	189	10	8-20	12	20	0,6	0,6

Tabla 4. Continuación.

Especie	n	Tiempo promedio	Rango	Mediana	c.v.	G ₁	G ₂
<i>Lepidoceras kingii</i>	35	10	4-20	7	50	0,9	-0,7
<i>Libertia sp.</i>	62	115	70-171	109	20	0,4	-0,9
<i>Lomatia ferruginea</i>	79	18	9-38	15	40	1,2	0,8
<i>Luma apiculata</i>	56	41	22-85	39	40	0,8	0,2
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	26	136	53-214	148	50	-0,2	-1,6
<i>Mitraria coccinea</i>	57	190	23-550	143	80	0,9	-0,1
<i>Myrceugenia ovata var n</i>	48	19	2-45	18	40	1,2	2,9
<i>Myrceugenia ovata var o</i>	88	14	1-55	11	70	1,6	2,6
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	52	18	3-72	15	80	1,3	2,4
<i>Myrceugenia planipes</i>	27	15	11-30	12	40	1,4	0,5
<i>Myrteola nummularia</i>	125	135	23-260	131	30	0,6	2,1
<i>Nertera granadensis</i>	145	18	12-35	17	20	0,7	1,8
<i>Ovidia pillopillo</i>	14	101	17-213	64	80	0,4	-1,5
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	103	45	26-282	35	80	4,5	22,6
<i>Ranunculus muricatus</i>	26	150	100-197	139	10	0,6	-0,5
<i>Relbunium hypocarpium</i>	118	46	5-282	32	100	3,5	13,9
<i>Ribes magellanicum</i>	154	71	26-138	65	30	0,1	-0,7
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	18	385	207-544	377	30	-13	-1,6
<i>Sophora microphylla</i>	140	131	28-327	133	50	0,7	0,6
<i>Tepualia stipularis</i>	47	6	1-11	6	30	0,2	2,4
<i>Tristerix corymbosus</i>	66	7	2-14	7	30	0,3	-1,2
<i>Ugni candolei</i>	76	174	30-518	95	90	1	-0,2
<i>Ugni molinae</i>	120	61	18-275	40	80	2,2	5,5

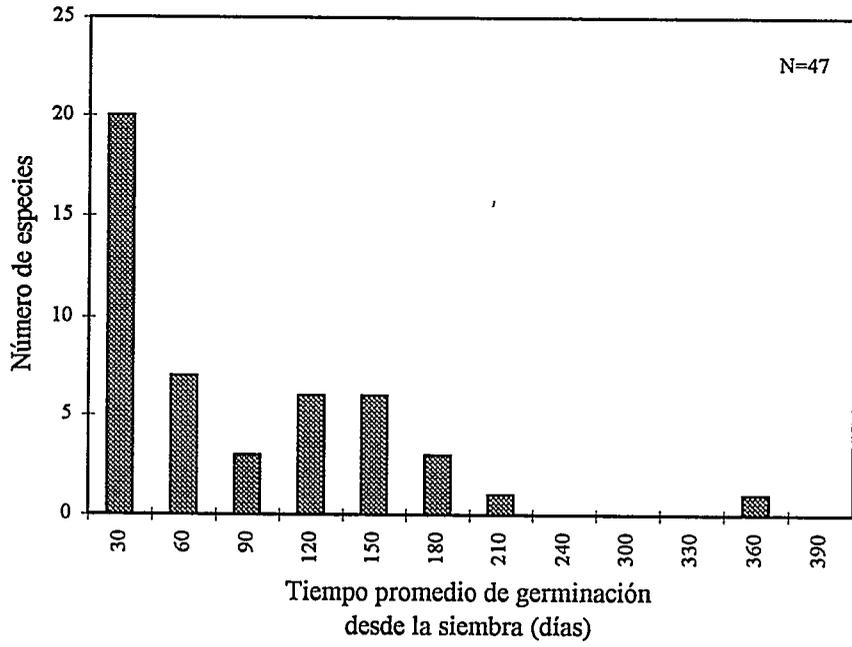


Figura 9. Distribución de frecuencia del tiempo promedio de germinación desde la siembra (días) para 47 especies del bosque de Chiloé.

47 especies estudiadas mostró una segunda moda más pequeña entre los 120 y 150 días desde la siembra (Fig. 9). Esta segunda moda está caracterizada por las especies *Aextoxicon punctatum*, *Amomyrtus meli*, *Berberis buxifolia* (las dos variedades), *Luzuriaga polyphylla*, *Myrteola nummularia*, *Ranunculus muricatus* y *Sophora microphylla*.

El tiempo de inicio de la germinación de las especies varió entre 1 día después de la siembra (*Tepualia stipularis* y *Myrceugenia ovata* var. *ovata*) y 207 días (*Rhaphithamnus spinosus*). Treinta y dos especies (68%) iniciaron la germinación antes de los 30 días desde la siembra.

El tiempo de término de la época de germinación de las especies varió entre 11 días (*Tepualia stipularis*) y 544 días (*Rhaphithamnus spinosus*) después de la siembra. Siete especies (15%) finalizaron su germinación antes de los 30 días.

La alta variabilidad intraespecífica es notoria al examinar los coeficientes de variación (Tabla 4). *Baccharis patagonica*, *Baccharis racemosa* y *Relbunium hypocarpium* presentaron coeficientes de variación del 100%. El 47% de las especies presentaron un coeficiente de variación igual o superior al 50% y el 19% de las especies presentaron un coeficiente de variación igual o superior al 80%, por ejemplo, *Baccharis patagonica*, *Baccharis racemosa*, *Mitraria coccinea*, *Myrceugenia parvifolia*, *Ovidia pillopollo*, *Pseudopanax laetevirens*, *Relbunium hypocarpium*, *Ugni candollei* y *Ugni molinae*, (Tabla 4).

Las pruebas de Lilliefors indican que ninguna especie de las estudiadas presentan una distribución temporal de la germinación similar a la distribución de frecuencia normal (Lilliefors, $p < 0.01$).

Además, los análisis de sesgo (G_1) y curtosis (G_2) de la distribución temporal de la germinación por especie, indican que ninguno de los taxa de Chiloé presentaron ambos

parámetros coincidentes con los de una distribución normal (Tabla 4). En una distribución de frecuencia normal G_1 y G_2 son ambos cero (Sokal & Rohlf 1969), un G_1 negativo indica sesgo hacia la izquierda, es decir, hacia el término de la germinación y un G_1 positivo indica sesgo hacia la derecha, es decir, hacia el inicio de la germinación. El 90% de las especies presentan una distribución sesgadas hacia el inicio de la germinación.

Un G_2 negativo indica que la distribución es platicúrtica, es decir, la germinación está concentrada en los intermedios de la distribución. Un G_2 positivo indica que la distribución es leptocúrtica, es decir, la germinación está concentrada en la media y los extremos de la distribución. Una distribución platicúrtica extrema está representada por el 30% de las especies, que está expresando sin duda una distribución bimodal.

El análisis del patrón temporal de germinación por especie muestra un patrón de frecuencia acumulado, que varían entre dos extremos (Fig. 10). El 35% de las especies se caracterizaron por presentar una germinación rápida, es decir más del 90% de las semillas germinaron antes de los 30 días después de la siembra (17 especies). En el otro extremo, el 21% de las especies presentaron la germinación más retrasada respecto a la siembra, es decir, no comenzaron a germinar antes de los 60 días después de la siembra (10 especies). Por último, se registraron 33 especies (58%) con el inicio de la germinación antes de los 30 días siguiente a la siembra, y en 14 especies (25%) se observó una germinación inmediata y altamente sincrónica de la población de semillas, con el período de germinación completo circunscrito a los primeros 30 días desde la siembra.

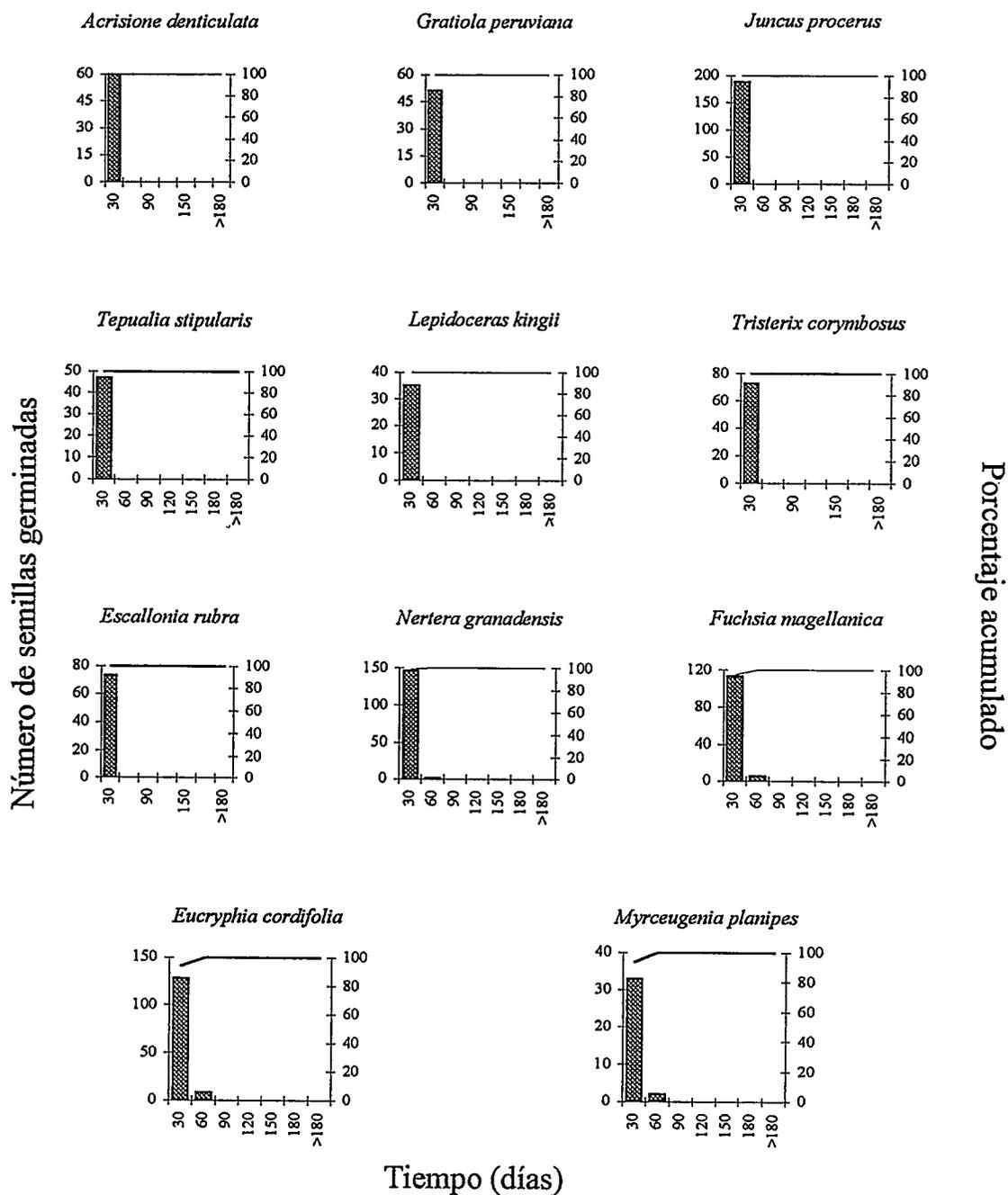


Figura 10. Distribución de frecuencias (barras) y porcentaje acumulado (línea) del número de semillas germinadas en intervalos de 30 días, en condiciones de laboratorio; considerando el tiempo de la siembra como $t=0$. Los gráficos, para las especies del bosque de Chiloé, se presentan ordenados desde las que inician su germinación más temprano hasta las más tardías.

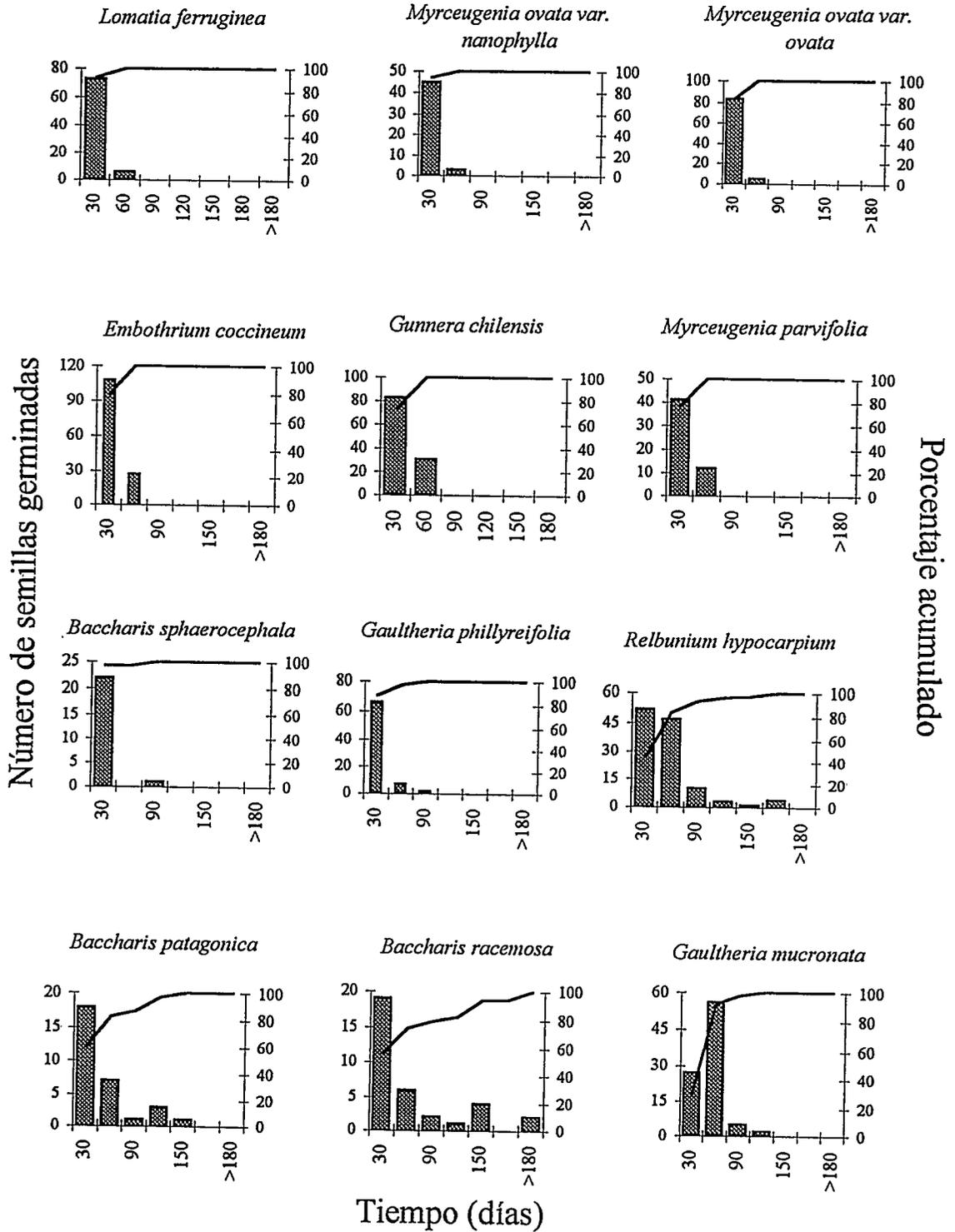


Figura 10. Continuación.

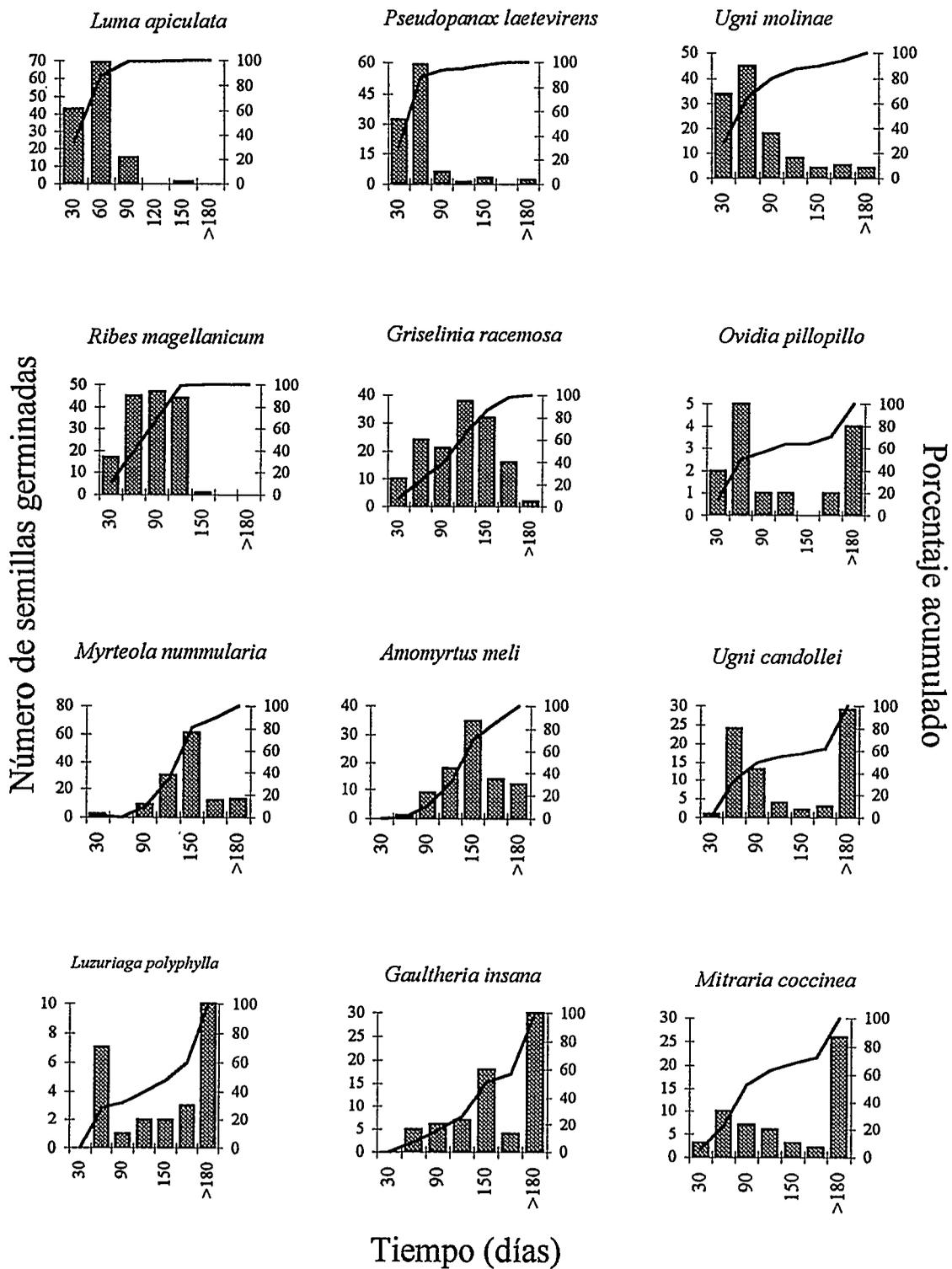


Figura 10. Continuación.

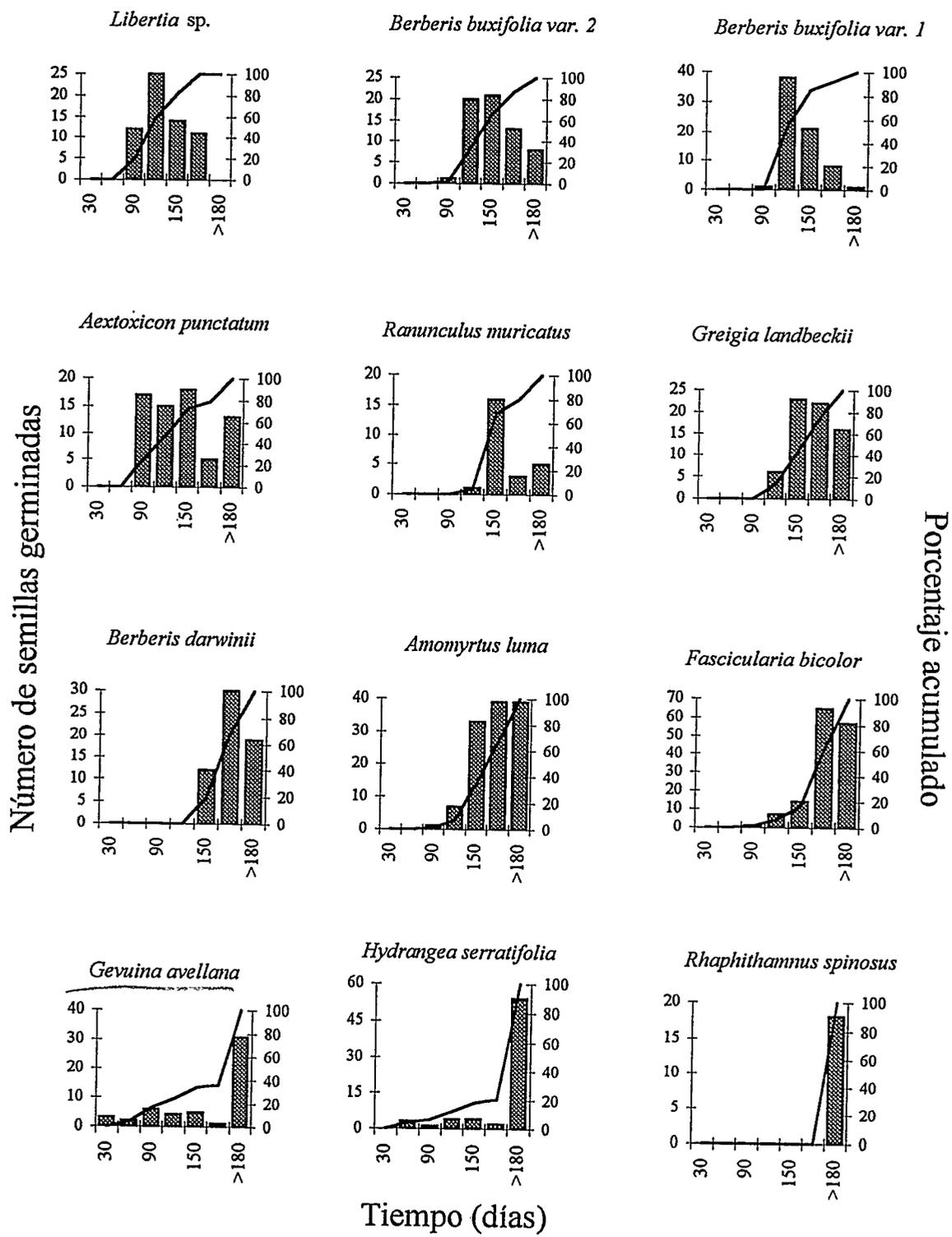


Figura 10. Continuación.

