

UCH-FC

DOC-B

C 354

C.1

Patrones, procesos y mecanismos de dispersión secundaria
en plantas andinas de Chile central

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

Carmen Castor

Enero 2002

Tutora: Doctora Mary T. Kalin Arroyo

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE DOCTORADO

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

CARMEN CASTOR

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología, en el examen de defensa de Tesis rendido el día 21 de diciembre de 2000.

Director de Tesis:

Dra. Mary Kalin Arroyo



Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Juan Armesto



Dr. Ramiro Bustamente



Dra. Alicia Hoffmann



C. Castor

*A mi marido Jorge Tolosa,
y a mis hijos Michelle y Benjamín*

Agradecimientos

A mi madre cuyo amor a las plantas y animales fueron una continua inspiración como también su gusto por dar largos paseos en la naturaleza, proveerme de libros y enseñarme a observar.

A mi profesor de tercero básico, Mr. Daughenbar, quien despertó mis deseos de aprender y me mostró que la escuela no es difícil.

A Harry Butler, quien fue mi "heroé" de juventud y cuyo programa de televisión sobre la vida silvestre de Australia me mostró como valorar la naturaleza.

A mi padre, cuyos deseos de viajar por el mundo llevó a mi familia a Nueva Caledonia donde desperté a los misterios de la botánica.

A mi marido, Jorge, por haber sido un apoyo constante durante mis estudios universitarios, velando siempre por la rigurosidad científica de mi trabajo y dándome la fuerza para hacer siempre más.

A Ramiro Bustamante por incentivar mis deseos de estudiar en un momento crucial.

A todos los miembros de la comisión por su paciencia y ayuda.

A Mary T. Kalin de Arroyo, mi tutora, por años de paciencia y oportunidad de trabajar en una variedad de proyectos las cuales indudablemente ayudaron a formarme profesionalmente.

Financiamiento Fundación A. W. Mellon, Cátedra Presidencial a Dra. Mary Kalin Arroyo, FONDECYT 1950461 a Dra. Mary Kalin y al Núcleo Científico Milenio P99 103 F ICM.

Al complejo de esquí Valle Nevado por permitir trabajar en sus tierras.

Indice de Materias

	Página
Informe de Aprobación	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Indice de Materias	v
Lista de Tablas	vii
Lista de Figuras	ix
Lista de símbolos, abreviaturas, nomenclatura	x
Resumen	1
Resumen en Inglés (Abstract)	3
Introducción general	5
Modelo de arrastre de propágulos sobre pendientes	11
Plan de la tesis	12
Objetivos específicos	13
Capítulo 1: Síndromes de dispersión de los propágulos en un sistema andino.	
Introducción	14
Materiales y Métodos	19
Resultados	23
Discusión	28
Conclusión	31
Capítulo 2: Fenología de germinación y su relación con la dispersión.	
Introducción	33
Materiales y Métodos	36
Resultados	38
Discusión	43
Conclusión	44
Capítulo 3: Desplazamiento sobre el suelo de propágulos con y sin estructuras morfológicas para la dispersión.	
Introducción	45
Materiales y Métodos	51
Resultados arrastre de propágulos con y sin estructuras anexas	63
Resultados arrastre de propágulos de morfologías contrastantes	66
Discusión	73
Conclusión	79
Capítulo 4: Incorporación de propágulos al suelo.	
Introducción	80
Materiales y Métodos	82
Resultados	85
Discusión	95

Conclusión	97
Capítulo 5: Discusión global	
A) Comparación de resultados de Arrastre e Incorporación para un tipo de suelo.	99
B) Discusión de Modelo de Arrastre en Pendientes y proyección comunitaria	102
C) Discusión general	110
Bibliografía	114
Anexo I: Lista de especies del sector de Farellones – Valle Nevado – Lá Parva.	121
Anexo II: Dinámica de germinación de especies germinadas.	124
Anexo III: Descripción morfológico de propágulos de la zona andina de Farellones a partir de fotografías digitales.	126
Anexo IV: Experimento de arrastre en pendiente de propágulos con y sin estructuras para la dispersión.	129
Anexo V: Experimento de arrastre en pendientes de propágulos sin estructuras para la dispersión en otoño.	133
Anexo VI: Experimento de arrastre en pendiente de propágulos sin estructuras para la dispersión en primavera.	137
Anexo VII: Experimento de incorporación al suelo de propágulos sin estructuras para la dispersión en otoño.	142
Anexo VIII: Experimento de incorporación al suelo de propágulos sin estructuras para la dispersión en primavera.	147

Lista de Tablas

	Página
Tabla 1.1: Esquema del sistema de clasificación de propágulos y su síndrome de dispersión correspondiente, tomado de Hoffmann y Armesto (1995).	22
Tabla 1.2: Distribución porcentual de las especies andinas, géneros y familias según tipo de propágulo (N = 139).	23
Tabla 1.3: Espectros de dispersión en hábitats alpinos.	25
Tabla 1.4: Espectros de dispersión de otras comunidades de la flora chilena y espectros seprados por forma de vida..	27
Tabla 2.1: Lista de especies sembradas, su viabilidad en laboratorio y su germinación en terreno corregida	39
Tabla 2.2: Porcentaje de germinación en función del tiempo y del periodo de nieve.	40
Tabla 2.3 Análisis de varianzas para el porcentaje de germinación corregido por la viabilidad según la forma de vida, la fecha del deshielo en las réplicas y la fecha de la germinación.	41
Tabla 2.4: Porcentaje de semillas germinadas y porcentaje de semillas viables recuperadas post-experimento y fenología de germinación probable.	42
Tabla 3.1: Factores que influyen en la inestabilidad del sustrato a lo largo del año.	49
Tabla 3.2: Caracteres biológicos de las especies de Asteraceae usadas en el experimento de arrastre – Otoño 1999.	52
Tabla 3.3: Características biológicas de las especies usadas en los experimentos.	58
Tabla 3.4: Características métricas y descriptivas de los propágulos de las especies usadas en los experimentos.	62
Tabla 3.5: Valores promedios de las pendientes de las réplicas y porcentaje promedio de recuperación de propágulos asociado a cada réplica.	64
Tabla 3.6: Porcentaje promedio de recuperación de Asteraceae en experimento de arrastre para área de la pista más áreas fuera de ella.	65
Tabla 3.7: Comparación del porcentaje promedio de propágulos recuperados entre los tres tiempos del experimento y por especie.	67
Tabla 3.8: Tendencias de predominancia de estados de caracteres morfológicos de propágulos como función de la distancia de desplazamiento en el suelo y estación del año.	71
Tabla 4.1: Porcentaje promedio de propágulos por especie recuperados en función de la estación y del tipo de suelo	86
Tabla 4.2: Resultados de la ANOVA para la recuperabilidad de propágulos descompuesto para cada factor experimental.	87

Tabla 4.3: Tendencias de incorporación de los estados de caracteres morfológicos de los propágulos en función de la estación, del suelo y de la profundidad.	90
Tabla 4.4: Comparación de la moda y máxima de enterramiento de propágulos entre otoño y primavera con el Índice de enterramiento para dos tipos de suelo.	91
Tabla 5.1 : Lista de especies con propágulos « D » según su tipo de dispersión, la altura de las inflorescencias y del IDH.	109

Lista de Figuras

	Página
Fig. 1: Modelo de desplazamiento secundario de propágulos en la zona andina a lo largo del año en una situación con pendiente y nieve invernal.	11
Fig. 1.1: Sector de Farellones, La Parva y Valle Nevado, 33°S, Región Metropolitana.	20
Fig. 3.1: Modelo de movimiento y destinos de propágulos considerando dispersión primaria y secundaria.	48
Fig. 3.2: Esquema de las pistas experimentales, nomenclatura del diseño experimental y diseño de las mediciones.	53
Fig. 3.3: Propágulos usados en experimentos de arrastre.	54
Fig. 3.4: Dibujos de propágulos de especies usadas en experimentos de arrastre.	57
Fig. 3.5 : Recuperación de los propágulos en otoño y primavera en función de la distancia.	68
Fig. 3.6: Comparación de valores de desplazamiento máximo y más frecuente entre primavera y otoño 1 mes.	69
Fig. 3.7 : Comparación del comportamiento de los propágulos según su índice de dispersión respecto a la distancia máxima y la moda mayor arrastrada pendiente abajo.	72
Fig. 4.1: Porcentaje relativo de propágulos recuperados por profundidad de incorporación y por tipo de suelo en función de las estaciones.	88
Fig. 4.2: Comparación de valores máximos y modas de la incorporación entre primavera y otoño	93
Fig. 5.1: Comparación de A) distancia de arrastre sumado otoño primavera <i>versus</i> profundidad de incorporación promediado otoño primavera y B) moda de arrastre sumando otoño y primavera <i>versus</i> moda de la profundidad de incorporación promediado otoño primavera en suelos "finos" experimentos de 1 mes.	101
Fig. 5.2 : Frecuencia de especies según Índice de Dispersabilidad.	105
Fig. 5.3 : Distribución de los tres principales síndromes de dispersión en cuanto al IDH.	106

Lista de Símbolos usados

A	Propágulo con eliosoma o arilo carnoso dispersado por hormigas
α	Alfa
ANOVA	Análisis de varianza
B	Propágulo dispersado balísticamente
cm	Centímetros
D	Propágulo pequeño y seco < 15mm, sin síndrome de dispersión
F	Propágulo carnoso < 15mm, dispersado por animales
Fig.	Figura
grs.	Gramos
°	Grados de inclinación
°C	Grados Célsius
° ' " W	Grados, minutos, segundos, latitud Oeste
° ' " S	Grados, minutos, segundos, longitud Sur
H	Propágulo con ganchos o espinas
IDH	Indice de Dispersabilidad Hipotético
L	Propágulo grande > 15 mm, seco o carnoso.
LSD	Prueba estadística <i>a posteriori</i> "Fisher's Least Significant Difference"
NIH Image	National Institute of Health Image, programa de análisis de imagenes digitales
M	Propágulos cuya morfología corresponde a más de un modo de dispersión
m	Métros
mm	Milímetros
mm ³	Milímetros cúbicos
p	Probabilidad
r	Coefficiente de regresión
SD	Desviación estandar
s.n.m.	Sobre el nivel del mar
TTC	Cloruro de tetrazolio
W y col.	Propágulo con estructuras que le permite ser dispersado por viento y colaboradores

RESUMEN

Las plantas de ambientes andinos (alpinos) están expuestas a un fuerte estrés ambiental y elevados niveles de perturbación del sustrato. En tales circunstancias es posible esperar, a nivel de los procesos de regeneración de la vegetación, que dos estrategias de dispersión en particular estén favorecidas: una baja dispersión de los propágulos, lo que permitiría que éstos exploten un ambiente conocido y menos estresante cercano a la planta madre y, por otro lado, una dispersión a larga distancia, lo que permitiría una explotación de los sitios nuevos que se van generando producto de la perturbación.