1.4 Otros estimadores del tiempo de germinación

Para caracterizar el patrón temporal de germinación de las especies colectadas de Chiloé se utilizaron 4 estimadores del tiempo de germinación (Anexo 4). El $T_{10\%i}$ (promedio del tiempo de germinación del 10% inicial de las semillas germinadas) varió entre 2 días (*Tristerix corymbosus*) y 230 días (*Rhaphithamnus spinosus*) después de la siembra. El T_{25ps} (promedio del tiempo de germinación de las 25 primeras semillas germinadas) varió entre 3 días (*Tristerix corymbosus*) y 385 días (*Rhaphithamnus spinosus*) después de la siembra. El T_{25us} (promedio del tiempo de germinación de las 25 últimas semillas) varió entre 7 días (*Tepualia stipularis*) y 459 días (*Rhaphithamnus spinosus*) después de la siembra. El $T_{10\%f}$ (promedio del tiempo de germinación del 10% final de las semillas germinadas) varió entre 9 días (*Tepualia stipularis*) y 532 días (*Rhaphithamnus spinosus*).

Los estimadores $T_{10\%i}$ y T_{25ps} (ambos estimadores representan el inicio de la germinación) presentaron una distribución sesgada hacia la derecha. Un 62 y un 55% de las especies presentaron un $T_{10\%i}$ y T_{25ps} menor a 30 días, respectivamente (Fig. 11). Los estimadores T_{25us} y $T_{10\%f}$ (ambos estimadores representan el término de la germinación) presentaron una distribución bi o multimodal (Fig. 11).

Los análisis no mostraron diferencias significativas entre las distribuciones de $T_{10\%i}$ y T_{25ps} , ni tampoco entre las distribuciones de T_{25us} y $T_{10\%f}$ (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$). Sin embargo, se detectaron diferencias entre los estimadores del inicio de la germinación y los estimadores del término de la germinación (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.001$).

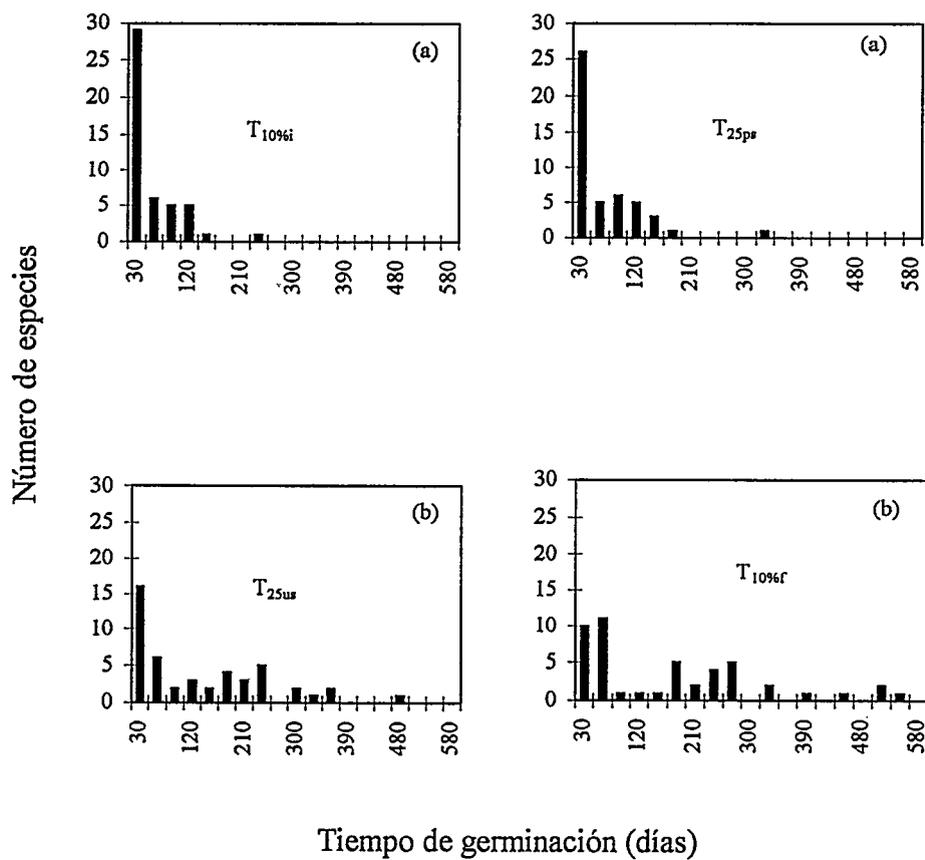


Figura 11. Distribución de frecuencia de cuatro estimadores del tiempo de germinación. $T_{10\%i}$ = Promedio del tiempo de germinación del 10% inicial de las semillas germinadas. T_{25pr} = Promedio del tiempo de germinación de las 25 primeras semillas germinadas. T_{25us} = Promedio del tiempo de germinación de las 25 últimas semillas germinadas. $T_{10\%r}$ = Promedio del tiempo de germinación del 10% final de las semillas germinadas. Letra distinta indica diferencia significativa (Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.01$) entre las distribuciones de los distintos estimadores.

2 EFECTOS SOBRE LOS ESTIMADORES DE LA GERMINACION

2.1 Efecto filogenético

2.1.a Tiempo de inicio de la germinación (T_{25ps})

Las comparaciones de la distribución de T_{25ps} entre los grupos filogenéticos indica, según el modelo nulo propuesto en esta tesis, la presencia de restricciones filogenéticas. Se encontraron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,01$) entre la distribución de T_{25ps} (tiempo de germinación de las 25 primeras semillas) del Grupo 3 (principalmente Asterales) y del Grupo 5 (principalmente Ranunculales). Las comparaciones de la distribución de T_{25ps} entre el resto de los grupos filogenéticos no mostraron patrones significativamente diferentes (Fig. 12).

El ANDEVA de 1-vía muestra que la filiación taxonómica tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25ps} (Tabla 5). El Grupo 3 presentó el T_{25ps} más bajo (18 días) y el Grupo 5 presentó el T_{25ps} más alto (95 días) (Tabla 6). Entre ambos extremos se encuentran los Grupos 1, 2 y 4. Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, los análisis indican diferencias significativas marginales ($F_{(4,39)} = 2,27$; $p = 0,079$).

La filiación taxonómica fue el factor que explicó la mayor proporción de la varianza de T_{25ps} en ANDEVAs de 1-vía (20%). Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} explicada sólo por el factor filiación taxonómica, sustrayendo el efecto de los otros factores analizados, a través de la serie de ANDEVAs multifactoriales, el porcentaje disminuyó a un 18.9% y es aún significativo (Tabla 7). Esta pequeña disminución correspondería a una asociación entre la filiación taxonómica con el síndrome de dispersión detectado en la serie de ANDEVAs multifactoriales (Tabla 7).

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} (usando el promedio por especie como unidad muestral) explicada sólo por el factor filiación taxonómica,

sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje fue similar, aproximadamente un 17%.

Los ANDEVAs de 2-vías detectan interacciones significativas ($p < 0,01$) con los factores, distribución biogeográfica, forma de vida, síndrome de dispersión y época de dispersión (Tabla 8). Sólo la interacción Filiación taxonómica/Forma de vida es sinérgica, el resto de las correlaciones son negativas debido a que en la ANDEVAs de 2-vías el F de la interacción es más pequeño que el F de cada factor principal.

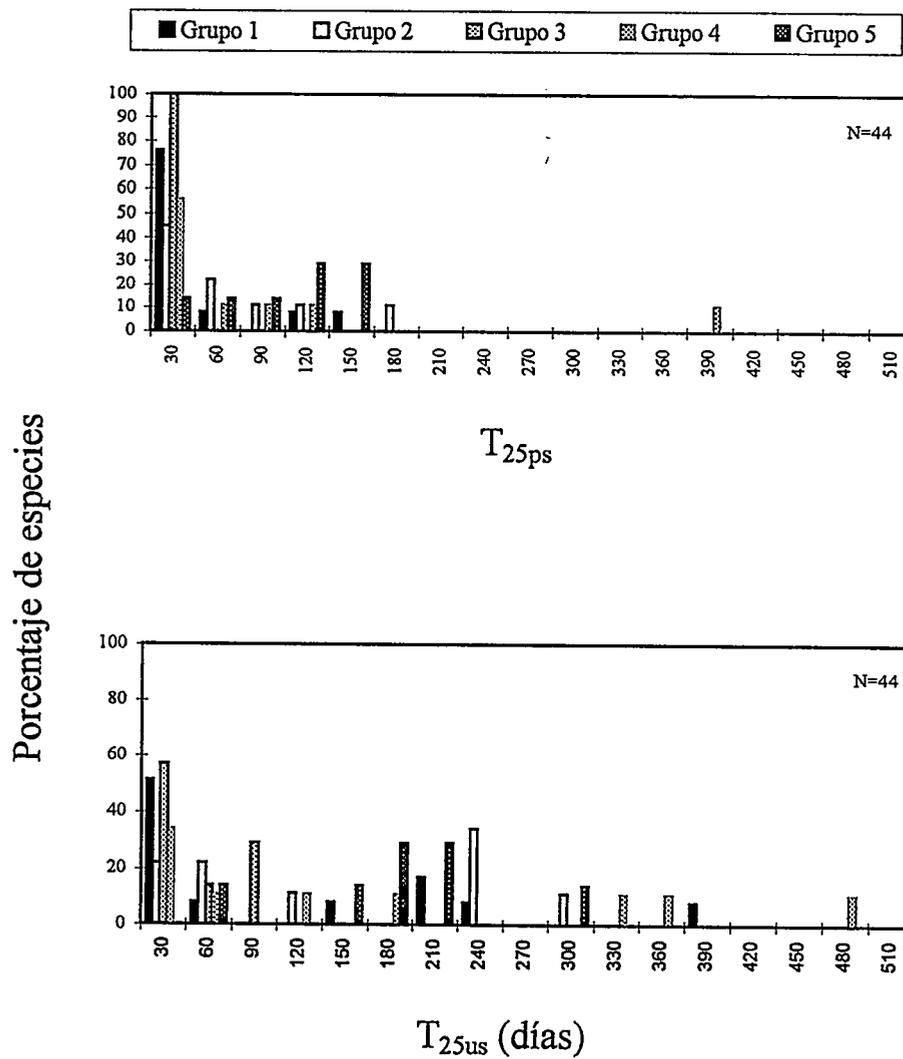


Figura 12. Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} en las especies del bosque de Chiloé, agrupadas de acuerdo a la filiación taxonómica. Se detectaron diferencias entre Grupo 3 (principalmente Asterales) y Grupo 5 (principalmente Ranunculales) en ambos estimadores (Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.01$).

Tabla 5. ANDEVAs de 1-vía que particionan la varianza del tiempo de germinación: (A) de las 25 primeras semillas germinadas (T_{25ps}), y (B) de las 25 últimas semillas germinadas (T_{25us}); debido a la filiación taxonómica, de factores biogeográficos, del diseño, estructurales y ecológicos de las plantas. (gl)= grados de libertad. R^2 = proporción de la varianza explicada para cada factor analizado. N= 1066 semillas (44 especies) (**)= $p < 0.0005$.

(A): T_{25ps}

Fuente de variación	F	gl	p	R^2
Filiación taxonómica	64.814	4	**	0.2
Epoca de dispersión	151.675	1	**	0.13
Elemento biogeográfico	27.829	3	**	0.07
Síndrome de dispersión	32.983	1	**	0.03
Forma de vida	14.238	2	**	0.026
Masa de las semillas	20.303	1	**	0.019
Hábitat de las plántulas	4.521	1	n.s.	0.004

(B) T_{25us}

Fuente de variación	F	gl	p	R^2
Filiación taxonómica	53.064	4	**	0.17
Síndrome de dispersión	108.398	1	**	0.092
Forma de vida	21.246	2	**	0.038
Elemento biogeográfico	13.186	3	**	0.036
Epoca de dispersión	27.923	1	**	0.026
Masa de las semillas	20.94	1	**	0.019
Hábitat de la plántula	0.01	1	n.s.	0

Tabla 6. Tiempo promedio de germinación de las 25 primeras semillas germinadas (T_{25ps}) y de las 25 últimas semillas germinadas (T_{25us}), ± 1 desviación estándar (D.E.), para cada agrupamiento estudiado en 44 especies analizadas del bosque templado de Chiloé. Los tiempos expresados en días fueron aproximados a números enteros. Los superscriptos indican diferencias significativas en ANDEVAs de una-vía ($p < 0.01$) y pruebas a posteriori de Tukey, cuando corresponde.

	n (semillas)	N (especies)	T_{25ps}		T_{25us}	
			días	D.E.	días	D.E.
Todas las especies	1066	44	49	55	117	117
GRUPOS TAXONOMICOS						
Grupo 1	299	12	39 ^a	41	108 ^a	115
Grupo 2	225	9	54 ^b	53	129 ^b	106
Grupo 3	173	7	18 ^c	13	39 ^c	46
Grupo 4	211	9	47 ^a	71	144 ^{ab}	155
Grupo 5	158	7	95 ^d	51	166 ^d	85
GRUPOS BIOGEOGRAFICOS						
Elemento neotropical	361	15	39 ^a	65	105 ^a	130
Elemento endémico	207	10	54 ^b	43	135 ^{b,c}	121
Elemento austral	150	5	45 ^b	39	146 ^b	114
Amplia distribución	348	14	57 ^b	53	106 ^c	97
MASA DE LAS SEMILLAS						
Masa liviana	548	21	39 ^a	46	107 ^a	123
Masa pesada	518	23	58 ^b	61	127 ^b	110

Tabla 6. Continuación.

	n (semillas)	N (especies)	T _{25ps}		T _{25us}	
			días	D.E.	días	D.E.
FORMA DE VIDA						
Arbol	343	15	57 ^a	63	138 ^a	120
Arbusto/liana	598	24	45 ^b	48	115 ^b	121
Hierba/epífita	125	5	41 ^b	55	66 ^c	65
EPOCA DE DISPERSION						
Epoca húmeda	660	27	37 ^a	50	115 ^a	133
Epoca seca	406	17	68 ^b	56	119 ^b	87
SINDROME DE DISPERSION						
Endozoocoría	743	32	53 ^a	55	136 ^a	122
Otros mecanismos	323	12	39 ^b	52	72 ^b	89
HABITAT DE LAS PLANTULAS						
Interior de bosque	375	13	49 ^a	51	129 ^a	127
Márgen/ exterior de bosque	691	31	48 ^a	56	110 ^a	111

Tabla 7. Continuación.

Factor "forma de vida" extraído				Factor "época de dispersión" extraído				
Fuente de variación	g.l.	F	p	R ²	g.l.	F	p	R ²
Filiación taxonómica	4	82.09	**	0.188	4	59.57	**	0.158
Elemento biogeográfico	3	18.74	**	0.031	3	25.12	**	0.049
Masa de las semillas	1	2.24	n.s.	0	1	6.39	*	0.004
Forma de vida	1	80.86	**	0.046	2	21.24	**	0.027
Síndrome de dispersión	1	208.14	**	0.12	1	66.58	**	0.044
Modelo				0.409				0.319

Factor "síndrome de dispersión" extraído

Fuente de variación	g.l.	F	p	R ²
Filiación taxonómica	4	83.78	**	0.198
Elemento biogeográfico	3	9.54	**	0.015
Masa de las semillas	1	5.57	n.s.	0.003
Forma de vida	2	23.96	**	0.036
Síndrome de dispersión	1	198.33	**	0.118
Modelo				0.391

Tabla 8. ANDEVAs de 2-vías que particionan la varianza del tiempo de germinación de las 25 primeras semillas germinadas (T_{25ps}) debido a la filiación taxonómica, efectos biogeográficos, del diseño, estructurales y ecológico de las plantas. Para cada factor principal, R^2 es la proporción de la suma de cuadrados totales representado por la suma de cuadrados del efecto principal. Hábitat de las plántulas y masa de las semillas no fueron evaluados debido a que no contribuyen a la varianza en ANDEVA de 1-vía y multifactorial. N= 1066 semillas (44 especies). (g.l.)= grados de libertad. (**)= $p < 0.0005$, (*)= $p < 0.01$.

Fuente de variación (A/B)	Efecto de A				Efecto de B				Efecto de AxB			
	g.l.	F	p	R^2	g.l.	F	p	R^2	g.l.	F	p	R^2
Filiación taxonómica/Síndrome de dispersión	4	83.85	**	0.195	1	132.76	**	0.08	4	45.1	**	0.104
Filiación taxonómica/Epoca de dispersión	4	79.01	**	0.186	1	218.80	**	0.13	4	23.6	**	0.054
Filiación taxonómica/Elemento biogeográfico	3	48.24	**	0.158	1	33.19	**	0.036	3	22.35	**	0.125
Filiación taxonómica/Forma de vida	4	45.92	**	0.137	1	28.27	**	0.021	4	41.83	**	0.125
Síndrome de dispersión/Forma de vida	1	18.58	**	0.016	2	9.65	**	0.016	2	7.61	*	0.012
Síndrome de dispersión/Epoca de dispersión	1	57.69	**	0.044	1	169.42	**	0.131	1	6.93	*	0.005
Síndrome de dispersión/Elemento biogeográfico	1	78.07	**	0.059	3	7.96	**	0.016	3	47.63	**	0.108
Forma de vida/Epoca de dispersión	2	15.51	**	0.024	1	121.68	**	0.098	2	11.54	**	0.017
Forma de vida/Elemento biogeográfico	1	18.62	**	0.022	1	27.74	**	0.034	1	50.33	**	0.063
Epoca de dispersión/Elemento biogeográfico	1	57.9	**	0.049	3	5.61	*	0.012	3	8.45	**	0.019

2.1.b Tiempo del término de la germinación (T_{25us})

Se encontraron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,01$) entre la distribución de T_{25us} del Grupo 3 y la distribución de T_{25us} del Grupo 5. Las comparaciones entre las distribuciones de T_{25us} en el resto de los taxa no mostraron diferencias significativas (Fig. 12).

EL ANDEVA de 1-vía mostró que la filiación taxonómica tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25us} , (Tabla 5). El Grupo 3 presentó el T_{25us} más bajo (39 días) y el Grupo 5 presentó el T_{25us} más alto (166 días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio por especie, los análisis no indican diferencias significativas ($F_{(4,39)} = 1,8$; $p = 0,14$).

El porcentaje de la varianza de T_{25us} explicada por la filiación taxonómica en ANDEVA de una vía fue de un 17% (Tabla 5). Cuando se calculó la proporción de la varianza de T_{25us} explicada sólo por el factor Filiación taxonómica, sustrayendo los efecto de los otros factores, la proporción de la varianza explicada (16,7%) prácticamente no varió (Tabla 9).

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25us} (usando el promedio por especie como unidad muestral) explicada sólo por el factor Filiación taxonómica, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje fue levemente menor, aproximadamente un 15%.

Los ANDEVAs de 2-vías detectan interacciones significativas ($p < 0,01$) de la Filiación taxonómica con los factores, Distribución biogeográfica, Masa de las semillas, Forma de vida, Síndrome de dispersión y Epoca de dispersión (Tabla 10). Todas las correlaciones son negativas debido a que en la ANDEVAs de 2-vías el F de la interacción es más pequeño que el F de cada factor principal.

Tabla 9. ANDEVAs multifactoriales para detectar el efecto independiente de cada uno de los factores principales y la asociación entre los factores. La variable dependiente es el tiempo de germinación de las 25 últimas semillas germinadas. Para cada factor principal, R^2 es la proporción de la suma de cuadrados totales representado por la suma de cuadrados del efecto principal. Para calcular la proporción de la varianza explicada sólo por uno de los factores se debe restar, al R^2 del model completo, el R^2 del modelo que se le ha extraído ese factor. Hábitat de las plántulas no fue incorporado debido a su nula contribución en ANDEVA de 1 vía. (g.l.)=grados de libertad. (*)= $p < 0.0005$.

Modelo Completo						
Fuente de variación	g.l.	F	p	R^2	Factor "filiación taxonómica" extraído	R^2
					g.l.	F
Filiación taxonómica	4	69.92	*	0.169		
Elemento biogeográfico	3	10.37	*	0.017	3	9.58
Masa de las semillas	1	21.23	*	0.012	1	14.11
Forma de vida	2	32.89	*	0.039	2	21.99
Síndrome de dispersión	1	130.3	*	0.078	1	146.98
Epoca de dispersión	1	68.06	*	0.041	1	17.45
Modelo				0.368		
Factor "masa de las semillas" extraído						
Fuente de variación	g.l.	F	p	R^2	Factor "masa de las semillas" extraído	R^2
					g.l.	F
Filiación taxonómica	4	69.35	*	0.165	4	67.75
Elemento biogeográfico	1	35.3	*	0.02	3	15.08
Masa de las semillas	2	52.54	*	0.062	1	28.44
Forma de vida	1	140.45	*	0.083	2	108.70
Síndrome de dispersión	1	60.83	*	0.038	1	70.11
Epoca de dispersión	1		*	0.35	1	
Modelo				0.356		

Tabla 9. Continuación.

Factor "forma de vida" extraído		Factor "época de dispersión" extraído			
Fuente de variación	g.l.	F	p	R2	
Filiación taxonómica	4	63.49	*	0.156	
Elemento biogeográfico	3	23.01	*	0.041	
Masa de las semillas	1	12.65	*	0.007	
Forma de vida					
Síndrome de dispersión	1	138.43	*	0.086	
Época de dispersión	1	72.81	*	0.045	
Modelo				0.329	
					0.142
					0.015
					0.015
					0.045
					0.084
					0.328

Factor "síndrome de dispersión" extraído		Factor "época de dispersión" extraído			
Fuente de variación	g.l.	F	p	R2	
Filiación taxonómica	4	74.53	*	0.192	
Elemento biogeográfico	3	13.36	*	0.024	
Masa de las semillas	1	1.54	n.s.	0	
Forma de vida	2	36.65	*	0.046	
Síndrome de dispersión					
Época de dispersión	1	66.06	*	0.042	
Modelo				0.29	

Tabla 10. ANDEVAs de 2-vías que particionan la varianza del tiempo de germinación de las 25 últimas semillas germinadas ($T_{25\text{US}}$) debido a la filiación taxonómica, efectos biogeográficos, del diseño, estructurales y ecológico de las plantas. Para cada factor principal, R^2 es la proporción de la suma de cuadrados totales representado por la suma de cuadrados del efecto principal. Hábitat de las plántulas no son mostrados debido a que no contribuye a la varianza en ANDEVA de 1-vía. N= 1066 semillas (44 especies). (g.l.)= grados de libertad. (**)= $p < 0.0005$, (*)= $p < 0.01$.

Fuente de variación (A/B)	Efecto de A				Efecto de B				Efecto de AxB			
	g.l.	F	p	R^2	g.l.	F	p	R^2	g.l.	F	p	R^2
Filiación taxonómica/Síndrome de dispersión	4	75.08	**	0.175	1	197.93	**	0.117	4	33.6	**	0.077
Filiación taxonómica/Epoca de dispersión	4	63.43	**	0.18	1	45.06	**	0.003	4	8.58	**	0.022
Filiación taxonómica/Elemento biogeográfico	3	79.91	**	0.293	1	13.52	**	0.016	3	1.53	n.s.	0.001
Filiación taxonómica/Forma de vida	4	30.61	**	0.104	1	37.56	**	0.032	4	11.23	**	0.036
Síndrome de dispersión/Masa de las semillas	1	48.29	**	0.041	1	11.64	*	0.009	1	21.03	**	0.018
Síndrome de dispersión/Forma de vida	1	51.77	**	0.044	2	21.91	**	0.036	2	3.26	n.s.	0.004
Síndrome de dispersión/Epoca de dispersión	1	102.92	**	0.084	1	35.96	**	0.029	1	9.94	**	0.007
Síndrome de dispersión/Elemento biogeográfico	1	129.08	**	0.094	3	13.31	**	0.027	3	45.74	**	0.098
Forma de vida/Masa de las semillas	1	0.05	n.s.	0	1	9.81	*	0.009	1	21.48	**	0.021
Forma de vida/Epoca de dispersión	2	17.16	**	0.028	1	44.26	**	0.037	2	21.25	**	0.035
Forma de vida/Elemento biogeográfico	1	8.36	*	0.012	1	11.63	*	0.017	1	53.42	**	0.082
Epoca de dispersión/Masa de las semillas	1	18.96	**	0.016	1	27.5	**	0.024	1	9.21	*	0.007
Epoca de dispersión/Elemento biogeográfico	1	5.99	n.s.	0.005	3	6.6	**	0.017	3	3.87	*	0.01
Masa de las semillas/Elemento biogeográfico	1	102.8	**	0.066	3	10.24	**	0.018	3	118.26	**	0.229

2.2 Efecto biogeográfico

2.2.a Tiempo del inicio de la germinación (T_{25ps})

Si los estimadores del tiempo de germinación son afectados por un efecto biogeográfico, deberían encontrarse diferencias entre elementos biogeográficos distintos. Las diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$) entre la distribución de T_{25ps} del elemento austral y la distribución de T_{25ps} del elemento neotropical corroboraría esta última proposición. El resto de las comparaciones no mostraron diferencias significativas (Fig. 13).

El ANDEVA de 1-vía mostró que el elemento biogeográfico tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25ps} (Tabla 5). El elemento neotropical se diferenció significativamente del resto de los elementos biogeográficos y presentó el T_{25ps} más bajo (39 días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, los análisis no indican diferencias significativas ($F_{(3,40)} = 0,93$; $p > 0,05$).

El elemento biogeográfico explicó el 7% de la varianza de T_{25ps} en ANDEVA de 1-vía (Tabla 5). Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} explicada sólo por el factor elemento biogeográfico, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje disminuyó a un 1.8% (Tabla 7). Esta importante disminución podría deberse a una asociación del elemento biogeográfico con la forma de vida, detectado en la serie de ANDEVAs multifactoriales (Tabla 7). A pesar de la fuerte disminución del porcentaje explicado por el elemento biogeográfico y su relativo bajo aporte a la varianza total, continua siendo significativo en la ANDEVA multifactorial completa (Tabla 7).

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} (usando el promedio por especie como unidad muestral) explicada sólo por el factor elemento biogeográfico, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje fue similar, aproximadamente un 1%.

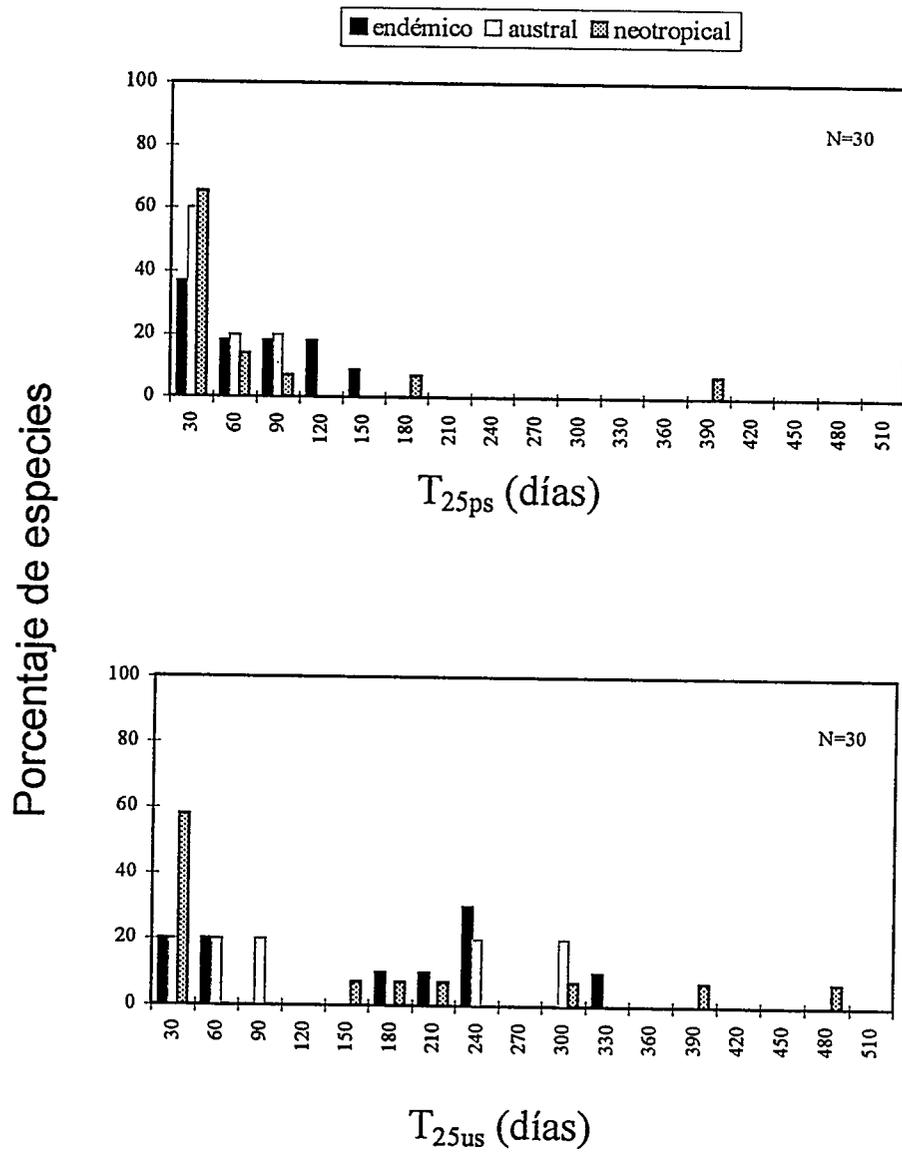


Figura 13. Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} en las especies del bosque de Chiloé, agrupadas de acuerdo a la distribución biogeográfica. Se detectaron diferencias entre elemento neotropical y elemento austral en el estimador T_{25ps} (Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.05$).

2.2.b Tiempo del término de la germinación (T_{25us})

No se encontraron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$) entre las distribuciones de T_{25us} de los elementos biogeográficos (Fig. 13). Sin embargo, el ANDEVA de 1-vía mostró que el elemento biogeográfico tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25us} (Tabla 5). El T_{25us} del elemento neotropical se diferenció significativamente del T_{25us} del elemento austral y endémico, presentando el valor más bajo (105 días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, los análisis no indican diferencias significativas ($F_{(3,40)} = 0,49$; $p > 0,05$).

El factor elemento biogeográfico explicó el 3.6% de la varianza de T_{25us} en ANDEVA de 1-vía (Tabla 5). Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25us} explicada sólo por el factor elemento biogeográfico, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje disminuyó a la mitad, 1.8%, y es aún significativo (Tabla 9). Esta disminución podría deberse a las asociaciones del elemento biogeográfico con la forma de vida y con el síndrome de dispersión, detectado en la serie de ANDEVAs multifactoriales (Tabla 9).

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25us} (usando el promedio por especie como unidad muestral) explicada sólo por el factor elemento biogeográfico, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje fue similar, aproximadamente un 1%.

2.3 Efecto de la masa de las semillas

2.3.a Tiempo del inicio de la germinación (T_{25ps})

No se encontraron diferencias significativas (pruebas de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$) entre la distribución de T_{25ps} de las especies con semillas livianas y la distribución de T_{25ps} de las especies con semillas pesadas (Fig. 14).

Sin embargo, el ANDEVA de 1-vía mostró que la masa de las semillas tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25ps} (Tabla 5). El T_{25ps} de las especies con semillas livianas (30 días) es menor al T_{25ps} de las especies con semillas pesadas (58 días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, los análisis no indican diferencias significativas ($F_{(1,42)} = 0,80$; $p > 0,05$).

La masa de las semillas explicó el 1.9% de la varianza de T_{25ps} en ANDEVA de 1-vía (Tabla 5). Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} explicada sólo por el factor masa de las semillas, sustrayendo el efecto de otros factores, la proporción disminuyó a un 0.3% (Tabla 7). En la ANDEVA multifactorial completa este porcentaje no tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25ps} (Tabla 7). El efecto significativo de la masa de las semillas detectada en el ANDEVA de 1-vía, sería debido a las asociaciones con la época de dispersión y con el elemento biogeográfico (Tabla 7).

2.3.b Tiempo del término de la germinación (T_{25us})

No se encontraron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$) entre las distribuciones de T_{25us} de las especies con semillas livianas y la distribución de T_{25us} de las especies con semillas pesadas (Fig. 14).

Sin embargo, el ANDEVA de 1-vía mostró que la masa de las semillas tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25us} (Tabla 5). El T_{25us} de las especies con semillas livianas (107 días) es menor al T_{25us} de las especies con semillas pesadas (127

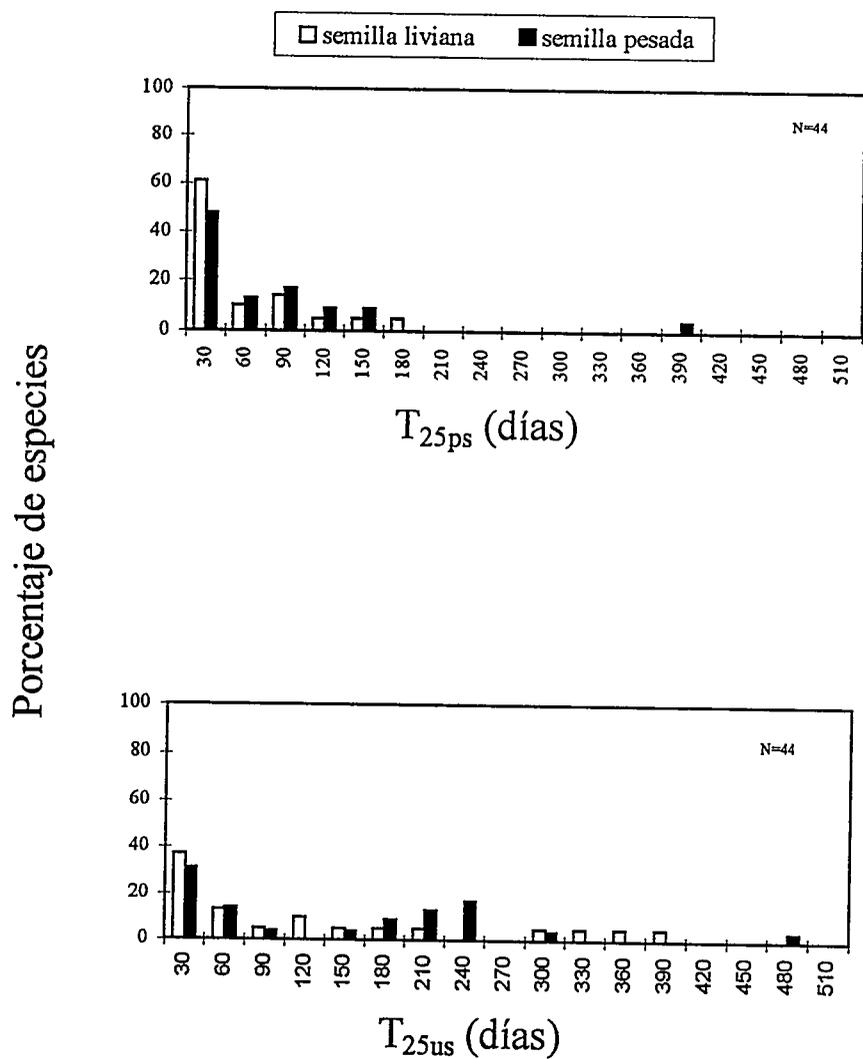


Figura 14. Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} en las especies del bosque de Chiloé, agrupadas de acuerdo a la masa de las semillas. No se detectaron diferencias significativas entre especies con semillas livianas y pesadas, en ambos estimadores (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$).

días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, los análisis no indican diferencias significativas ($F_{(1,42)} = 0,77$; $p > 0,05$).

La masa de las semillas explicó el 1.9% de la varianza de T_{25us} en ANDEVA de 1-vía (Tabla 5). Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25us} explicada sólo por el factor masa de las semillas, sustrayendo el efecto de otros factores, el porcentaje disminuyó levemente a un 1.2% y es aún significativo (Tabla 9). Esta escasa disminución se debería a las débiles asociaciones de la masa de las semillas con elemento biogeográfico y época de dispersión, detectada en la serie de ANDEVAs multifactoriales (Tabla 9).

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25us} (usando el promedio por especie como unidad muestral) explicada sólo por el factor masa de las semillas, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje fue mayor, aproximadamente un 3%.

La interacción de la Masa de las semilla con Elemento biogeográfico es sinérgica debido a que el F de la interacción es mayor que el F de cada factor principal en la ANDEVAs de 2-vías (Tabla 10).

2.4 Efecto de la forma de vida

2.4.a Tiempo del inicio de la germinación (T_{25ps})

No se encontraron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$) entre las distribuciones de T_{25ps} de los árboles, arbustos/lianas y hierbas/epífitas (Fig. 15).

La ANDEVA de 1-vía mostró que la forma de vida tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25ps} (Tabla 5). El T_{25ps} de los árboles es mayor (57 días) al T_{25ps} de los arbustos/lianas (45 días) y al T_{25ps} de hierbas/epífitas (41 días) (Tabla 6). Cuando el

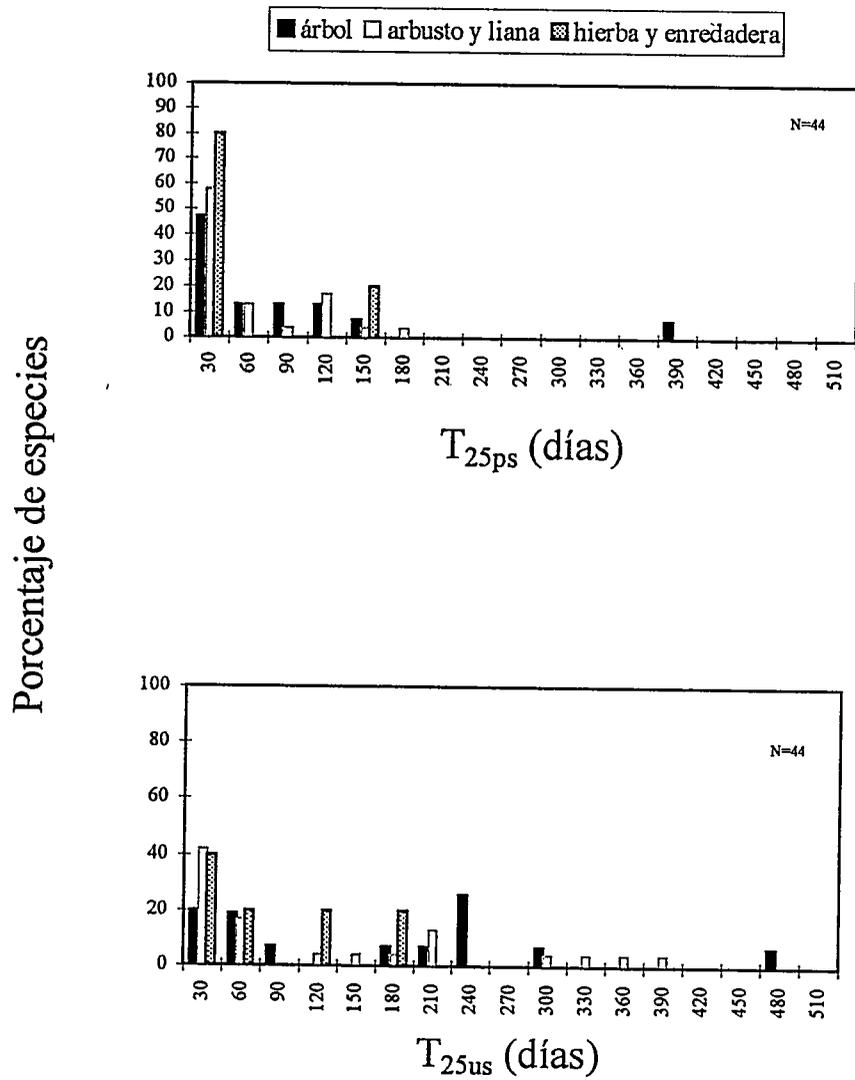


Figura 15. Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} en las especies del bosque de Chiloé, agrupadas de acuerdo a la forma de vida. No se detectaron diferencias significativas entre formas de vida en ambos estimadores (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$).

ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, los análisis no indican diferencias significativas ($F_{(2,41)} = 0,89$; $p > 0,05$).

La forma de vida explicó el 2.6% de la varianza de T_{25ps} en ANDEVA de 1-vía (Tabla 5). Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} explicada sólo por el factor forma de vida, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje disminuyó levemente a un 2.1% y es aún significativo (Tabla 7). Esta pequeña disminución se debería a asociaciones con época de dispersión, síndrome de dispersión y elemento biogeográfico (Tabla 7).

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} (usando el promedio por especie como unidad muestral) explicada sólo por la forma de vida, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje fue levemente mayor, aproximadamente un 4%.

La interacción de la Forma de vida con Elemento biogeográfico es sinérgica debido a que el F de la interacción es mayor que el F de cada factor principal en la ANDEVA de 2-vías.

2.4.b Tiempo del término de la germinación (T_{25us})

No se encontraron diferencias significativas (pruebas de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$) entre las distribuciones de T_{25us} de los árboles, arbustos/lianas y hierbas/epífitas (Fig. 15). Sin embargo, la ANDEVA de 1-vía mostró que la forma de vida tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25us} (Tabla 5). El T_{25us} de las especies de árboles es mayor (138 días) al T_{25us} de arbustos (115 días). Las hierbas-epífitas presentaron el T_{25us} más bajo (66 días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, los análisis no indican diferencias significativas ($F_{(2,41)} = 1,46$; $p > 0,05$).

La forma de vida explicó el 3.8% de la varianza de T_{25us} en ANDEVA de 1-vía (Tabla 5). Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25us} explicada sólo por el factor forma de vida, sustrayendo el efecto de los otros factores, la proporción se mantuvo similar con un 3.9% (Tabla 9).

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25us} (usando el promedio por especie como unidad muestral) explicada sólo por la forma de vida, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje fue mayor, aproximadamente un 7%.

La interacción de la Forma de vida con la Masa de las semillas es sinérgica debido a que el F de la interacción es mayor que el F de cada factor principal en la ANDEVA de 2-vías (Tabla 10).

2.5 Efecto del síndrome de dispersión de las semillas

2.5.a Tiempo del inicio de la germinación (T_{25ps})

Se encontraron diferencias significativas (pruebas de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$) entre la distribución de T_{25ps} de las especies con dispersión biótica y la distribución de T_{25ps} de las especies con otros mecanismos de dispersión (Fig. 16).

La ANDEVA de 1-vía muestra que el síndrome de dispersión tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25ps} (Tabla 5). El T_{25ps} de las especies con síndrome de dispersión biótica (53 días) es mayor al T_{25ps} de las especies con otros síndromes de dispersión de las semillas (39 días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, los análisis no indican diferencias significativas ($F_{(1,42)} = 1,71$; $p = 0,19$).

El síndrome de dispersión explicó el 3% de la varianza de T_{25ps} en ANDEVA de 1-vía. Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} explicada sólo por el factor síndrome de dispersión, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje aumentó

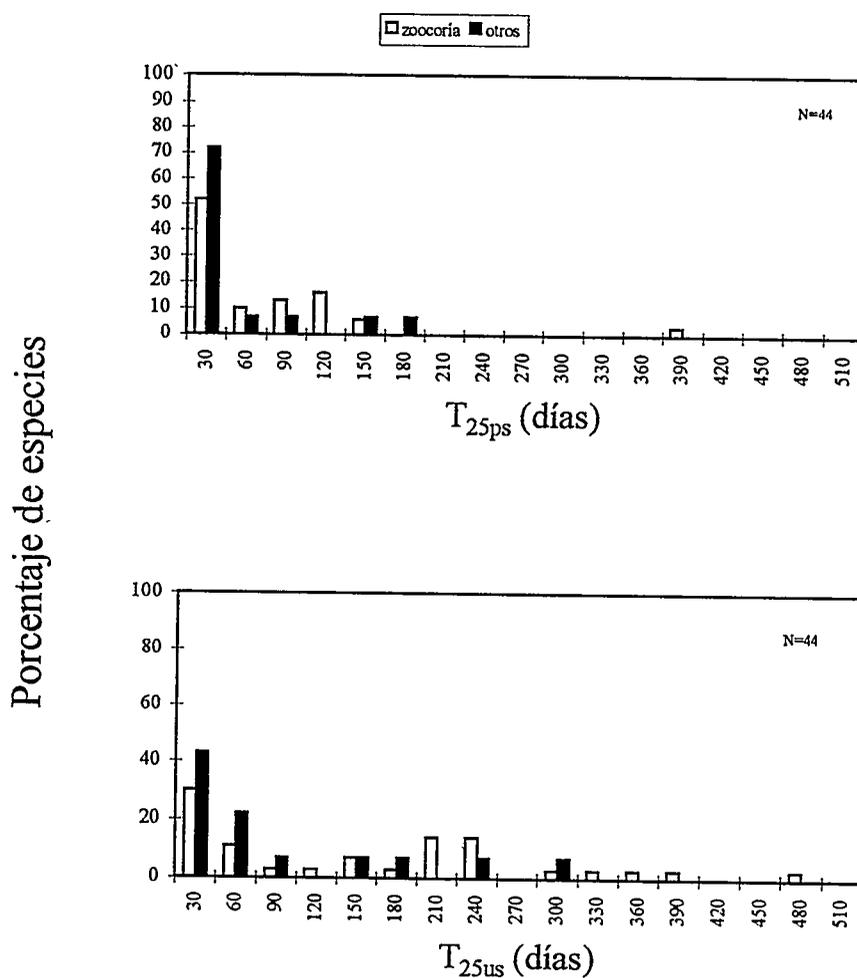


Figura 16. Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} en las especies del bosque de Chiloé, agrupadas de acuerdo al síndrome de dispersión. Se detectaron diferencias significativas entre endozoocoria y otros mecanismos de dispersión, en ambos estimadores (Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.05$).

a un 3.9% (Tabla 7). Este aumento podría deberse a interacciones del Síndrome de dispersión, por ejemplo, con el Elemento biogeográfico, detectados en las ANDEVAs de 2-vías, que es sinérgica en relación al factor principal elemento biogeográfico (Tabla 8).