Los ambientes andinos están caracterizados por fuertes pendientes. Los sustratos de estas pendientes están sujetos a los efectos del deshielo anualmente por lo cual las plantas que poseen propágulos sin características morfológicas que favorezcan la dispersión estarían sujetas al arrastre de éstos en favor de la pendiente. En este caso sería esperable encontrar: una fenología de germinación que evita los periodos de arrastre, una morfología de los propágulos que minimiza el arrastre y/o una morfología que maximiza la incorporación al suelo.

En esta tesis se estudió, en un sitio andino de Chile central (33°S), el espectro de síndromes de dispersión de las especies presentes, los mecanismos de dispersión secundaria de propágulos de algunas especies sobre y dentro del suelo, tanto en otoño como en primavera, la relación de la dispersión con algunos caracteres morfológicos de los propágulos y patrones de germinación.

Se encontró que 42% de especies muestran algún mecanismo de dispersión por viento y otro 42% no presenta ninguna adaptación morfológica para la dispersión siendo estas dos categorías las más importantes. Al comparar espectros alpinos, las diferencias radican en elementos relacionados al entorno. Entre comunidades chilenas hay diferencias significativas que son atribuibles a diferencias en el espectro de forma de vida de cada comunidad. Al comparar 9 especies pertenecientes a las estas dos categorías anemócoras y propágulos sin síndrome de dispersión, dentro de una familia, las que no poseen una morfología que facilite su dispersión se desplazan mucho menos (moda = 3 cm pendiente abajo) sobre el suelo que las

que si lo poseen (moda \geq de 42 cm).

Al comparar la morfología de 11 tipos de propágulos sin estructuras para la dispersión de diversas familias y géneros, se observa que los que se arrastran menos se incorporan más al suelo y presentan la siguiente morfología: son pequeños, livianos, de área frontal baja, de forma aplanada, excéntricos, cortos y lisos. Esta tendencia se observó tanto en otoño como durante el deshielo en primavera. Sin embargo, al considerar que los propágulos presentan una combinación de caracteres morfológicos, ciertos caracteres parecieran ser más importantes que otros: así, por ejemplo, una semilla lisa y plana puede incorporarse al suelo aunque sea grande, pesada y no excéntrica.

De 27 especies sembradas en almácigos en la zona andina, sólo 7 germinaron en primavera. Las semillas de tres especies anuales germinaron en porcentajes por sobre el 60%. Las semillas de cuatro especies perennes germinaron en tazas muy bajas (entre 2-12,2%) manteniendo un conjunto de semillas viables en el suelo, al igual que las 20 especies que no germinaron. La mayoría de estas especies por lo tanto no evaden el arrastre a través de la fenología de germinación.

Al comparar directamente el desplazamiento máximo y la moda de los propágulos de diferentes especies en función del arrastre y de la incorporación al suelo no se encontró una correlación. En cambio al usar un índice basado en la morfología de los propágulos se encontró una correlación negativa entre arrastre e incorporación.

Al extrapolar los resultados a una parte de la comunidad de plantas andinas (51 especies) se observa que muchas especies (74,5%) presentan una morfología que tiende a evitar la dispersión secundaria evitándo el arrastre y favoreciendo la incorporación. De entre estas 51 especies el estudio de los propágulos pequeños y secos arrojó que no se desplazan en general (26 de 30). Los propágulos dispersados por viento tampoco son muy dispersados (7 de 10) debiéndose probablemente a la presencia de papus caducos permitiendo la incorporación. Propágulos expulsados balísticamente en cambio presentan una variedad de morfologías donde algunos no se arrastran, otros presentan un comportamiento indiferente y otros se arrastran (5, 2, 3 de 10 respectivamente).

ABSTRACT

Plants in andean (alpine) environments are exposed to strong environmental stress and high perturbation levels of the soil. Under these circumstances at the level of vegetation regeneration processes, two dispersal strategies in particular are predicted: low dispersal of propagules allowing species to exploit a known and less stressful environment close to the mother plant, and long distance dispersal which would permit the exploitation of new sites generated as a product of perturbation.

Andean environments are characterised by steep slopes. The soil on these slopes becomes even more unstable during snow-melt and plants which possess propagules lacking morphological characters promoting long distance dispersal are subject to down-slope movement. In this case one would expect to find a germination phenology which permits a species to avoid periods of excessive down-slope movement, minimization of spontaneous down-slope movement through morphological characteristics of the propagules and/or maximization of incorporation into the soil through propagule morphology.

In this thesis the composition of species in an Andean site with respect to dispersal syndromes, the dispersal of the propagules of certain species on and in the soil in autumn and in spring and morphological characters of propagules were studied.

At the community level, 42% of species were found to possess abiotic mechanisms of dispersal while 42% lacked morphological adaptations for dispersal. When comparing alpine dispersal spectra, differences are attributable to site related effects. Between Chilean communities significant differences are due to the differences in growth form spectra. A comparison of nine species belonging to two categories, anemochorous and propagules without dispersal syndrome, within a family, showed that species which do not possess a morphology that mediates their dispersal move much less over the soil (mode at 3 cm down-slope) than those with a mechanism that allows their dispersal (mode at more than 42 cm down-slope).

When comparing propagules (11) without structures for dispersal from different families and genera, one observes, at the level of their morphology, that those which are least

moved down-slope and those which are most incorporated into the soil tend to be small, light, have low area, are flat to elongate, eccentric, short and smooth. This pattern was observed both in autumn as in spring. Those propagules which do not move down-slope coincide with those that are incorporated. However, when considering species whose propagules present a combination of morphological characters, some appear to be more important than others: for example, a smooth and flat seed can incorporate into the soil even if it is big, heavy and not eccentric.

Of the 27 species sown in the field, only 7 germinated the following spring. All three annual species shared high levels of germination (>60%). The 4 perennial species, germinated in very low numbers (2 - 12.2%). The remaining seeds stayed viable in the soil as was the case for 20 additional species that did not germinate.

Comparing maximum and modal movement of propagules of different species with respect to down-slope movement and incorporation, no correlation was found. On the other hand, when using an indicator based on the morphology of propagules a negative correlation was found between down-slope movement and incorporation.

Upon extrapolating the results to a sub sample of the andean community (51 species) many species (74,5%) were seen to avoid secondary dispersal through avoidance of down-slope movement and through incorporation of seeds into the soil. Small and dry propagules generally do not move (26 of 30 species). Wind dispersed propagules also are not dispersed (7 of 10 species) the later relates to the presence of fragile pappus allowing direct incorporation into the soil. Balistically expelled propagules present a variety of morphologies some not being moved down-slope, some being indifferent and some being moved down-slope (5, 2, 3 of 10 species respectively).

INTRODUCCION GENERAL

El **ambiente alpino***, definido como ambientes de alta montaña, superiores a la línea arbórea, con vegetación de baja estatura (Ives y Barry 1974, Körner 1999), se caracteriza por ser altamente estresante para la vida vegetal. Las temperaturas son bajas, la radiación alta, el viento fuerte, la estacionalidad es marcada, la cobertura de nieve invernal es continua y el suelo se congela (Bliss 1971, Billings 1974, Ives y Barry 1974, Barry 1981, Bliss 1985, Körner 1999). Además el sustrato presenta una gran inestabilidad por la existencia de pendientes pronunciadas (Ives y Barry 1974), por la actividad criopedogénica (Johnson y Billings 1962, Brink 1964), por el movimiento de masas (White 1981) y por la excavación por mamíferos (citas en Amen 1966, Chambers 1995, Gómez-García y col. 1995).

La rigurosidad del ambiente condiciona el tipo de vegetación que se encuentra en las zonas alpinas. En general está compuesta por arbustos bajos o postrados, gramínoideas formando champas, hierbas perennes, muchas de las cuales forman una roseta basal, y plantas en cojín (Bliss 1971, Körner 1999). Menos frecuentes y más variables según la región geográfica considerada son rosetas gigantes (Andes tropicales, Africa), geófitas (en climas estacionales), suculentas, anuales (en general disminuye su frecuencia a mayores altitudes), briófitas (especialmente en el hemisferio norte) y líquenes (Körner 1999). La reproducción sexual es un fenómeno común en las plantas alpinas (Marchand y Roach 1980, Spence 1990, Chambers 1993) pero irregular de un año a otro por la variabilidad en el largo de la estación de reproducción (Chambers 1989, Chambers 1993) y su importancia en la flora depende de la cantidad de especies dioicas o autoincompatibles (Arroyo y Squeo 1990). Se encuentran bancos de semillas a densidades desde 1350 hasta 3800 semillas por m² en Europa (citas en Körner 1999) de 899 m² en Los Andes de Chile central (Arroyo y col. 1999) y de 0 a 3367 m² en ambientes alpinos y árticos en Estados Unidos y Alaska (McGraw y Vavrek 1989, Ingersoll y Wilson 1993). Estos valores son comparables con otros tipos de vegetación (Leck y col. 1989). La germinación es común en la zona alpina (Bliss 1971, Marchand y Roach

* término genérico: en la Cordillera de Los Andes se suele usar "ambiente andino".