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} (usando el promedio por especie como unidad muestral) explicada sólo por el síndrome de dispersión de las semillas, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje fue similar, aproximadamente un 4%.

2.5.b Tiempo del término de la germinación (T_{25us})

Se encontraron diferencias significativas (pruebas de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$) entre la distribución de T_{25us} de las especies con dispersión biótica y la distribución de T_{25us} de las especies con otros mecanismos de dispersión (Fig. 16).

La ANDEVA de 1-vía mostró que el síndrome de dispersión tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25us} (Tabla 5). El T_{25us} del síndrome de dispersión biótica es mayor (136 días) que el T_{25us} de los otros síndromes de dispersión (72 días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, los análisis indican diferencias significativas ($F_{(1,42)} = 4,1$; $p < 0,05$).

El síndrome de dispersión explicó el 9.2% de la varianza de T_{25us} en ANDEVA de 1-vía. Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25us} explicada sólo por el factor síndrome de dispersión, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje disminuyó a un 7,8% y es aún significativo (Tabla 9). Esta disminución se debería a las asociaciones del síndrome de dispersión con la filiación taxonómica y con la época de dispersión, detectadas en la serie de ANDEVAs multifactoriales (Tabla 9).

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25us} (usando el promedio por especie como unidad muestral) explicada sólo por el síndrome de dispersión de las

semillas, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje fue similar, con un 8,7%.

2.6 Efecto de la época de dispersión de las semillas

2.6.a Tiempo del inicio de la germinación (T_{25ps})

Se encontraron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$) entre la distribución de T_{25ps} de las especies que dispersan sus semillas en verano y la distribución de T_{25ps} de las especies que dispersan sus semillas el resto del año (Fig. 17).

La ANDEVA de 1-vía muestra que la época de dispersión de las semillas tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25ps} (Tabla 5). El T_{25ps} de las especies que dispersan sus semillas en la época seca (68 días) es mayor al T_{25ps} de las especies que dispersan sus semillas en la época húmeda o resto del año (37 días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, los análisis indican diferencias significativas ($F_{(1,42)} = 5,14$; $p < 0,05$).

La época de dispersión explicó el 13% de la varianza de T_{25ps} en ANDEVA de 1-vía. Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} explicada sólo por el factor síndrome de dispersión, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje disminuyó a un 11,1% y es aún significativo (Tabla 7). Esta disminución se debería a la asociación de la época de dispersión con la forma de vida detectada en la serie de ANDEVAs multifactoriales (Tabla 7).

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} (usando el promedio por especie como unidad muestral) explicada sólo por la época de dispersión de las semillas,

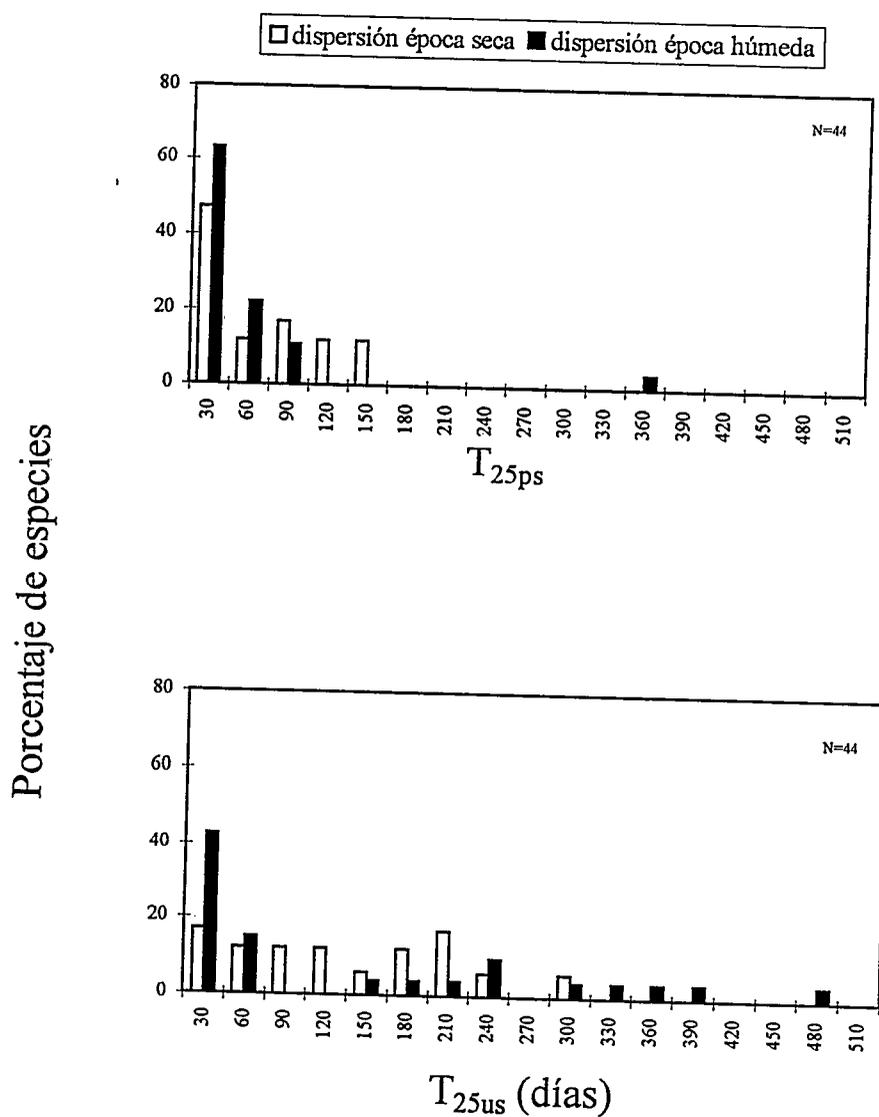


Figura 17. Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} en las especies del bosque de Chiloé, agrupadas de acuerdo a la época de dispersión. Se detectaron diferencias significativas entre especies que dispersan sus semillas en la época seca y especies que dispersan sus semillas en la época húmeda, en el estimador T_{25ps} (Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.05$).

sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje fue levemente menor, aproximadamente un 9%.

2.6.b *Tiempo del término de la germinación (T_{25us})*

No se encontraron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$) entre la distribución de T_{25us} de las especies que dispersan sus semillas en verano y entre la distribución de T_{25us} de las especies que dispersan sus semillas el resto del año (Fig. 17).

Sin embargo, la ANDEVA de 1-vía mostró que la época de dispersión tiene un efecto significativo sobre la variación de T_{25us} (Tabla 5). El T_{25us} de las especies que dispersan sus semillas en la época seca (119 días) es escasamente mayor al T_{25us} de las especies que dispersan sus semillas en la época húmeda (115 días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, los análisis no indican diferencias significativas ($F_{(1,42)} = 0,48$; $p > 0,05$).

La época de dispersión explicó el 2.6% de la varianza de T_{25us} en ANDEVA de 1-vía (Tabla 5). Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25us} explicada sólo por la época de dispersión de las semillas, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje aumentó a un 4% (Tabla 9). Este aumento se debería a la interacción entre el factor época de dispersión con la filiación taxonómica detectada en las ANDEVAs de 2-vías (Tabla 10).

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25us} (usando el promedio por especie como unidad muestral) explicada sólo por la época de dispersión de las semillas, sustrayendo el efecto de los otros factores, el porcentaje fue similar, aproximadamente un 3%.

2.7 Efecto del hábitat de las plántulas

2.7.a Tiempo del inicio de la germinación (T_{25ps})

No se encontraron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$) entre la distribución de T_{25ps} de las especies con plántulas que crecen en el interior del bosque y especies con plántulas que crecen en el margen o claro del bosque (Fig. 18).

El hábitat de las plántulas explicó sólo el 0,4% de la varianza de T_{25ps} en ANDEVA de 1-vía (Tabla 5). El T_{25ps} de las especies de interior de bosque (49 días) no se diferenció significativamente del T_{25ps} de las especies de margen o exterior de bosque (48 días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, obviamente los análisis tampoco indican diferencias significativas ($F_{(1,42)} = 0,83$; $p > 0,05$).

2.7.b Tiempo del término de la germinación (T_{25us})

No se encontraron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$) entre la distribución de T_{25us} de las especies con plántulas que crecen en el interior del bosque y la distribución de T_{25us} de especies con plántulas que crecen en el margen o exterior del bosque (Fig. 18).

El hábitat de las plántulas tuvo una nula contribución (0%) sobre la variación de T_{25us} en ANDEVA de 1-vía (Tabla 5). El T_{25us} de las especies de interior de bosque (129 días) no se diferenció significativamente del T_{25us} de las especies de margen o exterior de bosque (110 días) (Tabla 6). Cuando el ANDEVA de 1-vía fue realizado con el promedio de las especie, obviamente los análisis tampoco indican diferencias significativas ($F_{(1,42)} = 0,29$; $p > 0,05$).

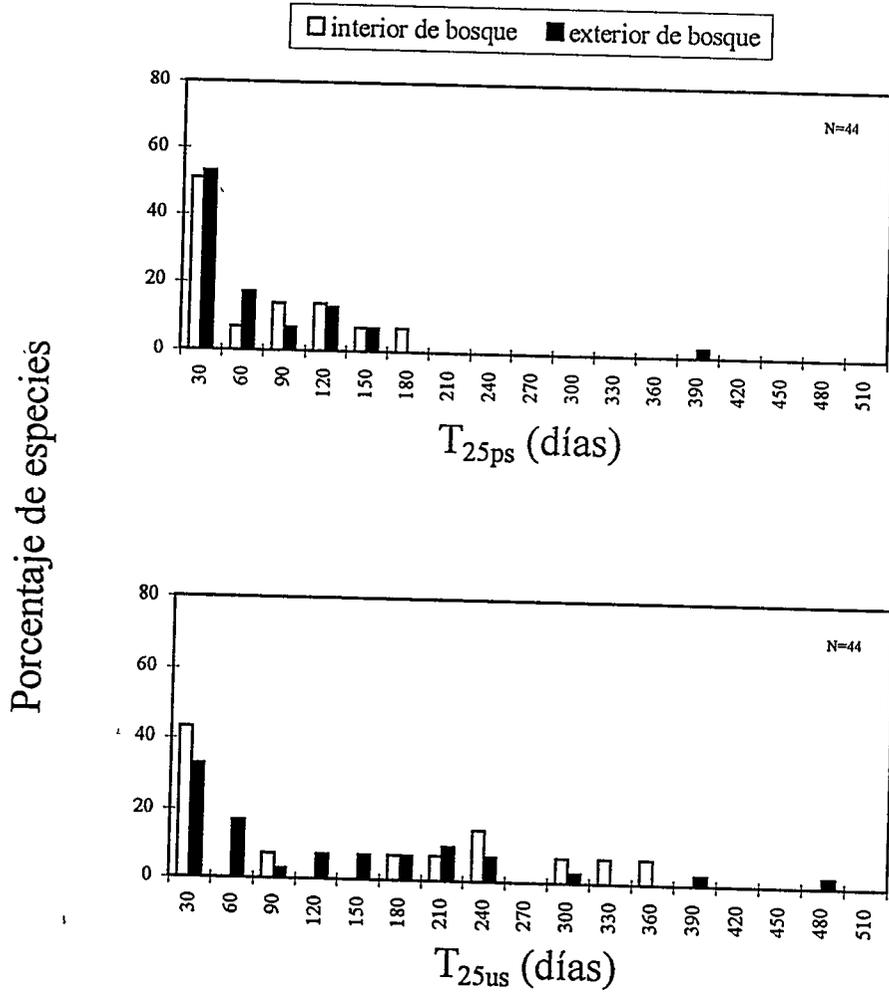


Figura 18. Distribución de frecuencia de T_{25ps} y T_{25us} en las especies del bosque de Chiloé, agrupadas de acuerdo al hábitat de las plántulas. No se detectaron diferencias significativas entre hábitat de interior de bosque y exterior o margen de bosque, en ambos estimadores (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$).

DISCUSION

1 PATRONES DE GERMINACION Y EMERGENCIA

En general, las especies del bosque templado de Chiloé se caracterizan por una alta proporción de semillas viables pre-dispersión, y por altos porcentajes de germinación en ensayos de laboratorio con semillas recién cosechadas y sin pre-tratamiento.

El diseño experimental formulado desde un comienzo suponía que un porcentaje importante de especies del bosque de Chiloé necesitaría que sus semillas fueran estratificadas en frío. Los resultados de esta tesis muestran que sólo tres especies requirieron que sus semillas fueran estratificadas en frío para germinar. Los antecedentes de la literatura agregan solamente 2 nuevas especies leñosas del bosque de Chiloé que requieren la estratificación, *Drimys winteri* (Donoso & Cabello 1978) y *Laurelia sempervirens* (Escobar & Donoso 1986).

Por otra parte, esta tesis demuestra que existe un grupo de especies de Chiloé que al estratificar sus semillas en frío el porcentaje de germinación se incrementa antes de los 30 días de iniciado el ensayo, comparado con el porcentaje de germinación de semillas sin estratificar. Además, se demuestra que en otro grupo de especies de Chiloé, la estratificación fría incrementa el porcentaje de germinación entre los 30 y 90 días de iniciado el ensayo, comparado con la germinación de semillas sin estratificar. Por último, la diferencia entre las semillas estratificadas y las semillas no estratificadas desapareció, en su mayor parte, con el avance del ensayo de germinación. Probablemente, esta diferencia sería consecuencia de un aumento de la tasa de germinación provocado por la estratificación a 4°C.

Cuando se analizó la tasa de germinación, se concluye que la estratificación en frío aceleró la germinación de 14 especies (24%). Sin embargo, hay que ser cuidadoso

con la interpretación de la tasa de germinación debido a que es un estimador ostensiblemente afectado por el número total de semillas germinadas y por tanto su interpretación biológica podría ser confusa. Es más confiable el análisis de los porcentajes de germinación a distintos tiempos (Brown & Mayer 1986).

Al parecer, la latencia innata, comúnmente asociada a especies de ambientes templados de Norteamérica y a la necesidad de estratificar las semillas en frío, no predomina en las especies del bosque de Chiloé. Un resultado similar se obtuvo en seis especies leñosas del bosque lluvioso montano de Tasmania (Read 1989) y en comunidades de plantas alpinas de Norteamérica (Amen 1966). En ambas regiones los autores proponen que la mayoría de las especies poseen semillas que no requieren una estratificación en frío para iniciar el proceso de germinación. Es necesario realizar estudios fisiológicos, y determinar si la aceleración de la germinación debido a la estratificación fría es resultado de alguna latencia o de alguna característica fisiológica de la germinación de las semillas.

Esta tesis demuestra que la característica de la germinación más común entre las especies de Chiloé, es la germinación rápida post-dispersión o próxima a la siembra. Los antecedentes que apoyan esta proposición se refieren principalmente al hecho de que aproximadamente un 60% de las especies inician la germinación antes de los 30 días y un 25% de las especies presentan un período de germinación completo circunscrito a los primeros 30 días desde la siembra en condiciones de laboratorio. Esta proposición también se apoya en los patrones de emergencia que se obtuvieron en los experimentos de terreno. El 43% de las especies emergidas comenzaron la emergencia antes de transcurridos los 30 días desde la siembra. El 29% de las especies alcanzaron su máximo de emergencia de plántulas en los primeros 30 días posterior a la siembra.

En general, el porcentaje de germinación final en laboratorio fue mayor que el porcentaje de emergencia final en terreno. Las causas de los menores porcentajes de emergencia en terreno comparado con la germinación en laboratorio, se debería a:

i) La germinación y la emergencia son dos procesos distintos separados consecutivamente en el tiempo.

ii) En algunos casos las semillas más pequeñas se perdieron desde las bandejas debido a las lluvias, e.g. *Tepualia stipularis*, *Gaultheria* spp, y *Calceolaria paniculata*.

iii) En algunos casos las semillas más grandes fueron consumidas por los roedores durante el invierno, a pesar de que mallas de protección envolvían a las bandejas. Los roedores atravesaron las mallas y extrajeron semillas de *Amomyrtus luma*, *Amomyrtus meli* y *Gevuina avellana*.

iv) Pérdida de plántulas recién emergidas, antes del día de registro, debido a depredación u otras causas de mortalidad temprana.

v) Condiciones de siembra sub-óptimas para algunas especies. Por ejemplo, se conoce que semillas de *Gaultheria mucronata*, *Luma apiculata*, *Fuchsia magellanica*, *Baccharis patagonica*, *Baccharis racemosa* (datos no publicados del autor) y *Nertera granadensis* no germinan bajo el dosel arbóreo o en condiciones de ausencia de luz (Willson et al. 1996). Los antecedentes bibliográficos (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1987) sugieren que las semillas fotosensibles son semillas pequeñas y producidas por plantas pioneras, como las señaladas.

La excepción a esta generalidad la constituyen ambas especies de *Luzuriaga*, que en condiciones de laboratorio, sus semillas fueron frecuentemente atacadas y eliminadas por hongos, y en consecuencia, los porcentajes de germinación en laboratorio fueron más bajos que los porcentajes de emergencia en terreno.

La moda del patrón estacional de emergencia de plántulas, situado en la estación de verano, con su cola que se prolongó durante el otoño, es coincidente con el patrón estacional de fructificación de la comunidad, que tiene un comportamiento unimodal, centrado en los meses de verano (Smith-Ramírez 1994). Las especies que caracterizan esta moda poseen semillas con una germinación rápida post-dispersión.

La segunda moda de emergencia de plántulas en primavera, con una cola que se prolongó hasta el inicio del verano, pudo ser consecuencia de:

i) Especies que constituyen la cola del patrón de fructificación de la comunidad debido a que exhiben un período de dispersión de los frutos tardío después del verano (*Myrceugenia ovata* var. *ovata*, *Myrceugenia parvifolia*, *Tepualia stipularis*). Son especies con una germinación rápida post-dispersión.

ii) Especies cuyas semillas se dispersan en pleno o fines de verano pero retrasan la emergencia desde el período de dispersión de los frutos hasta la primavera siguiente, es decir son especies que retrasan la germinación entre 4 meses (*Lomatia ferruginea*) y 8 meses (*Rhaphithamnus spinosus*).

La presencia de un patrón anual bimodal de emergencia de plántulas, en Chiloé, difiere al patrón anual unimodal de emergencia encontrado en bosques secos tropicales, donde no se registran plántulas recientemente emergidas durante la época seca (Garwood 1983).

El patrón de germinación comunitario de las especies del bosque templado de Chiloé difiere del de las comunidades templadas del hemisferio norte (Angevine & Chabot 1979, Bradbeer 1988). Grime et al. (1981) encontraron que el 40% de las especies de la flora de Sheffield presentaban semillas que tenían una germinación bloqueada inmediatamente después de la dispersión, con porcentajes de germinación menor a un 10%. En bosques templados de Norteamérica, la germinación de especies herbáceas está

fuertemente retrasada con respecto al tiempo de dispersión de las semillas, a través de variados mecanismos de latencia (Baskin & Baskin 1988). En general, la emergencia de plántulas durante el invierno no ocurre en bosques templados del Hemisferio Norte.

Las temperaturas en bosques templados de baja altitud en Chiloé son moderadas debido a la marcada influencia oceánica, por lo cual el invierno no limitaría la actividad fisiológica de las plantas en la mayoría de los ambientes. Las temperaturas bajo cero están circunscritas a sectores altos de la cordillera de la Costa (sobre los 500 m s.n.m.).

El síndrome de germinación de semillas que caracteriza a la mayoría de las especies del bosque de Chiloé, es decir, la ausencia de latencia innata o germinación inmediatamente después de la dispersión de los propágulos, se asemeja a los síndromes de germinación de las especies de bosques húmedos tropicales y del Caribe (Ray & Brown 1994, Macedo 1977, Ng 1978, 1980, Alexandre 1980, Fenner 1985, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). Esta similitud podría deberse a la presencia de rasgos fisiológicos ancestrales de las semillas de la flora de origen neotropical y tropical que constituyen una proporción muy importante en la flora del bosque de Chiloé. También, podría deberse a una evolución convergente en los tiempos de germinación, debido a que ambas floras estarían sujetas a presiones selectivas similares como: condiciones climáticas muy equitables (Arroyo et al. 1996) o favorables para el desarrollo de las plantas y/o presencia de aves, que interactúan con las plantas, comunes tanto en comunidades tropicales como templadas de Chiloé (Armesto & Rozzi 1989).

2 VARIACION DEL TIEMPO DE GERMINACION

2.1 Variación intraespecífica

Esta tesis demuestra que existe una alta variación intraespecífica en todos los estimadores del tiempo de germinación de las semillas, medido en días desde el tiempo de dispersión de las semillas. Por ejemplo, en la mayoría de las especies un orden de magnitud en número de días separó la germinación de la primera semilla de la población de la germinación de la última semilla de la población. Además, el 17% de las especies exhibieron coeficientes de variación del tiempo promedio de germinación iguales o mayores que 80% (Tabla 4).

Este alto grado de variación del tiempo de germinación y la forma de la distribución de frecuencia del tiempo de germinación de las especies de Chiloé, que no presentan una forma discreta, sugiere que estamos en presencia de un rasgo continuo. Se ha planteado que un rasgo con expresión continua, dentro de una población, podría estar controlado por varios genes (Ridley 1993).

La alta variación en los tiempos de germinación, dentro de una población de semillas, y la expresión continua de los estimadores del tiempo de germinación, señalaría la presencia de rasgos con un alto potencial de sufrir selección, y por lo tanto, sujetos a procesos microevolutivos (Ridley 1993, Westoby et al. 1995).

Un supuesto del actual trabajo sostuvo la existencia de dos mecanismos que controlarían la extensión de la época de germinación de una especie: *i*) control del tiempo de inicio de la germinación, *ii*) control del tiempo de término de la germinación.

La hipótesis de que existirían a lo menos dos mecanismos que afectan la distribución temporal de la germinación de las semillas de una población está apoyado por el comportamiento multimodal de la distribución de frecuencia de germinación de la población de semillas, que se reflejó claramente en que por lo menos el 30% de las

especies presentaban distribución platicúrtica (Tabla 4), por el extendido extremo final de la distribución de la germinación en la mayoría de las especies (Fig. 10), por los altos coeficientes de variación en las especies estudiadas (Tabla 4), y por las diferencias entre los patrones de distribución del tiempo de inicio de la germinación (T_{25ps}) y del tiempo de término de la germinación (T_{25us}) (Fig. 11). Estos mecanismos, que controlarían la germinación inicial y final, podrían estar sujetos a distinta tendencia microevolutiva o presiones selectivas. Una distribución temporal de frecuencias de la germinación con un patrón multimodal, como la presente en especies del bosque de Chiloé, no es compatible con la presencia de una selección de tipo direccional y más bien apoya la presencia de una selección disruptiva (Ridley 1993). Estas distribuciones podrían señalar la existencia de un gradiente de opciones adaptativas. En un extremo, una semilla que germina inmediatamente después de dispersada tiene bajas probabilidades de que la semilla sea depredada o atacada en el suelo por vertebrados u hongos; sin embargo, la plántula recién emergida estaría sujeta a las condiciones ambientales del tiempo de dispersión de las semillas, las cuales podrían ser desfavorables para la sobrevivencia de las plántulas en comparación con otra estación del año. En el otro extremo, una semilla con germinación más tardía quedaría expuesta en el suelo por mayor tiempo a depredadores y su probabilidad de mortalidad aumentaría; sin embargo, la plántula emergida posteriormente podría desarrollarse en un ambiente más favorable para la sobrevivencia. Por tanto, la distribución de frecuencia de la germinación de las semillas de una población podría ser el resultado de un compromiso entre ambos extremos.

Hay evidencias en la literatura que sugieren que algunas especies poseen más de un mecanismo que determina el tiempo de germinación o tiempo de emergencia de las plántulas. En apoyo de esta idea, la época de germinación de las anuales *Papaver dubium*

(Arthur et al. 1973) y *Bromus tectorum* (Mack & Pyke 1983) tienen dos modas, con un grupo de semillas que germinan en otoño y otro grupo en primavera.

Este fenómeno ha sido interpretado como polimorfismo genético, es decir control de un carácter por varios alelos que se expresan fenotípicamente dentro de una población. El polimorfismo ha sido descrito frecuentemente en rasgos morfológicos de las semillas y en rasgos de la germinación (Baskin & Baskin 1985, Venable 1989). Los resultados de esta tesis sugieren que un polimorfismo sería frecuente en los procesos fenológicos que controlan la germinación de semillas en las especies del bosque templado de Chiloé.

2.2 Variación interespecífica

Esta tesis demuestra que existe una alta variación interespecífica en los tiempos promedios de germinación en la flora del bosque templado de Chiloé. Por ejemplo, más de 200 días separan al tiempo promedio de germinación en días a *Gratiola peruviana*, *Tepualia stipularis* y *Tristerix corymbosus* con el tiempo promedio de germinación de *Hydrangea serratifolia*, *Gaultheria insana* y *Rhaphithamnus spinosus*, las últimas especies en germinar en los ensayos de laboratorio.

El patrón bimodal de la distribución de frecuencias del tiempo promedio de germinación de las especies de Chiloé insinúa que el tiempo de germinación estaría sujeto por lo menos a dos diferentes presiones selectivas y/o condicionantes filogenéticas o de diseño. El patrón bimodal también insinúa dos tendencias para el tiempo promedio de germinación en la comunidad de Chiloé. Estas tendencias podrían atribuirse a un patrón generado por extinciones diferenciales de los taxa en la región de los bosques templados de Chiloé, proceso que podría atribuirse a una selección de especies (sensu Stanley 1975).

A continuación se discutirán los determinantes de la variación interespecífica de los tiempos de germinación evaluados en esta tesis. Por motivos de claridad se analiza cada factor separadamente, pero los resultados indican que los factores condicionantes del tiempo de germinación actúan integrados.

3. CONDICIONANTES DEL TIEMPO DE GERMINACION

3.1 Condicionante filogenética

En relación a la primera hipótesis de esta tesis, los resultados confirman que la filiación taxonómica de las especies, en un nivel superior a orden, tiene un efecto significativo sobre la variación de los estimadores del tiempo de inicio y de término de la germinación.

El análisis demostró que entre todos los factores considerados, la cercanía filogenética explicó una mayor proporción de la varianza. Explicó un 19% de la variación de T_{25ps} y un 16,7% de la variación de T_{25us} .

La importancia de las condicionantes filogenéticas se visualiza notablemente cuando el efecto de la filiación taxonómica fue analizado para dos subgrupos de especies según su origen biogeográfico: endémico y neotropical (Fig. 19). Los patrones de variación de T_{25ps} y T_{25us} , según la filiación taxonómica, son muy similares en los elementos endémicos y neotropicales, por tanto, estarían principalmente determinados por la pertenencia filogenética.

Los resultados de esta tesis concuerdan con muchos publicados en la literatura. Se ha probado, en comunidades de plantas, que la filogenia es un factor importante para explicar la variación interespecífica de los sistemas reproductivos (Arroyo & Squeo 1990), del tamaño de las semillas (Mazer 1989, 1990), de la fenología de la floración (Kochmer & Handel 1986, Johnson 1992, Wright & Calderon 1995), de rasgos de frutos

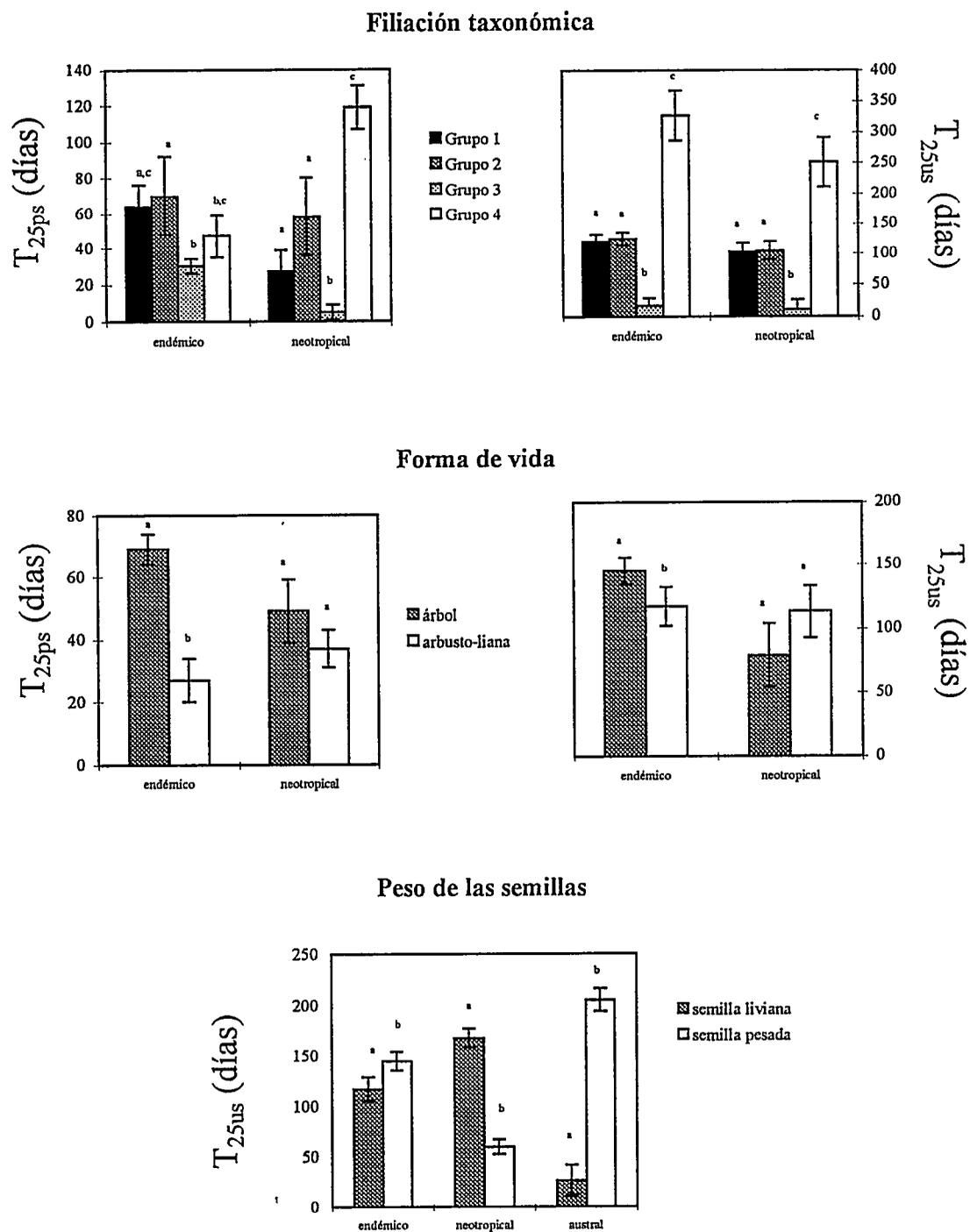


Figura 19. Comparación de T_{25ps} y T_{25us} de especies de agrupaciones biogeográficas (ver texto), categorizado en subgrupos de acuerdo a filiación taxonómica, forma de vida y masa de las semillas. Letras distintas, dentro de cada grupo, indican diferencias significativas entre categorías (ANOVA de 2-vías, $p < 0.01$). Barra indica $\pm 1D.E.$

dispersados por animales (Herrera 1992a) y en general de rasgos reproductivos, como por ejemplo, de la flora Británica (Peat & Fitter 1994).

Sin embargo, en diferentes características reproductivas de las plantas, existe un amplio rango en los porcentajes de variación que son explicados por una misma jerarquía taxonómica (Peat & Fitter 1994). Por ejemplo, en rasgos cuantitativos, las jerarquías taxonómicas de orden y clase explicaron entre un 3,6% de la varianza del número de semillas/flor y un 32,1% de la varianza del tamaño de los propágulos. En rasgos cualitativos, las jerarquías taxonómicas de orden y clase explicaron entre un 5,6% de la varianza de la forma de vida y un 70,1% de la varianza de los mecanismos de polinización.

Los grupos taxonómicos utilizados en este estudio (supraorden) explicaron aproximadamente el 19% y 17% de la varianza de T_{25ps} y T_{25us} respectivamente, y se ubican dentro del rango de los porcentajes de variación explicado por la jerarquía sobre orden, en rasgos cualitativos y cuantitativos (Peat & Fitter 1994). Westoby et al. (1995) argumentaron que los rasgos de variación continua, como la masa de las semillas, son menos conservativos a lo largo de un linaje que los rasgos cualitativos, debido a que sería muy improbable que todas las mutaciones en la masa de las semillas producidas durante millones de años fueran deletéreas, y así prevenir que la selección hubiese variado la masa de las semillas dentro de un linaje. Los resultados de esta tesis no pueden utilizarse para apoyar a Westoby et al. (1995), porque la variación de T_{25ps} y T_{25us} debería compararse con la variación de rasgos cualitativos de la flora de Chiloé, como: síndrome de polinización, síndrome de dispersión o mecanismo reproductivo, información que no está disponible en la actualidad.

La interpretación biológica de la asociación entre los estimadores del tiempo de germinación y la filiación taxonómica de las especies es compleja. Una posible

interpretación es que la filiación taxonómica impone una restricción a la variación del carácter dentro de un clado debido a limitantes de desarrollo o de diseño, planteados como alternativas a causas adaptativas (Lanyon 1993, McKittrick 1993, Miles & Dunham 1993, Yokoyama 1994, Ackerly & Donoghue 1995).

Lord et al. (1995), sugirieron otra interpretación para el patrón de variación interespecífica de la masa de las semillas en cinco floras templadas. La condicionante filogenética, o varianza del carácter explicada por la taxonomía, no sería una limitante de la expresión de un rasgo dentro de un linaje, sino una tendencia adaptativa del rasgo presente a través de toda o gran parte de la historia del linaje. Los autores denominaron a esta interpretación, principio de la conservación del "nicho filogenético". Este principio fue propuesto como una explicación adaptativa para la similitud fenotípica de taxa filogenéticamente cercanos (Harvey & Pagel 1991). En realidad, Lord et al. (1995) sugirieron un cambio en la hipótesis nula que debe ser puesta a prueba. Por lo tanto, resultados similares son interpretados de manera diferente.

La interpretación del efecto de la taxonomía sobre la variación interespecífica de un rasgo está muchas veces relacionada con el marco teórico del investigador. Algunos autores defienden de manera irrestricta el marco teórico adaptativo (Bock 1980, Reeve & Sherman 1993), oponiéndose a una definición histórica de la adaptación biológica. Según esta posición, no sería necesario probar que el origen de un rasgo haya estado asociado al aumento de la adecuación biológica. Para estos autores, lo que habría que probar es que la actual correlación entre el rasgo y ambiente aumenta la adecuación del organismo.

Sin embargo, durante las dos últimas décadas la explicación adaptativa ha sido criticada, debido a que esta última considera a la variación genética como ilimitada y no sujeta a restricciones estructurales de desarrollo o filogenética (Gould & Lewontin 1979, Gould & Vrba 1982).

Una solución integradora a este problema parece razonable (Dwyer 1984, Stearns 1992). Los rasgos funcionales están sujeto a condicionantes históricas y de desarrollo. Explicar la variación interespecífica de un rasgo, tal como un estimador del tiempo de germinación, a través de mecanismos adaptativos no excluye las explicaciones históricas, basadas en restricciones a la variaciones del carácter dentro de cada clado. Las características de un organismo estarían determinadas por la interacción entre adaptación en un extremo y las restricciones filogenéticas y de desarrollo en el otro extremo de un continuo de causas e inferencia.

3.2 Condicionante biogeográfica

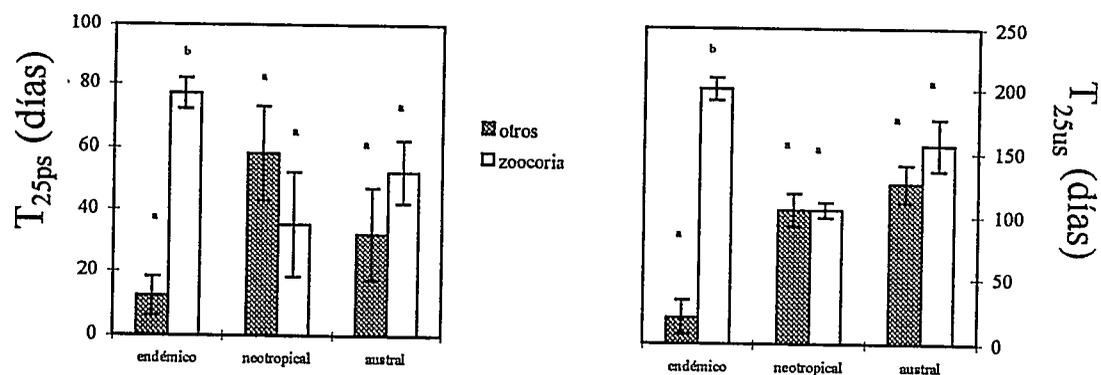
En relación a la segunda hipótesis de esta tesis, los resultados permiten afirmar con certeza que el origen biogeográfico de las especies tiene un efecto significativo sobre la variación de los estimadores del tiempo de germinación.

El efecto biogeográfico no tiene la misma relevancia que los efectos filogenéticos ya discutidos. El origen biogeográfico de las especies explicó sólo alrededor del 2% de la varianza de los estimadores del tiempo de germinación. Cuando consideramos que la distribución biogeográfica representa el origen biogeográfico de los taxa, concluimos que este último factor es menos condicionante de los estimadores del tiempo de germinación que el origen filogenético. El origen biogeográfico representa distribuciones comunes en el pasado de elementos de la flora que no necesariamente están emparentados filogenéticamente. Por lo tanto, si existen similitudes entre los estimadores del tiempo de germinación para distintos grupos biogeográficos, estas reflejarían similares respuestas adaptativas de las plantas en ambientes de vida similares.

Las semillas de los taxa del bosque de Chiloé de origen neotropical presentan, en general, una germinación rápida y próxima al tiempo de dispersión de las semillas. Los

elementos endémicos, que se habrían diversificado en el transcurso del aislamiento Pleistocénico de la flora templada del sur de Sudamérica durante los últimos 3 millones de años (Hinojosa 1996, Villagrán & Hinojosa 1997), presentaron -en general- un mayor retraso del tiempo de germinación que las especies de origen neotropical y un retraso del tiempo de germinación semejante a los taxa de origen austral. Sin embargo, el análisis independiente de los factores pueden generar resultados confusos cuando existen interacciones significativas entre los factores. Por ejemplo, cuando se analizaron los efectos biogeográficos, sobre la variación de T_{25ps} y T_{25us} separando las especies en dos subgrupos de acuerdo al mecanismo de dispersión de las semillas, los taxa endémicos presentaron patrones distintos del resto (Fig. 20). El elemento endémico fue el único que presentó diferencias significativas en el tiempo de inicio y de término de la germinación entre especies cuyos propágulos son dispersados por vertebrados frugívoros y los dispersados por otros mecanismos (ANDEVAs de 2-vías, $p < 0,0005$). Los elementos endémicos principalmente se habrían diversificado a partir del Terciario Superior (Hinojosa 1996, Villagrán & Hinojosa 1997), independiente del origen del linaje que podría ser muy antiguo, como es el caso del único representante de la familia endémica *Aextoxicaceae* que presenta relaciones filogenéticas con taxa tropicales (Arroyo et al. 1996). Muchas de los taxa endémicos de Chiloé tienen frutos carnosos dispersados por aves del orden Passeriformes (Armesto & Rozzi 1989, Sabag 1993). Según Feduccia (1995), la radiación de los Passeriformes también se habría iniciado a finales del Terciario. Esta coincidencia entre la probable época de diversificación del elemento endémico y la probable época de diversificación de las aves Passeriformes sugiere que el patrón de germinación de semillas de las especies con dispersión biótica, que presentaron

Síndrome de dispersión de las semillas



Época de dispersión de las semillas

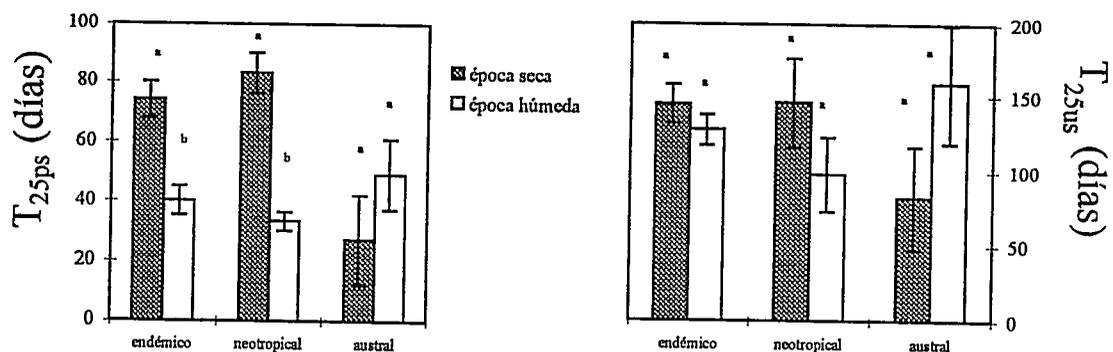


Figura 20. Comparación de T_{25ps} y T_{25us} de especies de 3 agrupaciones biogeográficas (ver texto), categorizado en subgrupos de acuerdo a síndrome de dispersión y época de dispersión de las semillas. Letras distintas, dentro de cada grupo, indican diferencias significativas entre categoría (ANOVA de 2-vías, $p < 0.01$). Barra indica $\pm 1D.E.$

tiempos de inicio de la germinación más tardíos que las especies con otros mecanismos de dispersión, podría ser tan antiguo como el período de aislamiento de los bosques templados del sur de Chile y la diversificación de la flora endémica, y podría haber sido seleccionado o favorecido por la coevolución con aves Passeriformes, principales dispersantes actuales de los propágulos carnosos en Chiloé.

Además, cuando se analizó el efecto biogeográfico, sobre la variación de T_{25ps} separando las especies en dos subgrupos de acuerdo a la época de dispersión de sus semillas, los taxa endémicos presentaron tiempos de inicio de germinación similares a los neotropicales (Fig. 20). En ambos grupos (neotropical y endémico) las semillas dispersadas en la época seca del año tienen una germinación más tardía, respecto al tiempo de maduración y dispersión de los frutos que las semillas que se dispersan en la época húmeda del año. En los taxa australes no hubo diferencias entre especies con distinta época de dispersión de los frutos (Fig. 20). Si tanto en los elementos endémicos como neotropicales, la estacionalidad de la caída de lluvia fue una presión selectiva sobre el origen del tiempo de inicio de la germinación, entonces los elementos de origen austral, probablemente, no estuvieron sujetos a una estacionalidad climática semejante. El origen de la flora austral/antártico pudo haber estado sometido a un régimen pluviométrico de alta intensidad y constante durante todo el año, como el presente actualmente en la costa occidental del extremo sur de Sudamérica, entre los 45-50° S, región de los bosques lluviosos no estacionales (Arroyo et al. 1996).

La historia geológica del sur de Sudamérica, ha permitido fechar con gran certeza la diversificación de los elementos endémicos de su flora. Esta habría ocurrido concomitante a un conjunto de cambios geográficos, climáticos y biogeográficos a partir del Terciario superior (Heusser 1977, Villagrán & Hinojosa 1997). El conocimiento de la

época de diferenciación de los elementos endémicos permite postular las siguientes hipótesis:

- i)* Parte de la variación de los estimadores del inicio y del término de la germinación en los taxa neotropicales habría tenido su origen antes del Terciario tardío y probablemente de la diversificación de los elementos endémicos.
- ii)* Parte de la variación de los estimadores del inicio y del término de la germinación en los taxa australes habría tenido su origen antes del Terciario tardío y probablemente de la diversificación de los elementos endémicos.
- iii)* Parte de la variación de los estimadores del inicio y del término de la germinación en los taxa endémicos se habría originado bajo las condiciones presentes durante el transcurso del Cuaternario.