1980, Roach y Marchand 1984, Chambers y col. 1991) pero también es el mayor cuello de botella en el ciclo de vida de las especies (Bliss 1971, Billings 1974, Ingersoll y Wilson 1993, Chambers 1995).

Fort
plantas
great
abundant

Por todo lo anterior, a nivel de los procesos de **regeneración de la vegetación** en ambientes alpinos se podría esperar que dos estrategias en particular estén favorecidas. Por una parte, una estrategia de **ocupación de "área segura"** que permitiría el establecimiento de nuevas plantas en un ambiente conocido cercano de la planta madre, y por otra parte, la **colonización**, que permitiría explotar los sitios nuevos abiertos que se van generando producto de la perturbación (Howe y Smallwood 1982). Para la primera estrategia se verían particularmente favorecidas especies con propágulos que **no se dispersan** y para la segunda, especies con propágulos que se **dispersan a larga distancia** (dispersión fuera del entorno inmediato de la planta madre).

estrelig
regenera
rains
great
altitud
densely

En esta tesis se usa "área segura" para especies cuyos sitios seguros (Harper 1977) están relativamente aglomerados alrededor de las plantas madres, posibilitando la sobrevivencia de la población en el tiempo a través de la explotación de estos sitios gracias a una distancia de dispersión normal baja. El sitio seguro es el lugar físico que permite la germinación y el establecimiento de la planta y también está libre de predadores y patógenos. El efecto nodriza, el cual se podría considerar un caso extremo de aglomeración de sitios seguros, ha sido documentado en comunidades alpinas (Welden 1985, Pugnaire y col. 1996, Cavieres y col. 1998, Wied y Galen 1998, Núñez y col. 1999, Molina-Montenegro y col. 2000). Su importancia radica en que la sobrevivencia de plántulas es mayor debajo o dentro de una planta adulta (la cual puede o no ser la misma planta madre) debido a la disminución de los extremos ambientales en esos medios.

Se ha observado que en ambientes altamente perturbados la colonización inicial a menudo es realizada por plantas con mecanismos de dispersión a larga distancia, lo que ha recibido mucho interés en el marco de las teorías de sucesión (Grubb 1977, Grubb 1985, Pickett y White 1985, Walker y Chapin 1987). Sin embargo, de acuerdo a van der Pijl (1982), el ambiente alpino, debido a las condiciones de vida estresantes, estaría seleccionando para especies con propágulos que no dispersan lejos de la planta madre. De hecho van der Pijl (1982) describe un síndrome de dispersión para este ambiente llamado

Handwritten notes and arrows on the right margin, including a large bracket and some illegible scribbles.

atelecoría, en donde las inflorescencias no liberan los propágulos hasta haberse curvado hacia el suelo, debajo de la planta madre. Kerner, hace más de 130 años (1871, citado en Körner 1999, p 274), estudió las estrategias de dispersión en plantas alpinas dividiéndolas en transportadas a distancia *versus* los no transportadas, encontrando que las primeras se encuentran en sitios sucesionales tempranos y las segundas en sitios sucesionales tardíos. Estudios más recientes avalan este resultado (ej: Stöcklin y Bäumler 1996, Wood y Del Moral 2000).

dispersión
en
esta

Al hablar de dispersión se hace mención generalmente a la dispersión primaria, es decir, la dispersión desde la planta al suelo. Sin embargo, existe otro componente de la dispersión que consiste en el desplazamiento de los propágulos después de llegados al sustrato (generalmente el suelo), llamado **dispersión secundaria**. La mayoría de los trabajos no separan estas dos fases, definiendo en cambio síndromes de dispersión múltiples (por ejemplo Simpson y Todzia 1990) que pueden afectar distintos momentos de la dispersión, tanto como que lleguen a ser realmente opciones paralelas.

La distancia recorrida y el tipo de sitio alcanzado en ambas fases de la dispersión son diferentes y contribuyen a la dispersión total. Chambers y MacMahon (1994) postulan que la dispersión secundaria es más importante que la primaria debido a que en la dispersión primaria muchas semillas no se mueven muy lejos de su planta madre (curva leptocurtica, Harper 1977, Kot y col. 1995) de modo que la dispersión secundaria podría ser responsable de muchos patrones de distribución observados en comunidades vegetales.

Los factores, tanto abióticos como bióticos, que son responsables de la modificación de la distribución de los propágulos, tanto en el sentido horizontal como vertical, son: el viento (Westlaken y Maun 1985, Augspurger y Franson 1987, Scherff y col. 1994, Theide y Augspurger 1996), la crioturbación (Brink 1964), la textura del sustrato (Chambers y col. 1991, modelo), las actividades animales (Westlaken y Maun 1985, Willson 1992), la pendiente (Westlaken y Maun 1985, Scherff y col. 1994), el escurrimiento por precipitaciones líquidas (van Tooren 1988), el agua en torrentes y ríos (Bill y col. 1999) y el deshielo (Scherff y col. 1994). Todos estos factores pueden actuar en forma independiente o en forma conjunta, potenciándose sus efectos, particularmente cuando se incorpora el factor pendiente a cualesquiera de ellos.

La presencia de grietas en el suelo (Sohlberg y Bliss 1984, Chambers y MacMahon 1994) y la cobertura vegetal, en cambio, pueden impedir el movimiento de los propágulos (van Tooren 1988, Theide y Augspurger 1996). Caracteres de la arquitectura de los individuos de una especie de planta (Theide y Augspurger 1996) pueden modificar las isolíneas de concentración de propágulos. Además, los caracteres de los mismos propágulos pueden influir en su movimiento, especialmente respecto al sustrato, por ejemplo la relación tamaño / peso (Chambers y col. 1991), la presencia de apéndices (Sheldon 1974, Chambers y col. 1991, Stöcklin y Bäumlér 1996, Chambers 2000) y secreciones mucilaginosas (Chambers y col. 1991, Chambers 2000).

Estudios de la **morfología** de propágulos han mostrado el efecto de ésta en el éxito de la germinación, principalmente en cuanto a la impregnación de agua e intercambio de gases. Por ejemplo, los apéndices en las compuestas y las gramíneas posicionan el propágulo en el sustrato de tal forma que la zona de mayor permeabilidad al agua esté en contacto con el suelo (Sheldon 1974, Peart 1984).

Chambers y col. (1991) estudiaron el efecto de la morfología de propágulos de especies alpinas en la retención e incorporación de éstos a suelos con diferentes texturas. La retención e incorporación aumenta al aumentar el tamaño de las partículas del suelo (textura); las semillas pequeñas se incorporan más que las grandes a suelos con texturas finas y las semillas grandes se incorporan más que las pequeñas a suelos con texturas gruesas; la excentricidad (largo/ancho) tiene mayor efecto en suelos con texturas finas (tamaño de partículas pequeño). Una excepción a lo anterior son las semillas que producen mucílago.

Thompson y col. (1993) encontraron una relación entre el tamaño y la forma de la semilla con la persistencia de ésta en el suelo en la flora Británica. En este estudio se mostró que las semillas pequeñas y de formas compactas forman bancos de semillas con mayor frecuencia que las semillas más grandes, planas o alargadas. Sin embargo, Leishman y Westoby (1998) realizando un estudio semejante en la flora Australiana no encontraron ninguna relación entre la morfología de los propágulos y la formación de banco de semilla.

Dado que los ambientes andinos están caracterizados por fuertes pendientes, en las especies que presentan baja dispersión, sus propágulos una vez que llegan al suelo, estarían sujetos al efecto **arrastre en favor de la pendiente**. Resulta por lo tanto interesante

determinar cómo especies andinas pueden mantener poblaciones en un ambiente que tiende a arrastrar sus semillas pendiente abajo, donde eventualmente pueden ser llevadas fuera de su nicho realizado a la extinción local o total.

En esta tesis se estudian diferentes eventos que pueden afectar el movimiento secundario de los propágulos. Se plantea que especies andinas cuyos propágulos no presentan adaptaciones morfológicas para la dispersión primaria presentarán caracteres morfológicos o estrategias de germinación que minimizan su arrastre en pendiente evitando de este modo salir de la "área segura". Esto podría ocurrir básicamente a través de tres mecanismos: i) caracteres morfológicos externos que frenan activamente el arrastre pendiente abajo, ii) caracteres morfológicos que promueven la incorporación del propágulo al suelo, iii) una germinación precoz antes del periodo de deshielo que disminuye la probabilidad del arrastre.

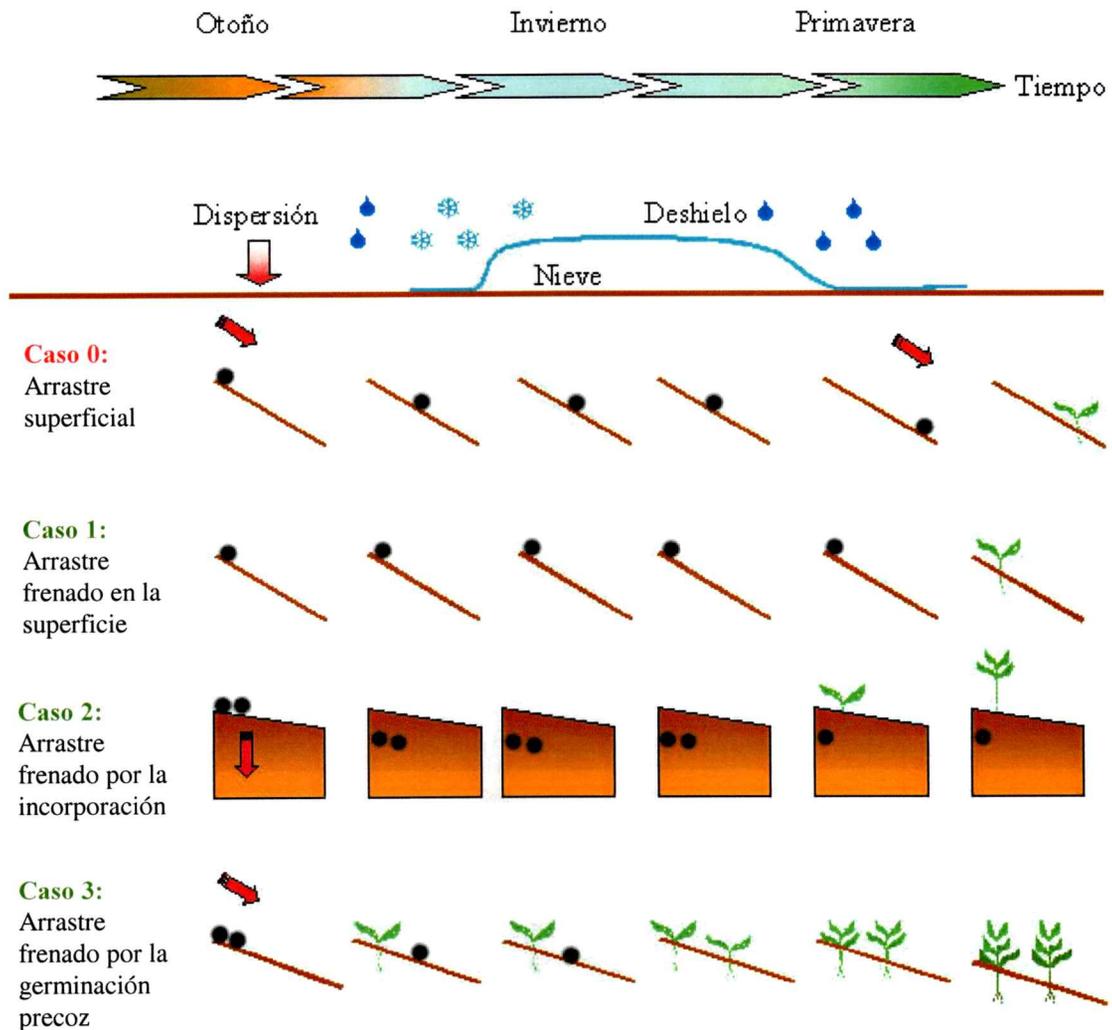
Se propone el siguiente modelo (Fig. 1) de dispersión secundaria sobre pendientes homogéneas y sin obstáculos:

- Caso 0: la morfología del propágulo no impide el arrastre. Estas podrían ser propágulos redondos sin apéndices, los cuales por la componente gravedad y por su forma ruedan pendiente abajo. La germinación, cuando ésta se produce, ocurrirá a cierta distancia de la planta madre pendiente abajo.
- Caso 1: el propágulo presenta una morfología que evita el arrastre superficial. Los propágulos aplanados, con puntas o apéndices podrían evitar el movimiento presentando una mayor superficie de contacto con el sustrato. La germinación se produce en el mismo lugar donde aterrizó la semilla o propágulo, es decir, cerca de la planta madre.
- Caso 2: el propágulo presenta una morfología que promueve la incorporación al sustrato evitando así el arrastre superficial. Propágulos pequeños con un extremo en punta o de textura lisa pueden deslizarse más entre las partículas del suelo. La germinación se produce en el mismo lugar donde aterrizó la semilla o propágulo cerca de la planta madre y además permite su mantención en el tiempo a través de un banco de semillas.
- Caso 3: existe una modificación de la fenología de germinación, que evita, mediante la germinación precoz en otoño o debajo de la nieve al acercarse el deshielo, el movimiento superficial de los propágulos. En este caso la morfología del propágulo es irrelevante. La

población de plántulas se mantendrá cerca de la planta madre o se desplazará muy poco pendiente abajo al germinar al inicio de la primavera durante el deshielo.

Eventualmente, puede haber combinaciones de estos mecanismos. En las zonas alpinas el tipo de factor climático que actúa sobre los propágulos y su intensidad varía con la estación; en verano y otoño predominan el viento y precipitaciones ocasionales, en invierno existe una cobertura de nieve continua y el suelo se congela, y en primavera, se produce escurrimiento de agua superficial por el deshielo. El efecto de la pendiente es más relevante en las estaciones donde el suelo está expuesto como en otoño y en primavera.

Fig. 1: Modelo de desplazamiento secundario de propágulos en la zona andina a lo largo del año en una situación con pendiente y nieve invernal. Caso 0: Desplazamiento sin freno excepto en invierno donde los propágulos están tapados de nieve; Caso 1: No existe desplazamiento a favor de la pendiente debido a características del propágulo que lo anclan al sustrato; Caso 2: No existe desplazamiento a favor de la pendiente debido a que caracteres morfológicos del propágulo facilitan la incorporación al suelo; Caso 3: No existe desplazamiento a favor de la pendiente debido a la germinación en otoño previo a la acumulación de nieve o muy poco desplazamiento debido a la germinación debajo de la nieve antes del deshielo.



En la presente tesis se examina la validez en la flora andina de los diferentes componentes del modelo (**Fig.1**) de la siguiente manera:

- En el Capítulo 1 se describe el espectro de síndromes de dispersión de los propágulos en una comunidad andina.
- En el Capítulo 2 se estudia el fenómeno de arrastre en la superficie del suelo para dos tipos de propágulos: aquellos con alguna estructura que facilita la dispersión a larga distancia y aquellos que no poseen ninguna estructura aparente que la facilita. Además, se determinan los rasgos morfológicos que impiden o favorecen el arrastre.
- En el Capítulo 3 se estudia la incorporación de los propágulos al suelo y se determina cuáles rasgos morfológicos impiden o favorecen la incorporación.
- En el Capítulo 4 se determina el efecto que tiene la fenología de germinación en la evasión de los períodos de mayor arrastre.
- Finalmente en el Capítulo 5 se analiza, se discute e integra la información anterior, realizando comparaciones entre los resultados de los capítulos anteriores.

Objetivo general

Determinar cómo i) la morfología de los propágulos, considerando las interacciones morfología/pendiente y morfología/sustrato, y ii) la fenología de germinación de especies andinas pueden influir en los procesos de dispersión secundaria (definido como dispersión sobre y/o dentro del suelo) en especies de la flora de la zona alpina de los Andes de Chile central.

Objetivos específicos

1. Describir los propágulos de las especies presentes en una comunidad de plantas andinas en función de la morfología y del síndrome de dispersión.
2. Comparar el espectro de dispersión con otros sistemas alpinos y con otras comunidades chilenas.
3. Determinar si la fenología de germinación influye en la probabilidad de dispersión secundaria durante los periodos de arrastre.
4. Evaluar el desplazamiento sobre el suelo, de propágulos con y sin morfología relacionado con la dispersión a distancia.
5. Determinar la distancia y la dirección del desplazamiento sobre el suelo de los propágulos sin morfología adaptada a la dispersión después de la dispersión en otoño y durante el deshielo en primavera (cuando existe arrastre).
6. Determinar cómo caracteres de los propágulos que pueden explicar las diferencias de desplazamiento entre especies.
7. Determinar la magnitud y la importancia relativa de la incorporación de propágulos con caracteres morfológicos contrastantes en suelos de diferentes texturas y en dos estaciones del año.
8. Determinar qué caracteres morfológicos de los propágulos facilitan su incorporación a suelos de diferente textura y en diferentes estaciones del año.

Capítulo 1: Análisis Comparativo de Síndromes de Dispersión de Propágulos.

INTRODUCCIÓN

El enfoque que se ha dado al estudio de la dispersión ha sido en identificar los medios que ocupan las plantas para diseminar sus propágulos y describir la forma de la sombra (perfil) de diseminación así producida (Clark y col. 1999, Emig y col. 2000, Nathan y col. 2001). Estudios muy detallados de la capacidad de flotación en el aire de diferentes propágulos han sido llevados a cabo en la búsqueda de la optimización de la dispersión a larga distancia (p.ej. Matlack 1986, Emig y col. 2000). Debido a inconsistencias encontradas entre la sombra de dispersión local y la capacidad migratoria de muchas especies después de la desglaciación en el Holoceno del Hemisferio Norte se han recurrido a análisis de la estructura genética de las poblaciones para determinar la velocidad de la dispersión (Ouberg y col. 1999, Cain y col. 2000 y citas en ambas). También con la creciente información de floras fósiles, se especula sobre la evolución de modos de dispersión (Eriksson y col. 2000). Sin embargo, tradicionalmente se ha recurrido a la morfología de los propágulos para inferir su modo de dispersión más probable y para clasificar gruesamente en propágulos dispersados a larga distancia y no dispersados o dispersados localmente. Van der Pijl (1982) describe detalladamente los llamados **síndromes de dispersión** como conjuntos de caracteres morfológicos de los propágulos asociados a un medio de transporte más probable. Por ejemplo la anemocoría, dispersión por viento, es identificable por la presencia de alas o estructuras plumosas, las cuales aumentan la flotabilidad del propágulo en el aire.

En el marco de la teoría de la selección natural, una especie es más apta mientras más descendientes tiene. En las plantas, el aumento de la descendencia es función de la producción de propágulos, la dispersión de éstos, la germinación, el establecimiento y la sobrevivencia de los descendientes hasta la edad reproductiva. Como las plantas son organismos en general inmóviles, la fase de dispersión (diseminación) pasa a tener mucha importancia (Webb 1998, Nathan y Muller-Landau 2000).