En resumen, un porcentaje significativo de la variación de los estimadores del tiempo de inicio y de término de la germinación puede interpretarse como una consecuencia de la heterogeneidad del origen histórico de los taxa. Los mecanismos involucrados en el proceso histórico que ha generado el actual patrón de variación de los estimadores del tiempo de germinación en la flora del bosque templado de Chiloé pueden ser complejos y de difícil interpretación, como también fue sugerido por Herrera (1992 b) cuando evaluó procesos históricos en plantas leñosas mediterráneas de Europa. Las tasas de diversificación diferencial de los linajes (orígenes menos extinciones) pueden producir un patrón particular de atributos a través de los taxa actuales. Este fenómeno podría ser atribuido a una "selección de especies" (Stanley 1975) o "sorteo de linajes" (Vrba & Gould 1986) aunque aún no se haya asociado un mecanismo específico para tales procesos.

El patrón taxonómico actual de la flora de Chiloé y del sur de Chile, con una alta riqueza genérica y familiar pero con un pequeño número de especies por género, sugiere

que los mecanismos de extinción de especies durante los últimos 3 millones de años han sido tan o más importantes que los mecanismos de especiación. Los actuales patrones comunitarios del tiempo de inicio y de término de la germinación, serían en parte resultado de estos mecanismos.

3.3 Condicionante de diseño/estructural

3.3.1 Masa de las semillas

i) Tiempo de inicio de la germinación (T_{25ps})

Los resultados de esta tesis rechazaron la hipótesis de que el efecto alométrico o relación superficie/volumen de las semillas afectara los estimadores del inicio de la germinación, porque no hubo diferencias para el T_{25ps} entre semillas pequeñas y grandes. La mayor relación superficie/volumen de las semillas más pequeñas, asociadas a mayores tasas de imbibición, no sería relevante en especies del bosque de Chiloé. Las diferencias de T_{25ps} entre especies con semillas pequeñas y con semillas grandes registradas en ANDEVA de 1-vía se deben a que la masa de las semillas está asociada con la época de dispersión y con el origen biogeográfico de los taxa.

Es posible que algún patrón podría estar oculto en alguno de los grupos, de la categoría peso de las semillas, estimados para los análisis.

ii) Tiempo de término de la germinación (T_{25us})

Sin embargo, la masa de las semillas tuvo un efecto significativo sobre la variación del tiempo de término de la germinación. Cuando se analizó el efecto de la masa de las semillas sobre la variación de T_{25us} separando las especies en subgrupos de acuerdo a la filiación taxonómica (Fig. 21), el Grupo 4 (representado principalmente por Ericales) y el

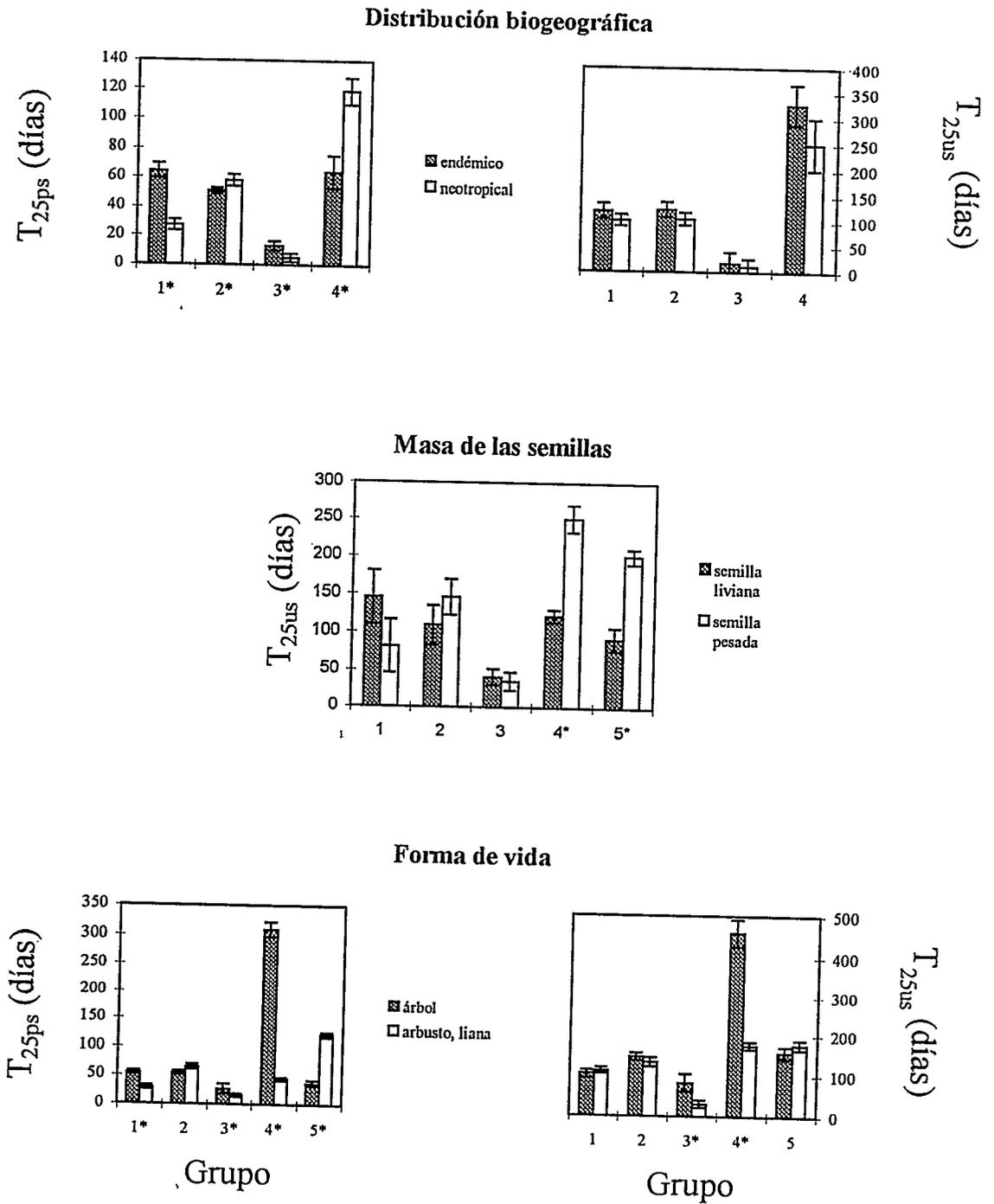


Figura 21. Comparación de T_{25ps} y T_{25us} de especies de 5 agrupaciones taxonómicas (ver texto), categorizado en subgrupos de acuerdo a distribución biogeográfica, masa de las semillas y forma de vida. Los grupos taxonómicos con asterisco (*), indica diferencia significativa entre cada par de categorías (ANOVA de 2-vías, p < 0.01). Barra indica ±1D.E.

Grupo 5 (representado principalmente por Ranunculales) presentaron un T_{25us} menor en las semillas livianas que en semillas pesadas.

La masa de las semillas ha sido correlacionado con la adecuación de las plantas, medida como la cantidad de recursos que las semillas disponen para la mantención, crecimiento y sobrevivencia de las plántulas (Harper et al. 1970, McGinley et al. 1987, McWilliams et al. 1968, Winn 1985, Mazer 1989). Las especies de semillas grandes producirían plántulas de una mayor habilidad competitiva, que las especies de semillas pequeñas, en ambientes de recursos limitados (e.g. baja luminosidad), debido a que tienen más reservas de nutrientes. Las especies de semillas pequeñas, con menos recursos, producirían plántulas de menor habilidad competitiva, y presentarían una estrategia de colonización o germinación y crecimiento acelerado en sitios abiertos (Snow 1971, Howe & Richter 1982). También, se ha postulado una relación entre especies con semillas pequeñas y su época de germinación (Silvertown 1981, Bukley 1982). Las especies de semillas pequeñas estarían condicionadas a establecerse en la época de menor estrés ambiental.

Cuando se comparó el T_{25us} entre especies de semillas grandes y pequeñas dentro del subgrupo de especies que dispersan sus propágulos en la época seca del año, la de mayor estrés ambiental para las plántulas, se demostró que el T_{25us} de las semillas pequeñas eran menores que el T_{25us} de las semillas grandes (ANDEVAs de 2 vías, $p < 0,0005$). Cuando la comparación se realizó dentro del grupo de especies dispersadas en la época húmeda (de menor estrés) no se encontraron diferencias. Este resultado apoyaría la hipótesis que la variación interespecífica de T_{25us} entre semillas pequeñas y grandes sería una respuesta correlacionada con el ambiente y no con el tamaño de las semillas per se.

¿Por qué el peso de las semillas afectaría más el tiempo de término de la germinación que el tiempo de inicio de la germinación? Las plántulas que emergen al final de la época de germinación están en desventajas competitiva con respecto a las plántulas de la misma población que emergieron al inicio de la época de germinación (Harper et al. 1970). El aumento de la tasa de germinación del último grupo de semillas germinadas provocaría una mayor sincronía en el tiempo de germinación de la población en especies con semillas pequeñas, que compensaría la desigual capacidad competitiva de las plántulas. Es un hecho reconocido que las plantas colonizadoras de sitios abiertos, presentan semillas pequeñas y germinación rápida en períodos cortos (Harper et al. 1970), favoreciendo la rápida invasión en las primeras etapas de la sucesión. Este último hecho se corrobora cuando observamos que las especies con germinación sincrónica en Chiloé, son en su mayoría especies que se establecen en sitios abiertos y presentan semillas pequeñas: *Acrisione denticulata*, *Juncus procerus*, *Tepualia stipularis*, *Nertera granadensis*, *Escallonia rubra*, *Fuchsia megellanica* (Figura 10).

3.3.2 Forma de vida

En relación a la hipótesis sugerida sobre el efecto de la forma de vida, los resultados permiten concluir que la forma de vida de las plantas tiene un efecto significativo sobre la variación de los estimadores del tiempo de inicio y del tiempo de término de la germinación. Pero -en general- el efecto es contrario al propuesto en la hipótesis sugerida en esta tesis. En promedio, los árboles producen semillas con un T_{25ps} y T_{25us} más alto que los arbustos/lianas o hierbas/epífitas. En conclusión, las especies con diferente forma de vida presentan diferentes tiempo de inicio y de término de la germinación.

Se postula que los estimadores del tiempo de germinación estarían afectados por determinantes estructurales o una restricción de desarrollo vinculada al tipo de

crecimiento de la planta. La restricción de desarrollo podría definirse como un sesgo o limitación de la variabilidad fenotípica, causado por la estructura, el carácter, la composición o las dinámicas del sistema de desarrollo (Gould & Lewontin 1979, Maynard Smith et al. 1985). Incluso Maynard Smith et al. (1985), sugieren que las causas de una restricción de desarrollo podría estar relacionado a la selección.

La posible correlación entre forma de vida y tiempo de inicio de la germinación ha sido analizada en pocos estudios (Grime et al. 1981, Garwood 1983, Rees 1993, 1994). Los resultados han sido contradictorios. Garwood (1983) no encontró correlación significativa. Grime et al. (1981) encontraron que las especies de hierbas anuales o perennes comenzaban a germinar antes que las especies de arbustos y árboles. Rees (1993) encontró que el retraso del inicio de la germinación está asociado con la longevidad (factor fuertemente asociado con la forma de vida), a través de lo que el autor llamó "compromiso adaptativo". La proposición de Rees no está apoyada con nuestros resultados generales. Sin embargo, cuando la forma de vida se evaluó, de acuerdo a subgrupos por Grupo Taxonómico, a través de ANDEVAs de 2-vías, se encontró sólo en el Grupo 5, una tendencia opuesta a la general (Fig. 21). Este Grupo presentó un T_{25ps} menor en las semillas de árboles que en semillas de arbustos/lianas, como se había propuesto en la hipótesis inicial y en el modelo de Rees (1993).

No es claro el mecanismo causal que podría explicar los patrones de variación interespecífica de los estimadores del tiempo de germinación encontrados en el análisis de la forma de vida dentro de los grupos filogenéticos considerados.

Tampoco se encontraron, en la serie de ANDEVAs multifactoriales, una asociación entre la forma de vida y el tamaño de las semillas y entre forma de vida y el hábitat de la plántula. Por tanto, no existen suficientes evidencias para atribuir causas adaptativas para la explicación de los patrones encontrados.

3.4 Condicionantes Ecológicas

3.4.1 Síndrome de dispersión de las semillas

Esta tesis prueba que el síndrome de dispersión de las semillas tiene un efecto significativo sobre la variación de los estimadores del tiempo de germinación.

El síndrome de dispersión biótica por endozoocoría es mayoritario en la flora de Chiloé (Armesto & Rozzi 1989). El retraso de la germinación de las semillas con respecto a la época de dispersión fue mayor en las especies con dispersión biótica que en las especies con otros mecanismos de dispersión.

Los tiempos de inicio y los tiempos de término de la germinación más tardíos de las especies con dispersión biótica, son consistentes con la hipótesis de que este retardo evita la germinación vivípara o el daño al embrión en desarrollo durante el paso por el tracto digestivo del ave. Este resultado concuerda con la conclusión de Garwood (1983), para especies de una selva tropical seca, donde prueba que las semillas de especies con dispersión zoocora tienen mayor tiempo promedio de germinación que las semillas de especies con dispersión por el viento.

Cook (1980) propuso que la dispersión biótica estaría asociada a mecanismos que retrasan la germinación de las semillas y sugirió que el retraso sería provocado por un tipo de latencia primaria o innata. Una posible explicación del retraso de la germinación de las semillas dispersadas por aves puede ser la presencia en las semillas de una testa dura e impermeable al agua, o la presencia de un inhibidor de la germinación, cuando las semillas son recién dispersadas. Bradbeer (1988) sugiere que la latencia primaria sería causada por las capas que recubren a las semillas y al embrión, como : pericarpo, testa, perisperma y endosperma.

La especie *Myrceugenia planipes* representa una excepción a esta regla. Esta especie presenta frutos carnosos que envuelven embriones desnudos que pueden germinar

mientras el fruto se encuentra sobre la planta madre (germinación vivípara). Aunque *M. planipes* se agrupa con las especies de síndrome de dispersión biótica, muchos de sus frutos no serían dispersados por las aves de Chiloé. Los frutos pueden permanecer meses expuestos sobre la planta madre y no existen antecedentes en la literatura sobre la forma de dispersión de estas semillas. Sería interesante conocer los efectos de la dispersión biótica sobre la viabilidad de los embriones de las semillas de *M. planipes*.

La correlación probada en esta tesis (las especies dispersadas por aves presentan semillas con un mayor retraso de la germinación que especies con semillas dispersadas por el viento) no concuerda con el modelo poblacional de Venable & Brown (1988). Este último modelo señala un compromiso adaptativo entre la dispersión en el tiempo (retraso de la germinación) y la dispersión en el espacio (dispersión dirigida por aves). Los autores propusieron que las plantas que tenían dispersión dirigida de las semillas hacia sitios favorables para el establecimiento de las plántulas (condiciones adecuadas de agua, luz y temperatura) -por ejemplo a través de la dispersión por animales- no estarían sometidas a presiones selectivas que incrementasen la dispersión de las semillas en el tiempo o incrementasen el retraso de la germinación. Estos últimos rasgos serían favorecidos en especies que presentan dispersión de los propágulos aleatoria e impredecible en el espacio. Por el contrario, nuestros resultados sugieren que en el bosque de Chiloé la dispersión endozoócara, dirigida hacia sitios definidos por la ruta de las aves, requiere un período mínimo de "dispersión en el tiempo", que en este caso sería mayor al período requerido por las semillas de especies con dispersión abiótica.

3.4.2 Época de dispersión de las semillas

Esta tesis demuestra que la época de dispersión de las semillas tiene un efecto significativo sobre la variación de los estimadores del tiempo de germinación.

El factor época de dispersión fue, entre los factores ecológicos analizado, el que explicó el mayor porcentaje de la variación de T_{25ps} (11%). Su efecto explicativo fue menor para la variación de T_{25us} (4%).

Las especies con semillas dispersadas durante la estación seca del año presentaron un retraso mayor en el inicio de la germinación que especies con semillas dispersadas en la estación húmeda. Garwood (1983) encontró la misma tendencia en una selva tropical estacional, donde la germinación de semillas por lo general no ocurre en la época seca.

En regiones estacionales templadas del Hemisferio Norte la germinación no ocurre durante la época de invierno (Baskin & Baskin 1988, Grime et al. 1981), debido a la acumulación de nieve y las bajas temperaturas que imponen una restricción física y fisiológica a la germinación, al crecimiento y el establecimiento de las plántulas. El clima del bosque de Chiloé, como lo hemos mencionado, difiere al clima de la mayor parte de las zonas templadas del Hemisferio Norte, debido a que en Chiloé presenta una menor estacionalidad de las temperatura (Alaback 1991, Arroyo et al. 1996).

Aunque la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas en el bosque de Chiloé puede ocurrir en la época de invierno, su frecuencia es menor y ninguna especie presenta su máximo de emergencia en el mes de julio (Fig. 7), el mes con las temperaturas más bajas del año (Fig. 3).

La disminución de la frecuencia de emergencia de plántulas durante los meses de invierno tendría dos causas: *i*) el menor número de especies con frutos maduros, y *ii*) limitaciones fisiológicas para la germinación de semillas de especies que fueron dispersadas en el verano precedente o principio de la época húmeda.

Sin embargo, los antecedentes de esta tesis y otros estudios indican que la época de verano representaría un importante cuello de botella en la regeneración de las plantas del bosque de baja altitud de Chiloé, debido a que las menores lluvias durante el verano serían críticas para la sobrevivencia de las plántulas. En el interior de un fragmento de bosque secundario en la "Estación Biológica Senda Darwin", Chiloé (42° 30' S), la mortalidad mayor de plántulas de árboles recién establecidas se registró en los meses de verano, probablemente por efectos de desecación (Castro et al. 1996). La mortalidad afectó principalmente a plántulas de un año o menos de edad.

Durante los meses de verano (enero, febrero), el clima en los sectores de menor altitud de la Isla de Chiloé tiene una fuerte influencia mediterránea (di Castri & Hayek 1976), por lo cual la precipitación disminuye a menos de la mitad de la registrada en los meses de mayor precipitación, entre abril y septiembre incluidos (Fig. 3). El retraso de los estimadores del tiempo de germinación de las especies cuyos frutos maduran y se dispersan en pleno verano podría interpretarse como un patrón adaptativo.

La probabilidad de que una especie cuyos frutos maduran y se dispersan en verano inicie su época de germinación en pleno verano, es mayor que la probabilidad de que el término de la época de germinación, de la misma especie, coincida con la plena época de verano. La fenología de la germinación de una especie que inicia la germinación en verano, e.g. *Myrceugenia planipes* (Fig. 6), puede presentar el término de la germinación en el inicio de la época húmeda. Por tanto, las plántulas establecidas en verano estarían sometidas frecuentemente a una condición de estrés hídrico, en cambio las plántulas de la misma especie que emergen después de iniciada la época húmeda evitarían este estrés. Este desfase -en especies que inician la germinación en verano- entre el último período de la época de germinación y la época de verano, se reflejaría en que el factor época de dispersión de las semillas contribuye en menor proporción (4%) a explicar la varianza del

tiempo del término de la germinación, T_{25us} , que explicar la varianza (11%) del tiempo de inicio de la germinación, T_{25ps} . En especies que tienen su máximo de fructificación durante el verano, el estrés hídrico de verano ejercería una presión selectiva mayor sobre plántulas emergidas al inicio de la época de germinación (que coincidiría con la época estival) que sobre las plántulas emergidas al término de la época de germinación (que coincidiría con la época húmeda).

3.4.3 Hábitat de las plántulas

Esta tesis indica que las diferencias entre hábitats de establecimiento de las plántulas no influyen significativamente en la variación de los estimadores del tiempo de germinación. La contribución del hábitat de las plántulas a la varianza de T_{25ps} y T_{25us} no fue significativa para ninguno de los análisis realizados.

La ausencia de correlación podría deberse a que el criterio ocupado para agrupar a las especies en dos grupos, sombra-tolerantes y sombra-intolerantes, frecuentemente utilizados en estudios de ecología forestal, subestima la heterogeneidad de tipos de hábitat disponibles para las plántulas. En el sotobosque existe gran diversidad de micrositios favorables y desfavorables para el establecimiento de plántulas de especies que se han catalogado dentro del grupo "sombra-tolerantes" (Lusk 1995). Por lo tanto, las especies tolerantes a la sombra no son un grupo homogéneo, que regeneren en hábitat similares del sotobosque. Del mismo modo, existe una gran heterogeneidad en sitios abiertos, que podrían favorecer de forma diferencial el establecimiento de especies sombra-intolerantes, o especies que se establecen en claro o margen de bosques (Armesto & Fuentes 1988).

CONCLUSIONES

1. Este trabajo demuestra que es la germinación rápida, inmediatamente después del período de dispersión de los frutos, el rasgo de la germinación más común entre las especies del bosque templado de Chiloé. Se sugiere que este comportamiento de germinación es diferente al de muchas comunidades de bosques templados descritas en el Hemisferio Norte. En las semillas de especies de bosque del Hemisferio Norte existen variados mecanismos fisiológicos que retrasan la germinación de las semillas respecto al período de dispersión de los frutos. La germinación rápida de las semillas, inmediatamente después de la dispersión de los propágulos es el rasgo de la germinación más común entre las especies de comunidades de bosques tropicales húmedos, o no estacionales.
2. El patrón temporal de emergencia de plántulas en las especies del bosque de Chiloé está caracterizado por dos modas anuales. La moda de emergencia de plántulas de verano, sería consecuencia del patrón temporal de fructificación de la comunidad. La moda de emergencia de plántulas de primavera, representaría en parte la cola del patrón de fructificación anual y en parte los mecanismos fisiológicos que en algunas especies retrasan la germinación de las semillas y la emergencia de las plántulas, desde el verano previo hasta el inicio de la época de primavera, con escasa germinación durante el invierno.
3. Se encontró una alta variación intraespecífica en el tiempo de germinación de las semillas, estimado a contar del momento de la siembra (coincidente con el tiempo de dispersión de los propágulos). En general, el tiempo de germinación de la primera semilla,

medido en días, está separado en un orden de magnitud del tiempo de germinación de la última semilla de la población. Esta variación sugiere que los estimadores del tiempo de germinación son rasgos variables con un alto potencial de ser afectados por presiones selectivas y, por tanto, sujetos a microevolución.