Se han formulado tres grandes hipótesis para explicar la evolución de los mecanismos de la dispersión: la hipótesis del escape, la hipótesis de la colonización y la hipótesis de la dispersión dirigida (Howe y Smallwood 1982, Howe 2000, Wenny 2001).

La **hipótesis del escape** postula que la capacidad de dispersión evolucionó como una forma de permitir el alejamiento de la progenie de factores negativos que se van generando cerca de la planta madre, como son la mortalidad asociada a densidades altas provocada por la competencia por luz y nutrientes, el aumento de patógenos, intensificación de la herbivoría, la alelopatía y los factores genéticos negativos asociados con eventos como el entrecruzamiento con parientes cercanos.

La **hipótesis de la colonización** propone que el motor de la evolución de la dispersión es la "necesidad" de colonizar sitios lejanos de la planta madre por la baja predecibilidad de los sitios adecuados para el establecimiento en el tiempo y el espacio.

La tercera hipótesis, la **dispersión dirigida**, postula que las condiciones de regeneración son tan particulares que se necesita un modo de dispersión que lleve a la semilla directamente al lugar más adecuado para su desarrollo.

Sin embargo, existe todo un conjunto de especies cuyos propágulos no poseen una morfología que asista a la dispersión y en donde no ocurre dispersión aparente. Willson (1992) plantea explícitamente las siguientes preguntas: ¿porqué existen tantas especies que parecen carecer de mecanismos de dispersión?, ¿cómo se dispersan estas especies? y ¿es la dispersión menos ventajosa para estas especies?. Estas preguntas siguen aún sin respuesta.

Los caracteres morfológicos de los propágulos dentro de familias, géneros e incluso especies son lo suficientemente variables que Willson (1992) lo considera como una demostración de que las restricciones a un modo de dispersión no son universales ni totalmente confinadoras (también Lord y col. 1995). Sin embargo la capacidad de adaptación a un modo de dispersión nuevo es diferente entre los taxa y depende del entorno competitivo (Lord y col. 1995), pudiendo ésta ser muy rápida como en el caso de la colonización de islas (Cody y Overton 1996). Para determinar las restricciones sobre la evolución del propágulo se debe determinar la ocurrencia y magnitud de selección sobre rasgos de los propágulos. Se puede realizar esto de dos maneras: i) realizando experimentos explícitos para determinar el efecto de pequeñas diferencias morfológicas entre propágulos

Suroloome de Harrison

Ap
sin
sindrome?

en su capacidad dispersora y ii) comparando el espectro de síndromes de dispersión entre comunidades (Willson 1992).

El primero de estos métodos ha sido aplicado en el estudio de dos compuestas *Lactuca muralis* e *Hypochaeris radiata*, en los cuales se ha documentado el cambio de tamaño del propágulo en un lapso de 8-10 años frente a la presión selectiva de la reducción de la dispersión (Cody y Overton 1996).

El segundo de estos métodos ha sido aplicado al análisis de convergencia en modos de dispersión entre ambientes mediterráneos indicando que el medio seleccionaría, en parte, los atributos (Hoffmann y Armesto 1995). Sin embargo, no se debe de subestimar la influencia de la historia del sitio como es evidenciado en los bosques de Chiloé, en donde muchas especies leñosas presentan síndrome de dispersión por aves (ornitocoría) y se postula que la recolonización de Chiloé después de las glaciaciones cuaternarias se efectuó por estos medios (Villagrán y col. 1986).

Varios trabajos han presentado evidencias que parecen indicar que la forma de vida influye en el síndrome de dispersión (Frantzen y Bouman 1989, Westoby y col 1990, Oakwood y col. 1993, Westoby y col. 1997). Hughes y col. (1994) encontraron que los espectros de dispersión en las comunidades raramente reflejan los atributos físicos ambientales excepto de manera indirecta a través de su influencia en la estatura de las plantas y el tamaño de las semillas.

En la zona andina de Chile central la vegetación por encima de la línea arbórea es abierta, expuesta al viento, compuesta por arbustos bajos, hierbas perennes, geófitas, cojines y anuales (Arroyo y col. 1981). Un trabajo preliminar indicaría que los síndromes de dispersión más comunes en los Andes serían anemocoría, y la ausencia de síndrome de dispersión (Cavieres y col. 1999). Además, en general las pendientes son altas, lo que condiciona la frecuencia de perturbaciones asociadas con las precipitaciones y el deshielo en primavera. Las especies que habitan este ambiente deben por lo tanto estar "adaptadas" a tales regímenes de perturbación y el síndrome más apropiado para la colonización es la anemocoría. Por otro lado, debido a las condiciones estresantes a nivel del suelo, también se esperaría una tendencia a la no dispersión de los propágulos como una manera de optimizar sus condiciones de germinación.

La ausencia de dispersión a distancia puede ser una estrategia para no alejar las futuras plantas de un sitio donde ya se comprobó en un tiempo determinado la posibilidad de germinar y sobrevivir hasta la reproducción. El vecindario de una planta madre constituye una "área segura". El caso más extremo de sitios seguros en ambientes donde la competencia planta-planta no supera los beneficios obtenidos es el efecto nodriza.

El efecto nodriza ha sido documentada en sistemas desérticos y en sistemas andinos (Alliende y Hoffmann 1985, Cavieres y col. 1998, Núñez y col. 1999) a pesar de que la importancia real de ésta puede ser dudosa en el presente sistema (Cavieres y col. 1998). De hecho la vegetación andina en la zona de Chile central no muestra una distribución en parches compuestos de varias especies juntas como han sugerido Aguiar y Sala (1994) para áreas en donde ocurre frecuentemente el fenómeno de ["]facilitación y como se encuentra frecuentemente en el matorral de Chile central (Holmgren y col. 2000). Sin embargo, como Aguiar y Sala (1994) recalcan, pueden haber diferentes fases de la facilitación, funcionando ésta durante la germinación y el establecimiento de las plántulas, seguido por una fase degenerativa en donde desaparece la planta facilitadora y por lo tanto dejando un patrón espacial no reconocible como de nodriza. Además, no necesariamente una planta viva da la protección necesaria, sino como en el caso del estudio de Weid y Galen (1998), el detritus de la planta materna.

En el presente capítulo se propone determinar cuál es el espectro de dispersión en una comunidad andina de Chile y cómo es influenciado por el espectro de formas de vida. De este modo se hace la pregunta:

¿Cómo se constituye la vegetación andina de la Región Metropolitana de Chile respecto a otras floras chilenas y otras floras alpinas en el mundo en cuanto a los síndromes de dispersión?

Facilitación por parte de la planta madre

Hipótesis:

1) Las condiciones ambientales que predominan en los Andes selecciona a plantas sin síndromes de dispersión y plantas con síndromes de dispersión a larga distancia del tipo anemócora.

2) El espectro de dispersión de la flora andina es independiente del medio ambiente y refleja el espectro de formas de vida.

Objetivos:

1. Describir los propágulos de las especies presentes en una comunidad de plantas andinas en función del síndrome de dispersión.
2. Comparar el espectro de dispersión con otros sistemas alpinos y con otras comunidades chilenas.
3. Comparar los espectros de dispersión de diferentes formas de vida en comunidades distintas.

MATERIALES Y METODOS

1) Sitio de estudio

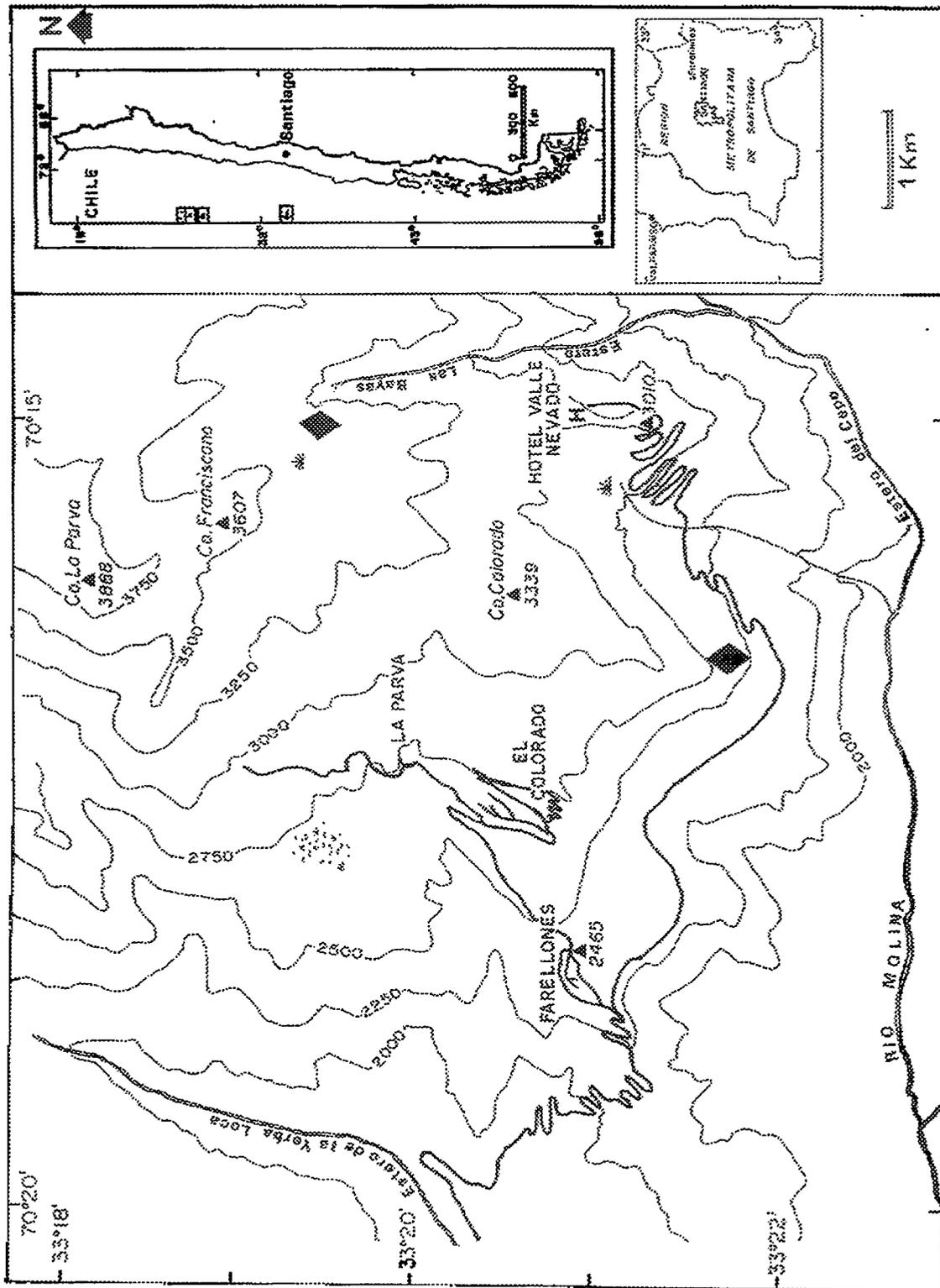
Se trabajó en un sector de la Cordillera del Cepo, Región Metropolitana, Chile, ubicado entre Farellones, Cerro La Parva y el Complejo de Esquí Valle Nevado (**Fig. 1.1**) entre las latitudes 70°14' y 70°19'W y las longitudes 33°19' y 33°22'S. Existen tres pisos vegetacionales en esta área (Arroyo y col. 1981, Arroyo y col. 1982): **1)** un piso subandino que se encuentra desde los 2200 m s.n.m. (en el cual está el límite arbóreo en este sitio) hasta los 2500 o 2700 m s.n.m. según la exposición de la ladera; **2)** un piso andino inferior que se encuentra desde los 2500 (2700) hasta los 3100 m s.n.m. y **3)** el piso andino superior que se encuentra desde los 3100 hasta los 3600 m s.n.m. en el límite de la vegetación. Cada piso está caracterizado por una composición de especies particular y por la predominancia de una determinada forma de vida.