4. Se encontró una alta variación interespecífica en los tiempos promedios de germinación, medidos en días, estimado a contar del tiempo de la siembra (coincidente con el tiempo de dispersión de los propágulos). El tiempo promedio de germinación de las primeras especies en iniciar su germinación está separado en dos ordenes de magnitud (más de 300 días) del tiempo promedio de germinación de las últimas especies en iniciar su germinación.
5. El comportamiento multimodal de la distribución temporal de la germinación de semillas y las diferencias entre los patrones interespecíficos de la distribución de los tiempos de inicio y los tiempos de término de la germinación, apuntan a que el mecanismo que controla el inicio de la germinación de las semillas es diferente al mecanismo que controla el término de la germinación de las semillas.
6. La filiación taxonómica de las especies fue el condicionante que tuvo el mayor efecto sobre los estimadores del tiempo de germinación en las especies del bosque templado de Chiloé. La filiación taxonómica explicó el 19% de la varianza de T_{25ps} y el 17% de la varianza de T_{25us} . Estos porcentajes caen dentro de los rangos explicativos aludidos para la flora británica, que en varios rasgos cuantitativos estudiados, la jerarquía sobre orden explicó entre 3,6% (número de semillas/flor) y 32,1% (tamaño del propágulo) de la varianza. La interpretación biológica de la asociación entre un carácter y la filiación

taxonómica de las especies es compleja. En esta tesis se propone una perspectiva integradora, en el cual, los rasgos de un organismo están determinados por la interacción entre adaptación en un extremo y las restricciones filogenética y de desarrollo en el otro extremo de un continuo de causas e inferencia.

7. La distribución biogeográfica de las especies tuvo un efecto significativo sobre los estimadores del tiempo de inicio y del tiempo de término de la germinación. Los mecanismos involucrados en los procesos biogeográficos que han generado el actual patrón de variación de los estimadores del tiempo de germinación en la flora del bosque templado de Chiloé son complejos y de muy difícil interpretación. Se propone que las tasas de diversificación diferencial de los linajes (orígenes menos extinciones), pueden producir un patrón particular de atributos (como estimadores del tiempo de germinación) a través de los taxa actuales de la región del sur de Chile.

8. Los resultados no sustentan la hipótesis de que la relación superficie/volumen de las semillas afecte los estimadores del tiempo de germinación. Existen evidencias para proponer que la masa de las semillas, y por ende la escasa cantidad de recursos almacenados en ellas, afectarían el tiempo de la germinación adelantando su término. Esto provocaría una germinación de mayor sincronía en especies con semillas livianas y pequeñas.

9. Los resultados sugieren que la forma de vida de las especies tiene un efecto significativo sobre ambos estimadores del tiempo de germinación de las semillas. Sin embargo, las causas de este efecto no son evidentes, debido a que su sentido es dependiente de la agrupación filogenética y la distribución biogeográfica. Este efecto

podría ser definido como una limitación fenotípica asociada con el crecimiento secundario de las plantas. Esta última explicación es descriptiva y no fue posible sugerir un mecanismo causal para los patrones encontrados.

10. El síndrome de dispersión de las semillas tuvo un efecto significativo sobre los estimadores del tiempo de germinación de las especies. Las semillas de especies con síndrome de dispersión biótica presentan un mayor retraso de la germinación, respecto al tiempo de dispersión, que semillas de especies con otros mecanismos de dispersión. Este retraso limitaría la germinación vivípara o inmediata, e impediría que el paso de las semillas por el tracto digestivo de los dispersantes afecte la sobrevivencia de embriones en desarrollo.
11. La época de dispersión de las semillas también afectó la variación de los estimadores del tiempo de germinación. Las semillas dispersadas en la época seca del año presentan un tiempo de germinación más tardío que las semillas dispersadas en la época húmeda. Un antecedente relevante que sugiere que está sería una respuesta adaptativa, es el resultado de una investigación de que el período más crítico para la sobrevivencia de las plántulas es el período estival.
12. Se proponen dos modelos multifactoriales parsimoniosos (Fig. 22) que incluyen los factores que dan cuenta de la variación del tiempo de inicio de la germinación (T_{25ps}) y del tiempo de término de la germinación (T_{25us}). Los modelos completos explican el 43% de la variación de T_{25ps} y el 38% de la variación de T_{25us} . En este estudio se evaluaron siete factores principales. Sin embargo, podría ser que otros factores no considerados en esta tesis (e.g. sistemas reproductivos de las plantas) podrían explicar una importante fracción

de la varianza aún inexplicada, que es superior al 50% en ambos estimadores. Sin embargo, es muy probable que una proporción importante de la varianza pueda ser explicada por las interacciones entre los factores principales, que no pueden ser evaluados con ANDEVAs multifactoriales.

Las principales diferencias entre el modelo que explica la variación de T_{25pa} y el modelo que explica la variación de T_{25us} , son: *i*) la correlación significativa entre la "masa de las semillas" y T_{25us} , *ii*) El modelo multifactorial explicó el 38% de la varianza de T_{25us} , en contraste con 43% de la variación de T_{25ps} , *iii*) el mayor aporte del factor "época de dispersión" sobre la variación de T_{25ps} (11%) respecto a su aporte sobre la variación de T_{25us} (4%), y *iv*) el menor aporte del factor "síndrome de dispersión" sobre la variación de T_{25ps} (4%) respecto a su aporte sobre la variación de T_{25us} (8%). Estos modelos no son definitivos y deberían estar sujetos a un mayor análisis, incluir otros factores independientes aún considerados (e.g. corrección del tipo de hábitat de las plántulas, sistema reproductivo) y deberían ser sometidos a prueba en estudios de campo que estimen con mayor precisión la época y los tiempos de germinación de semillas y establecimiento de plántulas en condiciones naturales.

Cuando se calculó el porcentaje de la varianza de T_{25ps} y el de T_{25us} , explicado por cada uno de los siete factores principales, usando el promedio por especie como unidad muestral, los porcentajes fueron muy similares a los analizados anteriormente, que utilizan a la semilla como la unidad muestral. Se sugiere, que para estudios comparativos similares, se utilice a la semilla como la unidad muestral, para no perder información referida a la variación intraespecífica.

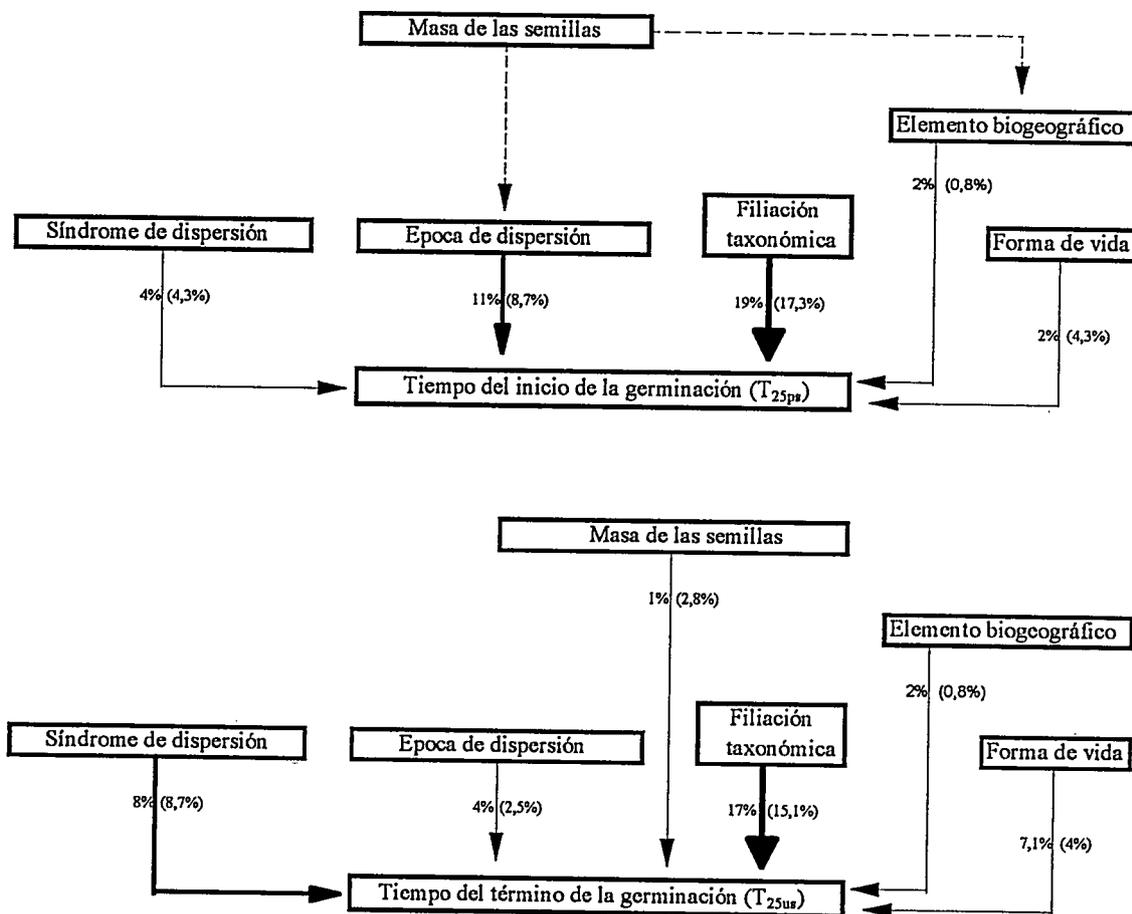


Figura 22. Modelos multifactoriales que explican la variación de T_{25ps} y T_{25us} con el menor número de efectos posibles. Los porcentajes entre paréntesis indican el porcentaje de la varianza explicada independientemente por el respectivo factor, estimado a través de análisis de varianza multifactoriales (ver Métodos de esta tesis). Las líneas sólidas indican efectos significativos. Las líneas punteadas indican asociación entre factores. El porcentaje entre paréntesis se refiere cuando la unidad muestral es el promedio de la especie.

BIBLIOGRAFIA

- ACKERLY DD & MJ DONOGHUE. 1995. Phylogeny and ecology reconsidered. *Journal of Ecology* 83 (Forum): 727- 734.
- ALABACK PB. 1991. Comparison of temperate rainforests of the Americas. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 399-412.
- ALEXANDRE DY. 1980. Caractère saisonnier de la fructification dan un forêt hygrophile de Côte-d' Ivoire. *Revue d' Écologie (Terre-Vie)* 34: 335-359.
- AMEN RD. 1966. The extent and role of seed dormancy in alpine plants. *The Quarterly Review of Biology* 41: 271-281.
- ANDERSEN AN. 1988. Insect seed predators may cause far greater losses than they appears to. *Oikos* 52: 337-340.
- ANDERSON LJ & AJ WINTERTON. 1996. Germination as a determinant of seedling distributions among natural substrate in *Picea engelmannii* (Pinaceae) y *Abies lasiocarpa* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 83: 112-117.
- ANGEVINE MV & BF CHABOT. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. *En Solbrig O, S Jain, G Johnson & P Raven (eds.), Topics in Plant Population Biology.* pp 188-206. Columbia University Press, New York.
- ARAVENA JC. 1991. Análisis de la Estructura y la Flora de los Bosques de Chiloé Continental e Insular. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. pp 103.
- ARMESTO JJ & J FIGUEROA. 1987. Stand structure and dynamics in the rain forest of Chiloé Archipiélago. *Journal of Biogeography* 14: 367-376.
- ARMESTO JJ & E FUENTES. 1988. Tree species regeneration in a mid-elevation rain forest in Isla de Chiloé, Chile. *Vegetatio* 74: 151-159.
- ARMESTO JJ & R ROZZI. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: Evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *Journal of Biogeography* 16: 219-226.
- ARMESTO JJ, R ROZZI, P MIRANDA & C SABAG. 1987. Plant/frugivore interactions in South American temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321- 336.

- ARROYO TKM, M RIVEROS, A PEÑALOZA, L CAVIERES & AM FAGGI. 1996. History and regional richness patterns of the cool temperate rainforest flora of South America. *En* Lawford RG, P Alaback & ER Fuentes (eds.), High Latitude Rain Forest and Associated Ecosystems of the West Coast of the Americas: Climate, Hydrology, Ecology and Conservation. pp 132-172. Springer-Verlag, New York.
- ARROYO MTK & F SQUEO. 1990. Relationship between plant breeding systems and pollination. *En*: Kawano (ed.), Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants. pp 205-227. Academic Press. London.
- ARTHUR AE, JS GALE & KJ LAWRENCE. 1973. Variation in wild population of *Papaver dubium*. VII. Germination time. *Heredity* 30: 189-197.
- BASKIN CC, JM BASKIN & MA LECK. 1993. Afterripening pattern during cold stratification of achenes of ten perennial Asteraceae from eastern North America, and evolutionary implication. *Plant Species Biol.* 8: 61-65
- BASKIN JM & CC BASKIN. 1985. The annual dormancy cycles in buried weed seeds: A continuum. *BioScience* 35: 492-498.
- BASKIN CC, JM BASKIN. 1988. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *American Journal of Botany*: 75: 286-305.
- BASKIN JM & CC BASKIN. 1989. Seed germination ecophysiology of *Jeffersonia diphylla*, a perennial herb of mesic deciduous forests. *American Journal of Botany* 76: 1073-1080.
- BASKIN CC, SE MEYER & JM BASKIN. 1995. Two types of morphophysiological dormancy in seeds of two genera (*Osmorhiza* and *Erythronium*) with an Arcto-Tertiary distribution pattern. *American Journal of Botany* 82: 293-298.
- BAZZAZ FA & STA PICKETT. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
- BELL G. 1989. A comparative method. *Am. Nat.* 133: 553-571.
- BOCK WJ. 1980. The definition and recognition of biological adaptation. *American Zoology* 20: 217-227.
- BOUWMEESTER HJ & CM KARSSSEN. 1992. The dual role of temperature in the regulation of the seasonal changes in dormancy and germination of seeds of *Polygonum persicaria* L. *Oecologia* 90: 88-94.

- BRADBEER JW. 1988. Seed Dormancy and Germination. Chapman & Hall, New York. pp 146.
- BRENCHLEY & WARRINTON. 1930. The weed seed population of arable soil. 1. Numerical estimation of viable seeds and observations on their natural dormancy. *Journal of Ecology* 18: 235-272.
- BROWN RF & DG MAYER. 1986. Germination rate index. *Journal of Seed Technology* 10: 101-110.
- BUKLEY RC 1982. Seed size and seedling establishment in tropical and dune crest plants. *Biotropica* 14: 314-315.
- BUSTAMANTE RO & RA VASQUEZ. 1995. Granivoría en *Cryptocarya alba* (Mol) Looser (Lauraceae): los efectos del tipo de hábitat y la densidad de las semillas. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 117-122.
- CASTRO S, J FIGUEROA & JJ ARMESTO. 1996. Sobrevivencia de plántulas de *Amyrtus luma* y *Podocarpus nubigena* en relación a su edad. XXXIX Reunión Anual Sociedad de Biología de Chile. *Noticiero de Biología (Resumen)* 4 (3): 241-242.
- CHASE MW et al. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequence from the plastid gene *rbcL*. *Annals Missouri Botanical Garden*. 80: 528-580.
- COOK, R. 1980. Demography and evolution in plant populations. *E Solbrig OT* (ed.), *Botanical Monographs* 20. University of California Press, Berkeley, L. A. pp 222.
- CROCKER W. 1916. Mechanism of dormancy in seeds. *American Journal of Botany* 3: 99-120.
- DAHLGREN G. 1989. The last Dahlgrenogram: system of classification of the dicotyledons. *En* K. Tan (ed.), *The Davis and Hedge Festschrift*. pp 237-248. Edimburg University Press, Edimburgh.
- DARLINGTON HT & GP STEINBAUER. 1961. The eighty-year period for Dr. Beal' s seed viability experiment. *American Journal of Botany* 48: 321-325.
- di CASTRI & ER HAJEK. 1976. Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica-Universidad Católica de Chile. pp 128.
- DONOGHUE MJ & JA DOYLE. 1989. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of "Hamamelidae". *En* Crane PR & S Blackmore (eds.), *Evolution, Systematic and Fossil History of the Hamamelidae*, Clarendon, Oxford, U.K.

- DONOSO C & A CABELLO. 1978. Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. *Ciencias Forestales (Chile)*: 31-41.
- DONOSO C, M CORTEZ & L SOTO. 1980. Antecedentes sobre semillas y germinación de Alerce, Ciprés de las Guaitecas, Ciprés de la Cordillera y Tineo. *Bosque (Chile)* 3: 96-100.
- DONOSO C, R GREZ, B ESCOBAR & P REAL. 1984. Estructura y dinámica de bosques de tipo forestal siempre verde de un sector de Chiloé insular. *Bosque (Chile)* 5: 82-104.
- DONOSO C, B ESCOBAR & J URRUTIA. 1985. Estructura y estrategias regenerativas de un bosque virgen de Ulmo (*Eucryphia cordifolia* Cav)-Tepa (*Laurelia philippiana* Phil.) Looser en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 171-186.
- DONOSO C, B ESCOBAR. 1986. Germinación de las Proteáceas arbóreas chilenas. *Bosque (Chile)* 7: 85-94.
- DWYER PD. 1984. Functionalism and structuralism: two programs for evolutionary biologists. *Am. Nat.* 124: 745-750.
- ELLIS RH & EH ROBERTS. 1978. Towards a rational basis for testing seed quality. *En* Hebblethwaite PD (ed.), *Seed Production*. pp 605-636. Butterworth, London.
- ELMQVIST TH & PA COX. 1996. The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos* 77: 3-9.
- ENDLER JA & T MCLELLAN. 1988. The processes of evolution: toward a newer synthesis. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 19: 395-421.
- ESCOBAR B & C DONOSO. 1986. Germinación de Laurel (*Laurelia sempervirens* (R. et P.) Tul) y Tepa (*Laurelia philippiana* Looser) obtenida en laboratorio y vivero. *Bosque (Chile)* 7: 79-84.
- FEDUCCIA A. 1995. Explosive evolution in tertiary birds and Mammals. *Science* 267: 637-638.
- FENNER M. 1980. The inhibition of germination of *Bidens pilosa* by leaf canopy shade in some natural vegetatio types. *The New Phytologist* 84: 95-101.
- FENNER M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall. London. pp 151.

- FELSENSTEIN J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1-15.
- FIGUEROA J, JJ ARMESTO & JH HERNANDEZ. 1996. Estrategias de germinación y latencia de semillas en especies del bosque templado de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 243-251.
- FOSTER SA. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review* 52: 260-299.
- GARWOOD NC 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- GREIG N. 1993. Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest. *Oecologia* 93: 412-420.
- GRIME JP, G MASON, AV CURTIS, J RODMAN, SR BAND, M MOWFORTH, AM NEAL & S SHAW. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 69: 1017-1059.
- GRINBERGS J, E VALENZUELA & C RAMIREZ. 1986. Germinación "in vitro" de *Gevuina avellana* Mol (Proteaceae). *Bosque (Chile)* 7: 95-101.
- GOULD SJ & RC LEWONTIN. 1979. The spandrels of San Marcos and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. Lond* 205: 581-598.
- GOULD SJ & E VRBA. 1982. Exaptation—a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- HARPER JL. 1959. The ecological significance of dormancy and its importance in tropical weed. *Inter. Cong. of Plant Protec* 4 : 415-420.
- HARPER JL. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London. pp 892.
- HARPER JL, PH LOVELL & KG MOORE. 1970. The shapes and size of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematic* 1: 327-356.
- HARVEY PH & MD PAGEL. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, New York, 239 pp.
- HERNANDEZ JF. 1995. Efecto de los Arboles Percha sobre los Patrones de Lluvia de Semillas y el Establecimiento de Plántulas: Consecuencias para la Sucesión Secundaria del Bosque de Chiloé. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 119 pp.

- HERRERA CM. 1992a. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* 73: 1832-1841.
- HERRERA CM. 1992b. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *Am. Nat.* 140: 421-446.
- HERRERA CM, P JORDANO, L LOPEZ-SORIA & JA AMAT. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: Bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecology Monographs* 64: 315-344.
- HEUSSER CJ & RF FLINT. 1977. Quaternary glaciations and environments of northern Isla Chiló, Chile. *Geology* 5: 305-308.
- HINOJOSA LF. 1996. Estudio Paleobotánico de dos Taofloras Terciarias en la Precordillera de Chile Central (La Dehesa) e Inferencias sobre la Vegetación y el Clima Terciario de Austrosudamérica. Tesis de Magister. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. pp 157.
- HODGSON JG & LM McKEY. 1986. The ecological specialization of dicotyledonous families within a local flora: some factors constraining optimization of seed size and their possible evolutionary significance. *New Phytologist* 104: 497-515.
- HOWE HF. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. *En* Murray DR (ed.), *Seed Dispersal*. pp 123-189. Academic Press, London.
- HOWE HF & WM RICHTER. 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*; a within and between tree analysis. *Oecologia* 53: 347-351.
- HOWE HF & J SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematic* 13: 201-228.
- JOHNSON SD. 1992. Climatic and phylogenetic determinants of flowering seasonally in the Cape flora. *Journal of Ecology* 81: 567-572.
- KEELEY JE. 1991. Seed germination and life history syndromes in the California Chaparral. *The Botanical Review* 57: 81- 116.
- KELLY CK & A PURVIS. 1993. Seed size and establishment conditions in a tropical tree. On the use of taxonomic relatedness in determining ecological patterns. *Oecologia* 94: 356-360.

- KOCHMER JP & SN HANDEL. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56: 303-325.
- LANDRUM LR. 1981. A monograph of the genus *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Flora Neotrop. Monogr.* 29: 1-137.
- LANG GA. 1987. Dormancy: a universal terminology. *HortScience* 22: 817-920.
- LANG GA. 1994. Dormancy-the missing links: molecular studies and integration of regulatory plant and environmental interactions. *HortScience* 29: 1255-1263.
- LANYON SM. 1993. Phylogenetic frameworks: towards a firmer foundation for the comparative approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 49: 45-61.
- LEVINS R & LEWONTIN R. 1985. *The dialectical biologist*. Harvard University Press. pp 303.
- LORD J, M WESTOBY & M LEISHMAN. 1995. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism, and adaptation. *Am. Nat.* 146: 349-364.
- LUSK C. 1995. Seed size, establishment site and species coexistence in a Chilean rain forest. *Journal of Vegetation Science* 6: 249-256.
- MABBERLEY DJ. 1987. *The plant book. A dictionary of higher plants*. Cambridge University Press. New York-Melbourne. pp 706.
- MACEDO M. 1977. Dispersã de plantas lenhosas de una campina Amazõnica. *Acta Amazõnica* 7 (suppl): 1-69.
- MACK RN & PYKE DA. 1983. The demography of *Bromus tectorum*: variation in time and space. *Journal of Ecology* 71: 69-93.
- MARTINEZ DEL RIO C, HG BAKER & I BAKER 1992. Ecological and evolutionary implications of digestive processes: bird preferences and sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48: 544-550.
- MAYNARD SMITH J, R BURIAN, S KAUFFMAN, P ALBERCH, J CAMBELL, B GOODWIN, R LANDE, D RAUP & L WOLPERT. 1985. Developmental constraints and evolution. *The Quarterly Review of Biology* 60: 365-287.
- MAZER, SJ. 1989. Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana Dune angiosperms. *Ecological Monographs* 59: 153-175.

- MAZER, SJ. 1990. Seed mass of Indiana Dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. *Evolutionary Ecology* 4: 326-357.
- McDONNELL M. 1986. Old-field vegetation height and the dispersal pattern of bird-disseminated woody plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 6-11.
- McCLANAHAN TR & RW WOLFE. 1993. Acceleration forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* 7: 279-288.
- McGINLEY MA, DH TEMME & MA GEBER. 1987. Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *Am. Nat.* 130: 370-398.
- McKITRICK MC. 1993. Phylogenetic constraints in evolutionary theory: has it any explanatory power?. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 307-330.
- McWILLIAMS EL, RQ LANDERS & JP MAHLSTEDE. 1968. Variation in seed mass and germination in populations of *Amaranthus retroflexus* L. *Ecology* 49: 290-296.
- MILES DB & AE DUNHAM. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analyses. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 587-619.
- NG FSP. 1978. Strategies of establishment in Malaysian forest trees. *En Tomlinson T & M Zimmerman (eds.), Topical Trees as Living Systems.* pp 129-162. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- NG FSP. 1980. Germination ecology of Malaysian woody plants. *The Malaysian Forester* 43: 407-436.
- OLFF H, DM PEGTEL, JM VAN GROENENDAEL & JP BAKKER. 1994. Germination strategies during grassland succession. *Journal of Ecology* 82: 69-77.
- OROZCO-SEGOVIA A & C VAZQUEZ-YANES. 1980. La germinación de *Panicum Hirsutum* Swartz: una arvense de cultivo de zonas inundables. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 39: 91-106.
- PEAT HJ & H FITTER. 1994. Comparative analyses of ecological characteristics of British Angiosperms. *Biological Review* 69: 95-115.
- RAMIREZ C, M ROMERO & O HENRIQUEZ. 1980. Estudios de germinación en semillas de Mirtáceas chilenas. *Bosque (Chile)* 3: 106-114.

- RAY GJ & BJ BROWN. 1994. Seed ecology of woody species in a Caribbean dry Forest. *Restoration Ecology* 2: 156-163.
- READ J. 1989. Phenology and germination in some rainforest canopy species at MT Field National Park, Tasmania. *Papers and Proceeding of the Royal Society of Tasmania* 123: 211-221.
- REES M. 1993. Trade-off among dispersal strategies in British plants. *Nature* 366: 150-152.
- REES M. 1994. Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. *Am. Nat.* 144: 43-64.
- REES M. 1996. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. *Phil. Trans. R. Soc. Lond B* 351: 1299-1308.
- REEVE HK & PW SHERMAN. 1993. Adaptation and the goals of evolutionary research. *The Quarterly Review of Biology* 68: 1-32.
- RIDLEY M. 1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications. pp 719.
- SCHEFLER WC. 1980. *Statistics for the biological sciences*. Addison-Wesley Publishing Company Inc. New York. pp 230.
- SABAG C. 1993. El Rol de las Aves en la Dispersión de Semillas en un Bosque Templado Secundario de Chiloé (42° S). Tesis de Magister. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. pp 79.
- SILVERSTOWN JN. 1981. Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. *Am. Nat.* 118: 860-864.
- SMITH-RAMIREZ C & JJ ARMESTO. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé, Chile - ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82: 353-365.
- SNOW DH. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- SOKAL R & FJ ROHLF. 1969. *Biometry*. WH Freeman and Company. pp 776.
- STANLEY SM. 1975. A theory of evolution above the species level. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 72: 646-650.

- STEARNS S. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, New York. pp 249.
- STOLTZ LP & JC SNYDER. 1985. Embryo growth and germination of American ginseng seed in response to stratification temperature. Hortscience 20:261-262.
- STRATTON DA. 1989. Longevity of individual flowers in a Costa Rican cloud forest: ecological correlates and phylogenetic constraints. Biotropica 21: 308-318.
- SYSTAT for windows: Statistics, Version 5 Edition. Evanston, IL: SYSTAT, Inc., 1992. pp 750.
- THOMPSON PA, P NEWMAN, PD KEEFE. 1979. Germination of species of *Alstroemeria* L. Gartenbauwissenschaft 44: 97-102.
- THOMPSON K. 1987. Seeds and seed banks. New Phytologist 106: 23-34.
- THOMPSON K & JP GRIME. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. Journal of Ecology 67: 893-921.
- THORNE RF. 1976. A phylogenetic classification of the angiospermae. *En* Hecht MK, WC Steere & B Wallace (eds.), Evolutionary Biology 9: 35- 105.
- TRIPATHI RS & ML KHAN. 1990. Effects of seed weight and microsite characteristic on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. Oikos 57: 289-296.
- van der PIJL L. 1982. Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer Berlin. pp 214.
- van der VALK AG. 1974. Environmental factors controlling the distribution of fords on coastal foredunes in Cape Hatteras National Seashore. Canadian Journal of Botany 52: 1057-1073.
- VAZQUEZ-YANES C & S GUEVARA-SADA. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. *En* Gómez-Pompa A, S del Amo (eds.), Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México, II. pp 67-77. Editorial Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. México.
- VAZQUEZ-YANES C & A OROZCO-SEGOVIA. 1987. Light gap detection by the photoblastic seeds of *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum*, two tropical rain forest trees. Biol Plant. 29:234-236.

- VAZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annuals Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- VEBLEN TT & FM SCHLEGEL. 1982. Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque (Chile)* 4: 73-115.
- VENABLE DL. 1989. Modeling the evolutionary ecology of seed banks. *En* Leck MA, VT Parker & RL Simpson (eds.), *Ecology of Soil Seed Banks*. pp 67-87. Academic Press, INC. pp 462.
- VENABLE DL & J BROWN. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.* 131: 360-384.
- VENABLE DL & L. LAWLOR. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* 46: 272-282.
- VIDIELLA P. 1992. Desierto Florido: Estudio Experimental de la Emergencia de Plantas Efímeras en Respuesta a Distintos Regímenes de Precipitación. Tesis de Magister. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. pp 82.
- VILLAGRAN C & F HINOJOSA (en prensa). Historia de los bosques del Sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico de la flora. *Revista Chilena de Historia Natural*.
- VLEESHOUWERS LM, HJ BOWMEESTER & CC KARSSSEN. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology 83: 1031-1037.
- VRBA ES & SJ GOULD. 1986. The hierarchical expansion of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated. *Paleobiology* 12: 217-228.
- WESTOBY M, M LEISHMAN & J LORD. 1995. On misinterpreting the "phylogenetic correction". *Journal of Ecology* 83 (Forum): 531-534.
- WESTOBY M, M LEISHMAN & J LORD. 1995. Further remarks on phylogenetic correction. *Journal of Ecology* 83 (Forum): 727-734.
- WINN AA. 1985. Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats. *Journal of Ecology* 73: 831-840.
- WRIGHT SJ & O CALDERON. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* 83: 937-948.

WILLSON MF, C SABAG, J FIGUEROA, JJ ARMESTO & M CAVIEDES. 1996. Seed dispersal by lizard in Chilean rainforest. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 339-342.

YOKOYAMA J. 1994. Molecular phylogeny and coevolution. *Plant Species Biology* 9: 163-167.

ZAR JH. 1989. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Engelwood Cliffs. New York. pp 718.

Anexo 1. Porcentaje de viabilidad de las semillas en especies de plantas colectadas en la Isla Grande de Chiloé. La viabilidad anterior y posterior al ensayo de germinación se estimó con pruebas de Tetrazolium. Los porcentajes anteriores al ensayo fueron obtenidos de Arroyo et al. (datos no publicados) a excepción de *Luzuriaga spp.* y *Rhaphithamnus spinosus*.

Especie	Porcentaje de viabilidad	
	anterior al ensayo	posterior al ensayo
<i>Aextoxicon punctatum</i>	-	90
<i>Amomyrtus luma</i>	100	97
<i>Amomyrtus meli</i>	100	93
<i>Aristotelia chilensis</i>	100	82
<i>Berberis buxifolia</i>	72	80
<i>Elytropus chilensis</i>	100	100
<i>Embothrium coccineum</i>	72	99
<i>Eucryphia cordifolia</i>	-	92
<i>Fascicularia bicolor</i>	-	96
<i>Fuchsia magellanica</i>	96	94
<i>Gaultheria insana</i>	98	-
<i>Gaultheria mucronata</i>	98	64
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	94	73
<i>Gevuina avellana</i>	-	41
<i>Greigia landbeckii</i>	-	70
<i>Griselinia racemosa</i>	-	97
<i>Gunnera chilensis</i>	-	77
<i>Juncus procerus</i>		100
<i>Laureliopsis philippiana</i>	-	31
<i>Lepidoceras kingii</i>	-	23
<i>Luma apiculata</i>	92	-
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	100	8
<i>Luzuriaga radicans</i>	100	17
<i>Mitraria coccinea</i>	84	-
<i>Myrceugenia ovata var n.</i>	100	-
<i>Myrceugenia planipes</i>	-	99
<i>Myrteola nummularia</i>	74	91
<i>Nertera granadensis</i>	88	99
<i>Podocarpus nubigena</i>	-	83
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	-	86
<i>Relbunium hypocarpium</i>	-	97
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	80	80
<i>Ribes magellanicum</i>	94	100
<i>Tepualia stipularis*</i>	100	-
<i>Ugni molinae</i>	-	84

*Fueron extraídas las cápsulas vacías.

Anexo 2. Peso promedio de las semillas expresado en gramos x 100 semillas, su coeficiente de variación (c.v.) y el número de semillas pesadas (n) en especies del bosque de Chiloé.

Especie	n	g x 100 semillas	C.V.
<i>Acrisione denticulata</i>	47	0,047	55
<i>Aextoxicon punctatum</i>	56	26	10
<i>Amomyrtus luma</i>	58	1,2	30
<i>Amomyrtus meli</i>	58	3,7	22
<i>Aristotelia chilensis</i>	58	1,3	17
<i>Azara lanceolata</i>	29	0,048	27
<i>Baccharis patagonica</i>	60	0,016	27
<i>Baccharis racemosa</i>	40	0,016	9
<i>Berberis buxifolia var 1</i>	28	0,72	25
<i>Berberis buxifolia var 2</i>	28	0,83	17
<i>Berberis darwinii</i>	28	1	100
<i>Embothrium coccineum</i>	100	1,4	49
<i>Escallonia rubra</i>	15	0,029	33
<i>Eucryphia cordifolia</i>	57	0,15	26
<i>Fascicularia bicolor</i>	29	0,011	27
<i>Fuchsia magellanica</i>	200	0,12	27
<i>Gaultheria insana</i>	50	0,033	8
<i>Gaultheria mucronata</i>	23	0,18	16
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	300	0,0066	22
<i>Gevuina avellana</i>	57	95	18
<i>Gratiola peruviana</i>	120	0,0019	11
<i>Greigia landbeckii</i>	58	1,8	11
<i>Griselinia racemosa</i>	56	1,6	32
<i>Gunnera chilensis</i>	58	0,07	24
<i>Hedyotis salzmannii</i>	58	0,28	21
<i>Hydrangea serratifolia</i>	90	0,0012	63
<i>Juncus procerus</i>	150	0,0021	20
<i>Laureliopsis philippiana</i>	57	0,29	56
<i>Lepidoceras kingii</i>	58	0,3	26
<i>Lomatia ferruginea</i>	58	0,5	36
<i>Luma apiculata</i>	58	0,9	42
<i>Mitraria coccinea</i>	27	0,012	26
<i>Myrceugenia ovata var. n.</i>	39	1,2	24
<i>Myrceugenia ovata var. o.</i>	57	2,7	100
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	57	1,6	29
<i>Myrceugenia planipes</i>	28	4,9	24
<i>Myrteola nummularia</i>	29	0,065	23

Anexo 2. Continuación.

Especie	n	g x 100 semillas	C.V.
<i>Nertera granadensis</i>	58	0,16	21
<i>Ovidia pillopillo</i>	58	2,1	21
<i>Ranunculus muricatus</i>	35	0,1	37
<i>Relbunium hypocarpium</i>	43	0,1	18
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	58	2,7	24
<i>Ribes magellanicum</i>	29	0,17	13
<i>Sophora microphylla</i>	57	6,6	10
<i>Tepualia stipularis</i>	60	0,006	15
<i>Tristerix corymbosus</i>	56	4,7	40
<i>Ugni candollei</i>	60	0,15	25
<i>Ugni molinae</i>	55	0,074	27

Anexo 3. Características taxonómica, biogeográficas, de diseño, estructurales y ecológicas de las especies de plantas estudiadas. Filiación taxonómica: Grupo 1 (orden Myrtales), 2 (orden Rosales, Proteales, Gunnerales, Fabales, Celastrales), 3 (orden Asterales, Santalales, Araliales), 4 (orden Ericales, Cornales, Gentianales) y 5 (Ranunculales, Euphorbiales, Malvales, Thymelaeales) según Dalhgreen (1989). Elemento biogeográfico: E (endémico), N (neotropical), A (austral) y C (amplia distribución), según Maberley (1987) y Arroyo et al. (1996). Masa de las semillas: L (livianas) y P (pesadas), > 0.002 g). Forma de vida: A (árbol), B (arbutos y lianas) y H (hierbas y epifitas). Síndrome de dispersión: Z (endozocoría) y O (anemocoría, hidrocoría, múltiple y pasivo) referencia Armesto & Rozzi (1989). Época de dispersión de las semillas: S (época seca; diciembre-febrero) y H (época húmeda; resto del año), según Smith-Ramírez & Armesto (1994). Hábitat de las plántulas: M (Margen o claro de bosque) e I (Interior bajo dosel). (-) = no hay datos para estas especies.

Especie	Grupo	Elemento biogeográfico	Masa de las semillas	Forma de vida	Síndrome de dispersión	Época de dispersión	Hábitat de las plántulas
<i>Acrisione denticulata</i>	3	E	L	B	O	S	E
<i>Aextoxicon punctatum</i>	2	E	P	A	Z	H	I
<i>Amyrtyus luma</i>	1	E	P	A	Z	S	I
<i>Amyrtyus meli</i>	1	E	P	A	Z	S	I
<i>Aristotelia chilensis</i>	5	A	P	A	Z	H	E
<i>Baccharis patagonica</i>	3	C	L	B	O	S	E
<i>Baccharis racemosa</i>	3	C	L	B	O	S	E
<i>Baccharis sphaerocephala</i>	3	C	L	B	O	S	E
<i>Berberis buxifolia</i> var. 1	5	C	P	B	Z	S	E
<i>Berberis buxifolia</i> var. 2	5	C	P	B	Z	S	E
<i>Berberis darwinii</i>	5	C	P	B	Z	S	E
<i>Embothrium coccineum</i>	2	E	P	A	O	H	E
<i>Escallonia rubra</i>	2	N	L	B	O	H	E
<i>Eucryphia cordifolia</i>	5	A	P	A	O	H	I
<i>Fuchsia magellanica</i>	1	N	L	B	Z	H	E
<i>Gaultheria mucronata</i>	4	C	L	B	Z	H	E
<i>Gaultheria insana</i>	4	C	L	B	Z	H	E
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	4	C	L	B	Z	S	E
* <i>Gevuina avellana</i>	2	E	P	A	Z	H	E

Anexo 3. Continuación.

Especie	Grupo	Elemento biogeográfico	Masa de las semillas	Forma de vida	Síndrome de dispersión	Epoca de dispersión	Hábitat de las plántulas
<i>Gratiola peruviana</i>	4	C	L	H	O	H	I
<i>Greigia landbeckii</i>	-	N	P	H	Z	-	I
<i>Griselinia recemosa</i>	4	N	P	B	Z	H	I
<i>Gunnera chilensis</i>	2	C	L	H	Z	H	E
<i>Hydrangea serratifolia</i>	2	N	L	B	O	S	I
<i>Juncus procerus</i>	-	C	L	H	O	-	E
<i>Lepidoceras kingii</i>	3	N	P	B	Z	H	I
<i>Libertia</i> sp.	-	A	L	H	O	-	I
<i>Lomatia ferruginea</i>	2	N	P	A	O	H	I
<i>Luma apiculata</i>	1	E	P	A	Z	H	E
<i>Mitraria coccinea</i>	4	E	L	B	Z	H	I
<i>Myrceugenia ovata</i> var <i>n.</i>	1	N	P	B	Z	H	E
<i>Myrceugenia ovata</i> var <i>o.</i>	1	N	P	A	Z	H	E
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	1	N	P	B	Z	H	E
<i>Myrceugenia planipes</i>	1	N	P	A	Z	H	E
<i>Myrteola nummularia</i>	1	N	L	B	Z	S	I
<i>Nertera granadensis</i>	4	A	L	H	Z	H	E
<i>Ovidia pillopollo</i>	5	E	P	A	Z	S	E
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	3	A	P	A	Z	S	I
<i>Ranunculus muricatus</i>	5	C	L	H	O	S	E
<i>Relbunium hypocarpium</i>	4	C	L	H	Z	S	E
<i>Ribes magellanicum</i>	2	C	L	B	Z	S	E
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	4	N	P	A	Z	H	E
<i>Sophora microphylla</i>	2	A	P	A	O	H	E
<i>Tepualia stipularis</i>	1	E	L	B	O	H	E
<i>Tristerix corymbosus</i>	3	N	P	B	Z	H	I
<i>Ugni candollei</i>	1	N	L	B	Z	H	E
<i>Ugni molinae</i>	1	N	L	B	Z	H	E

Anexo 4. Promedios del tiempo de germinación del 10% inicial de las semillas germinadas ($T_{10\%i} \pm 1E.E.$). Promedios del tiempo de germinación de las 25 primeras semillas germinadas ($T_{25ps} \pm 1E.E.$). Promedios del tiempo de germinación de las 25 últimas semillas germinadas ($T_{25us} \pm 1E.E.$). Promedios del tiempo de germinación del 10% final de las semillas germinadas ($T_{10\%f} \pm 1E.E.$). Los valores están aproximados al entero más cercano. La unidad de medida es día.

Especie	$T_{10\%i}$	T_{25ps}	T_{25us}	$T_{10\%f}$
<i>Acrisione denticulata</i>	13±0	13±0	17±0	19±0
<i>Aextoxicon punctatum</i>	73±4	85±2	213±16	326±15
<i>Amomyrtus luma</i>	113±3	124±3	231±5	250±6
<i>Amomyrtus meli</i>	77±4	16±4	183±6	215±10
<i>Aristotelia chilensis</i>	48±1	61±3	285±15	368±11
<i>Baccharis patagonica</i>	13±1	20±3	54±10	158±39
<i>Baccharis racemosa</i>	15±1	27±3	69±12	187±21
<i>Baccharis sphaerocephala</i>	6±1	20±3	20±3	47±20
<i>Berberis buxifolia var 1</i>	96±2	104±1	145±4	170±3
<i>Berberis buxifolia var 2</i>	98±3	112±2	181±9	251±9
<i>Berberis darwinii</i>	128±1	148±3	207±8	257±19
<i>Embothrium coccineum</i>	17±0	18±0	35±1	38±1
<i>Escallonia rubra</i>	9±0	9±0	13±1	18±2
<i>Eucryphia cordifolia</i>	12±0	12±0	31±2	36±3
<i>Fascicularia bicolor</i>	117±4	129±4	229±3	240±2
<i>Fuchsia magellanica</i>	10±0	11±0	29±1	33±2
<i>Gaultheria insana</i>	58±6	95±6	337±15	425±19
<i>Gaultheria mucronata</i>	5±0	7±0	16±1	27±2
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	20±0	21±0	34±3	48±8
<i>Gevuina avellana</i>	40±7	105±10	234±9	311±5
<i>Gratiola peruviana</i>	4±0	5±0	8±0	11±1
<i>Griselinia recemosa</i>	27±2	35±2	159±3	170±4
<i>Gunnera chilensis</i>	19±0	20±0	37±1	39±2
<i>Hydrangea serratifolia</i>	82±18	151±11	276±4	299±7
<i>Juncus procerus</i>	8±0	8±0	13±0	13±1
<i>Lépidoceras kingii</i>	6±1	7±0	11±1	18±1
<i>Libertia sp.</i>	76±2	89±2	144±3	165±2
<i>Lomatia ferruginea</i>	10±0	12±0	26±1	33±1
<i>Luma apiculata</i>	22±0	28±1	55±2	71±4
<i>Mitraria coccinea</i>	35±4	64±5	327±22	491±25

Anexo 4. Continuación.

Especie	T _{10%i}	T _{25ps}	T _{25us}	T _{10%f}
<i>Myrceugenia ovata</i> var n.	7±2	14±1	24±1	36±3
<i>Myrceugenia ovata</i> var o.	3±0	5±0	28±2	38±3
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	3±0	8±1	30±2	45±6
<i>Myrceugenia planipes</i>	11±0	14±1	16±2	16±6
<i>Myrteola nummularia</i>	78±7	90±4	188±6	214±6
<i>Nertera granadensis</i>	12±0	12±0	23±1	24±1
<i>Ovidia pillopillo</i>	17	41±6	152±22	213
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	26±0	27±0	82±12	130±23
<i>Ranunculus muricatus</i>	116±8	150±5	152±5	195±2
<i>Relbunium hypocarpium</i>	17±1	19±1	109±14	155±23
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	230±23	385±27	459±22	532±13
<i>Ribes magellanicum</i>	26±0	35±3	109±2	112±2
<i>Sophora microphylla</i>	45±2	54±2	220±9	249±12
<i>Tepualia stipularis</i>	4±1	5±0.2	7±0	9±1
<i>Tristerix corymbosus</i>	2±0	3±0.3	11±0	12±0
<i>Ugni candollei</i>	38±2	49±2	361±21	492±11
<i>Ugni molinae</i>	24±1	26±1	139±11	182±15