El piso subandino se compone principalmente de arbustos bajos (30-50 cm) con hierbas perennes, el piso andino inferior de cojines compactos y hierbas perennes de baja estatura (<20 cm) y el piso andino superior de vegetación muy esparcida con hierbas perennes y algunas anuales ambas creciendo a ras del suelo (<5 cm).

Datos climatológicos, generalizados por Santibañez y Uribe (1990), clasifican a la zona bajo estudio como clima "templado mediterráneo microtermal subhúmedo y la altitud determina inviernos muy fríos con heladas todo el año y veranos frescos". Las temperaturas varían, en promedio, entre una máxima en Enero de 19,1°C y una mínima en Julio de 2,4°C bajo cero. En promedio pueden haber 181 días con heladas anuales pero, cuando es medido a nivel del suelo, temperaturas de 0°C son comunes en promedio para 276 días al año. La precipitación media anual es de 774 mm y el periodo seco alcanza un promedio de 6 meses (Santibañez y Uribe 1990). La duración de la nieve invernal puede ser entre 4-7 meses (Arroyo y col. 1981).

Datos de Cavieres y Arroyo (1999b) para 1995 y 1996 registran temperaturas promedio entre 0,8 y 12,1 y entre -1,2 y 11,0 para estos años respectivamente a los 2600 m. A los 3150 m las temperaturas promedio variaron entre -2,1 y 7,1 y entre -3,0 y 7,6 para 1995 y 1996 respectivamente.

Fig. 1.1: Sector de Farellones, La Parva y Valle Nevado, 33°S, Región Metropolitana.
Sitios de estudio: ◆



2) Descripción del espectro de síndromes de dispersión.

Se colectaron del área de estudio los propágulos y muestras vegetales del mayor número de especies posible. Entre los años 1995 y 1999 en los meses de noviembre a mayo se realizaron 441 colectas de propágulos, lo que corresponde a 191 especies. Los propágulos se limpiaron y se guardaron en bolsas de papel en oscuridad. Las especies fueron identificadas comparando las muestras vegetales con monografías y material herborizado del Herbario del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile.

Los propágulos de 139 especies presentes en la zona andina, excluyendo las especies de la zona de transición (2100-2200 m.s.n.m.) y especies de vegetación azonal (vegas andinas) (**Anexo I**), fueron clasificadas según el esquema de Hoffmann y Armesto (1995) (**Tabla 1.1**) y según observaciones en terreno. También se agregó información sobre la forma de vida y el piso altitudinal de donde fueron colectadas u observadas las especies.

Se optó por usar el sistema de Hoffmann & Armesto (1995) para clasificar los propágulos ya que existe mucha subjetividad al atribuir un síndrome de dispersión a una especie usando el sistema de Van der Pijl (1982). En este último sistema, además del criterio del investigador, la clasificación depende del grado por el cual el investigador se deja influir por su conocimiento de la dispersión real de los propágulos (la cual no necesariamente es reflejado por su síndrome) y de la flora que él conoce efectivamente.

Al sistema de Hoffmann y Armesto (1995) se agregó la categoría "múltiple" (M) ya que algunas especies, como algunas del género *Adesmia* presentaron dos tipos de propágulos en la misma planta: plúmulas en un extremo del lomento y espinas en el otro cada segmento del lomento siendo dispersado en forma independiente.

De la literatura se obtuvieron listados de especies de zonas alpinas y su sistema de clasificación fue adaptado al usado aquí. Las especies que se categorizan como sin síndrome de dispersión son usualmente aquellas que poseen propágulos sin alguna estructura visible que medie la dispersión. En general son propágulos secos y pequeños que caen de una capsula, o estructura análoga, seca.

Se realizaron comparaciones entre datos de otros ecosistemas alpinos y chilenos mediante la prueba de independencia G y pruebas de proporciones según Sokal y Rohlf

(1995) para detectar el origen de diferencias significativas.

Tabla 1.1: Esquema del sistema de clasificación de propágulos y su síndrome de dispersión correspondiente, tomado de Hoffmann y Armesto (1995).

Tipo de propágulo	Síndrome de dispersión asociado
F: Pequeño y carnoso (<15 mm)	Endozoocoría
D: Pequeño y seco (<15 mm)	Ninguno
L: Grande (>15 mm)	Endozoocoría
W: Con alas o plúmulas	Anemocoría
B: Dehiscentes explosivos	Balocoría (Autocoría)
H: Con ganchos o espinas	Epizoocoría
A: Con eliosoma o arilo carnoso	Mirmecoría
M: Más de un tipo de morfología en la misma planta	Mixta

RESULTADOS

Análisis de una comunidad andina de Chile central

En el **Anexo I** se da la lista de especies estrictamente zonales y cuya distribución incluye por lo menos a un piso andino, junto con la categorización de sus propágulos. Las ciento treinta y nueve (139) especies se distribuyen en 83 géneros y 42 familias. Hay pocas familias con muchos integrantes a nivel de género y de especie. La familia más común es Asteraceae (26,6%) seguido por las Papilionaceae (8,6%), las Iridaceae (5%) y las Umbelliferae (4,3%). Las Gramineae están levemente subestimados en esta base de datos ya que existen más especies en el área de estudio de las que aparecen en el listado, pero no fue posible obtener semillas de ellas en los años del estudio.

Al analizar los espectros de dispersión (**Tabla 1.2**) al nivel de especie, se encuentra que los propágulos con morfologías atribuibles a la dispersión por viento (W) más aquellos sin síndrome de dispersión (D) componen más del 80% de la flora, siendo encontradas en proporciones semejantes. A nivel de género y de familia disminuye el porcentaje atribuido a la dispersión por viento, debido a la gran contribución (57,6% de las especies analizadas) de las Asteraceae a este síndrome. A la vez, las especies sin síndrome de dispersión son repartidas entre una gran variedad de familias y géneros.

Tabla 1.2: Distribución porcentual de las especies andinas, géneros y familias según tipo de propágulo (N = 139). Símbolos según Hoffmann y Armesto (1995) ver **Tabla 1.1**. No se muestran categorías con valores cero.

	Alas o plúmulas W	Pequeño y seco D	Pequeño y carnoso F	Dehiscentes explosivos B	Ganchos o espinas H	Mixto M
Especie	42,4	41,7	4,3	6,5	3,6	1,4
Genero*	35,6	47,1	5,7	6,9	3,4	1,1
Familia*	27,8	44,4	9,3	11,1	5,6	1,9

* no suma 100 ya que las especies se distribuyen entre varias categorías.

El alto número de familias con pocos integrantes analizados aquí es característico de la flora chilena y se manifiesta aquí también en la flora andina. Sólo algunos géneros

dentro de las Asteraceae (*Chaetanthera*, *Nassauvia* y *Senecio*) tienen altos números de especies (6, 5 y 8 respectivamente) así como un género de las Papilionaceae (*Adesmia*, con 5 especies). Las Gramineas, como se mencionó anteriormente, fueron subestimadas en esta base de datos y podrían llegar al segundo lugar en número de especies.

Análisis comparativo de floras alpinas

En sistemas alpinos de diferentes regiones del mundo (**Tabla 1.3**) se ha observado el patrón de porcentajes elevados de especies con anemocoría y especies sin estructura morfológica para la dispersión a larga distancia (en esta tabla las barócoras podrían ser asimiladas a las categorías L y/o D de Hoffmann y Armesto (1995), ya que éstos propágulos caen simplemente al suelo o son grandes). Willson y col. (1990) encontró por ejemplo 28, 14 y 26% anemócoras y 44, 63 y 59% de especies sin síndrome de dispersión para comunidades montanas en Nueva Zelanda, Australia y Alaska respectivamente. En sistemas alpinos (andinos) sudamericanos Simpson y Todzia (1990) encuentran 44, 43 y 31% de anemócoras (recalculado sobre la base de floras totales de 448, 273 y 207 especies respectivamente) y 23, 34 y 40% de especies sin síndrome de dispersión para comunidades en Colombia, Argentina y Tierra del Fuego respectivamente.

Los datos de la zona andina mediterránea de Chile recopilados en la presente tesis muestran una tendencia semejante pero con un mayor porcentaje de especies sin síndrome de dispersión (41,7%) al comparar con Argentina, una comunidad geográficamente cercana a Chile central, aunque no sea significativa la diferencia ($Z_c = 1,492$, n.s.) y 42,4% de anemócoras lo que si está de acuerdo con la latitud.

Cada región presenta sus particularidades históricas. De esta forma es notable una mayor proporción de plantas con frutos carnosos en Nueva Zelanda, una mayor importancia de Mirmecoría (A) en Australia, una mayor proporción de frutos grandes (L) en Colombia, y proporciones altas de propágulos con ganchos e espinas en Tierra del Fuego y algunas comunidades de Australia.

Cabe hacer notar que la categoría mixta (M) no es equivalente entre estudios, siendo utilizado p.ej por Simpson y Todzia (1990) para propágulos para los cuales se sabe que existe más de un modo de dispersión. También se debe de notar que en la literatura

existen más antecedentes de espectros de dispersión en los Andes pero no se consideraron por la dificultad de adaptar el sistema de clasificación usado sin repetir el trabajo.

Tabla 1.3: Espectros de dispersión en hábitats alpinos. Porcentaje de propágulos en cada categoría morfológica. Para símbolos veáse **Tabla 1.1**. Se agregó la categoría H₂O para la dispersión mediada por agua, la hidrocoría, no usada por Hoffmann y Armesto (1995) y no detectada en este estudio. N spp. = Número de especies. Ref: 1) Willson y col. 1990, 2) Simpson y Todzia 1990, 3) presente estudio.

Ref.	W	D	F	A	B	H	H ₂ O	L	M	N spp.	Región
1)	28	44	16	5	2	6	-	-	-	173	N. Zelanda
	23	40	5	18	0	13	-	-	-	58	Australia
	7	66	3	7	0	4	-	-	-	40	Australia
	14	63	3	8	1	5	-	-	-	88	Australia
	19	45	3	22	0	8	-	-	-	35	Australia
	32	50	3	12	0	3	-	-	-	31	Australia
	18	51	3	15	0	7	-	-	-	49	Australia
	26	59	3	9	2	2	-	-	-	75	Alaska
2)	44,1	22,9	10,7	-	-	7,1	0,2	10,7	4,0	448	Colombia
	42,5	33,7	6,6	-	-	4,4	0	4	8,8	273	Argentina
	31,4	40,1	5,8	-	-	9,7	2,9	3,4	6,8	207	Tierra del Fuego
3)	42,4	41,7	4,3	-	6,5	3,6	-	0	1,4	139	Chile central

Comparación con otras floras chilenas

Para comparar la base de datos andinos con una comunidad chilena de Chiloé Insular (Villagrán y col. 1986) se tuvo que adecuar la clasificación a la usada en la presente tesis (**Tabla 1.4**). Se eliminaron de la base de datos de Chiloé todas las especies introducidas y las acuáticas o especies de humedales. Además se reevaluaron los síndromes de dispersión usando el mismo criterio que en la flora Andina. Se observa una diferencia significativa entre ambientes para los síndromes de dispersión por viento (W), por frutos carnosos (F) y para especies sin síndrome de dispersión (Prueba de proporciones: $Z_c = 2.4392, 5.3627$ y 2.4051 respectivamente). Hay mayores porcentajes de especies con propágulos dispersados por viento y sin síndrome de dispersión en los andes y hay más

especies con propágulos carnosos en Chiloé insular. Los otros síndromes no son significativamente diferentes en porcentaje.

Un problema con esta comparación es que no considera diferencias en las formas de vida y se sabe que síndromes de dispersión y formas de vida se correlacionan más frecuentemente (Frantzen y Boumann 1989, Oakwood y col. 1993). Por lo tanto para realizar un análisis comparable entre ecosistemas se extrajo de la base de datos de esta tesis (**Anexo I**) y de la flora de Villagrán y col. (1986) las especies herbáceas (incluyendo anuales) y las leñosas, en este caso arbustivas de diversos tipos.

Comparación con otras floras chilenas separado por forma de vida

Al dividir la flora andina en sus componentes leñosos y herbáceas (incluyendo anuales) se obtienen 16 y 123 especies respectivamente. Al comparar el espectro de dispersión andino entre las dos formas de vida, la única que arroja diferencia significativa mediante la prueba de proporciones (Sokal y Rohlf 1995) es la dispersión por frutos carnosos ($Z_c = 5,7048$) siendo este síndrome más común para especies leñosas.

Para la flora de Chiloé Insular (Villagrán y col. 1986) la misma división arroja 109 y 150 especies (excluyendo previamente especies introducidas y especies de humedales) y al comparar los espectros de dispersión entre formas de vida se diferencian para propágulos secos (D, $Z_c = 2,9652$), frutos (F, $Z_c = 8,3304$), propágulos balísticos (B, $Z_c = 3,0069$) y el síndrome dispersado por viento (W) está muy cercana a ser significativo ($Z_c = 1,9015$). De estos cuatro síndromes los secos (D), balísticos (B) y dispersados por viento (W) son más frecuentes en herbáceas y los frutos (F) son más frecuentes en los leñosos.

Al comparar elementos herbáceas entre comunidades diferentes (andino y Chiloé) no existe, en general, diferencia significativa entre números de especies por síndrome de dispersión indicando que las diferencias de espectro de dispersión observado entre comunidades se debe a las diferencias en composición de formas de vida. La excepción en esta comparación es la mayor cantidad de especies herbáceas con frutos carnosos que se encuentran en Chiloé (F, $Z_c = 2.4888$).

Para la comparación de especies leñosas, además de las bases de datos de los Andes de Chile central y de la flora de Chiloé Insular se analizó la flora leñosa de de la zona

mediterránea de Chile central. Las únicas tendencias significativas son para frutos y los propágulos grandes entre la flora de Chile central y la flora de Chiloé ($Z_c = 3,4366$ y L , $Z_c = 3,5651$). No había diferencia entre Chiloé y los Andes y entre la zona mediterránea y los Andes.

El hecho que los espectros de dispersión, cuando se separan las especies por forma de vida, sean diferentes en muy pocos aspectos significa que el espectro de forma de vida es lo que contribuyó a las diferencias entre comunidades. Sin embargo, sumado a esto están esas pequeñas diferencias que indican que otros factores están actuando como la historia del sitio o la filogenia en casos donde existe una diferencia en la representatividad de los géneros.

En la zona andina entonces se concluye que el espectro de dispersión es altamente dependiente de la composición de las formas de vida en la flora.

Tabla 1.4: Espectros de dispersión de otras comunidades de la flora chilena y espectros separados por forma de vida. Porcentaje de propágulos en cada categoría. Para símbolos refiérase a Tabla 1.1. N sp = número de especies. (-) simboliza ausencia de datos.

W	D	F	A	B	H	H2O	L	M	N sp	Región
29,7	28,6	28,2	0,8	6,9	4,2	0	0,4	0	259	<i>Flora completa</i> Flora insular de Chiloé
42,4	41,0	5,0	0	6,5	3,6	0	0	1,4	139	Andino mediterráneo
34,7	22	8	0,7	11,3	6,7	11,3	0	2,67	150	<i>Herbaceas</i> Flora Insular de Chiloé 4)
42,3	43,9	0,8	0	7,3	4,1	0	0	1,6	123	Andino Chile central 5)
22,9	1,83	55,96	0,9	0,9	0,9	7,3	0,9	6,7	109	<i>Leñosas</i> Flora Insular de Chiloé 4)
29,7	19,8	34,2	-	1,8	-	-	14,4	-	169	Flora Chile central 6)
43,8	18,8	37,5	0	0	0	0	0	0	16	Andino Chile central 5)

4) Villagrán y col. 1986 (adaptado al presente sistema de categorización y excluyendo especies introducidas y de humedales)

5) datos de la presente tesis 6) Hoffmann y Armesto 1995

DISCUSIÓN

En esta tesis se aplicó el criterio descrito tanto por Hoffmann y Armesto (1995), como por Willson y col. (1990), en cuanto a usar solo los caracteres morfológicos observables en el propágulo para su clasificación en una o otra categoría de dispersión. Sin embargo hay casos problemáticos y podría existir discrepancia en la clasificación que se le atribuyó en este trabajo. Algunos casos son *Nototriche compacta* y *Phacelia secunda*, las cuales presentan semillas pequeñas y secas pero se dispersan frecuentemente como fruto seco, desprendiéndose todo el calyx con las semillas, arrastrándose éste por el suelo. Sin embargo, fueron clasificadas como sin síndrome de dispersión (D) por no poseer alguna estructura en la semilla que de un indicio de su forma de transporte. Lo mismo ocurre con *Astragalus arnottianus*, donde primero se dispersa la vaina seca inflada con aire y sólo al abrirse ésta, después de moverse hasta unos metros, se dispersan las semillas.

Por esta misma razón, en el presente estudio no se observó hidrocoría (además se excluyeron las especies de vega). Sin embargo por lo menos una especie (*Nassauvia pinnigera*) por las características de su semilla (lisa y cerosa, probablemente impermeable) podría haber sido clasificada así por otro autor. La dispersión por agua en general es un síndrome complejo que incluye muchas formas de dispersión (como lavado o balísimo por lluvia, transporte por corrientes de agua dulce o salado, asociado a flotabilidad o impermeabilidad) (van der Pijl 1982). Sin embargo no está claro en muchos casos que sea una adaptación, como lo es claramente el poseer papas o alas promoviendo la dispersión por viento, o que sea simplemente una forma circunstancial de dispersión (Brandes y col. 1999). Otros propágulos en cambio combinan estructuras que aumentan la flotabilidad (en el aire o el agua) con la impermeabilidad al agua.

En muchos trabajos (por ejemplo en Villagrán y col. 1986, Frantzen y Boumann 1989) se aplica el sistema de van der Pijl (1982), el cual, si bien es muy correcto en cuanto a criterio ecológico y de identificación de las múltiples formas en que pueden dispersarse los propágulos, requiere de un estudio detenido de cada especie y no se puede aplicar al observar el propágulo fuera de su ambiente. Además se pueden confundir procesos colaterales, como el transporte de semillas por depredadores (sinzoocoría), con eventos que

usualmente promueven la dispersión de los propágulos y las cuales en un sistema desconocido requieren de estudio antes de poder afirmar que es dispersión y no depredación (ver criterios de Willson y col. 1990).

La dificultad en homogeneizar la interpretación de la dispersión de las plantas hace que en esta tesis se recurre al esquema simplificado de Hoffmann y Armesto (1995) el cual si bien puede ignorar formas más sofisticadas de dispersión, o ocultar en circunstancias particulares formas múltiples de dispersión, permite establecer una base de datos comparable entre floras e independiente del criterio e experiencia del investigador.

En los datos de Simpson y Todzia (1982), no se consideraron las especies sin síndrome de dispersión y ellos simplemente los eliminaron de su análisis. En este estudio se consideró a estas especies eliminadas como las especies D (pequeñas y secas sin estructuras obvias que faciliten la dispersión).

En ambientes isleños es notable la reducción de la capacidad de dispersión (Cody y Overton 1996) de los propágulos. Los ambientes alpinos se han comparado a islas por su relativo aislamiento de la vegetación de alturas menores. Se podría esperar por lo tanto encontrar casos de reducción de dispersión en ambientes andinos. Efectivamente existen dos casos curiosos del género *Nassauvia* las cuales crecen a grandes alturas y presentan ausencia de síndrome de dispersión. Las *Nassauvia* en general son Compositae con papus caduco, pero bien desarrollado, permitiendo la dispersión por viento. *N. pinnigera* en cambio, presenta aqueños pequeños y lisos sin ningún rastro de papus al caer de la planta. Al igual que *N. pyramidalis*, la cual si bien presenta unas muy cortas prolongaciones costales semejante a alas, éstas son tan pequeñas en la mayoría de los aqueños que no alterarían mucho la sombra de dispersión. En términos más generales, la ausencia de síndromes de dispersión en plantas andinas es un fenómeno que se proyecta hasta la línea superior de la vegetación. De hecho los únicos dos modos de dispersión que existen a esa altura extrema son ésta y la anemocoría (Cavieres y col. 1999).

En este estudio la preponderancia de formas de vida herbáceas predice bastante bien la gama de síndromes de dispersión esperables: 83 % de propágulos anemócoras y propágulos sin morfología adaptada a la dispersión para una flora compuesta en 88,5% por

herbáceas (123 sp. no leñosas de 139). En cuanto a los atributos físicos del medio, al no detectar un efecto facilitadora no se podría a este nivel de análisis determinar su influencia.

Resalta claramente en los resultados que el espectro de dispersión depende del hábitat, pero a través de las formas de vida presentes. Es evidente que si la forma de vida influye en el tipo de dispersión que presenta una especie, existirán diferencias entre comunidades que son descritas en base a las formas de vida predominantes (ej. bosques). Luego, las diferencias entre los espectros de dispersión entre comunidades semejantes (por ejemplo diferentes bosques) tendrán su origen en la historia del sitio y el conjunto de especies disponibles en ella como, por ejemplo, la alta contribución de mirmecoría en la flora Australiana la cual está casi ausente en Chile. La disponibilidad de especies en el entorno y las radiaciones sufridas por algunas de ellas será el origen de más diferencias. En el presente estudio, a nivel de género y de familia (**Tabla 1.2**), la contribución del síndrome de dispersión por viento disminuye por efecto de taxa con muchos integrantes, especialmente las Asteraceae. En cambio en síndromes como endozoocoría (frutos carnosos) este cobra más importancia ya que son géneros con pocos integrantes (máximo 2).

Los otros fenómenos que pueden afectar al espectro de dispersión son la historia del sitio y la filogenia. Herrera (1992) a través del análisis del espectro de dispersión en conjunto con datos de registros fósiles pudo determinar que en la flora de la península Ibérica existen básicamente dos floras: una relictiva y antigua y una más moderna. La presencia de especies en un sitio determinado depende de la disponibilidad de especies en el entorno, de su sobrevivencia diferencial y eventualmente de su adaptación. Con este antecedente se pueden interpretar los espectros de dispersión de diferentes comunidades considerando su historia y las características de las especies disponibles en el entorno. Aizen & Ecurra (1998) usando como indicador de edad de los géneros la distribución geográfica mundial de los taxa analizaron la flora de los bosques templados del extremo sur del continente Sudamericano, encontrando que los componentes con altos porcentajes de mutualismos con animales presentaban un origen tropical antiguo como eran las floras de Gondwana y Neotropical.

No se ha publicado un análisis de los orígenes de la flora andina de Chile central, pero las floras ancestrales que dieron origen a la flora chilena actual son neotropical, pantropical, austral asiático-antártico y amplio-cosmopolita (Villagrán y Hinojosa 1997) en orden de importancia. Las diferencias en la influencia de la fuente y en el clima actual hace que Simpson y Todzia encuentran un gradiente norte a sur en la preponderancia de los síndromes en su estudio a lo largo de Los Andes dentro del cual se insertan (latitudinalmente y florísticamente hablando) los datos de Chile central.

Curiosamente nunca en la literatura se ha considerado la ausencia de dispersión como una dispersión dirigida. La mantención de la ausencia de dispersión puede deberse a que, o, es un carácter neutro en la evolución de la especie, o le confiere alguna ventaja selectiva a la especie. Se propone que existe una estrategia de ocupación de "sitio seguro" mediado a través de la poca dispersión de los propágulos para aprovechar un ambiente y relativamente conocido. O para expresarlo de otra forma, que existe una dispersión dirigida al vecindario inmediato de la planta madre. Esto podría ser una respuesta a la pregunta de Willson (1992) sobre las razones de la existencia de tantas especies sin síndrome de dispersión aparente.

CONCLUSION

En la zona andina existen altas proporciones de especies sin síndromes de dispersión y con síndrome de dispersión por viento (83% en conjunto). La mayoría de las zonas alpinas estudiadas presentan patrones similares haciendo pensar en algún atributo del medio que selecciona estas dos estrategias. Al comparar la flora andina con floras de bajas altitudes y latitudes, se encuentran grandes diferencias. Sin embargo al corregir por forma de vida, éstas desaparecen en su mayoría. En Chile las flora herbáceas de los Andes de Chile central y de Chiloé Insular no difieren excepto por su cantidad relativa de plantas con frutos carnosos. Al considerar el componente leñoso no hay ninguna diferencia, sin embargo se encontró una leve diferencia con una flora mediterránea de baja altitud en cuanto a frutos carnosos y propágulos grandes indicando un efecto de la historia de los

sitios y de la filogenia ya que algunas de las especies de propágulos grandes de la zona Mediterránea son géneros únicos a ese sistema.

La ausencia de síndrome de dispersión en tantas especies andinas no puede atribuirse directamente a una estrategia de ocupación de “sitios seguros” en el vecindario “conocido” de las plantas madre. Más bien esta condición es un producto de las formas de vida que compongan la flora andina. Indirectamente, sin embargo, es razonable proponer que la existencia de muchas especies sin síndromes de dispersión, producto de la composición de formas de vida, representa una condición que permite la ocupación de “sitios seguros”, lo que en el ámbito estresante de la zona andina sería altamente favorecido.

Capítulo 2: Fenología de germinación y su relación con la dispersión.

INTRODUCCIÓN

En sistemas alpinos se creía que las plantas, debido a las condiciones estresantes del medio, se reproducían mayoritariamente por vía vegetativa (Bliss 1971). Sin embargo estudios recientes arrojan cada vez más evidencias que la reproducción sexual no es infrecuente (Marchand y Roach 1980, Callaghan y Emanuelsson 1985, Arroyo y Squeo 1990, Körner 1999).

Muchas especies en las zonas alpinas son de vida muy larga y por lo tanto tienen varias oportunidades para producir propágulos (Callaghan y Emanuelsson, 1985). Sin embargo, en el caso de zonas alpinas colindantes con ambientes áridos, la proporción de plantas anuales es excepcionalmente alta debido a la influencia de estos sectores en el origen de la flora (Arroyo y col. 1981, Spira 1986).

La fenología de germinación de las especies refleja las condiciones ambientales a los cuales están expuestos (Vander Valk 1992, Baskin y Baskin 1998). Basado en datos de zonas montañosas del hemisferio norte, los puntos más relevantes de la germinación son (Körner 1999):

- poca germinación antes del invierno
- alta germinación después de un periodo de dormancia (en general después del invierno)
- una germinación rápida después del deshielo
- y una distribución en el tiempo de los siguientes eventos de germinación.

El **capítulo 1** de la presente tesis documentó la alta incidencia que presentan las especies con síndromes de dispersión anemócoras (morfología que aumenta la flotabilidad en el aire de los propágulos) en zonas alpinas del mundo y en Chile. Debido a la presencia de perturbaciones a grandes y pequeñas escalas permanentes este modo de

dispersión aparentemente ha sido favorecido en estos ambientes (van der Valk 1992, y citas).

La formación de banco de semillas también ha sido documentada en la literatura para zonas alpinas (Bliss 1985, McGraw y Vavrek 1989, Ingersoll y Wilson 1993, Arroyo y col. 1999, Körner 1999). En los Andes de Chile central Arroyo y col. (1999) encontraron un 34,6% de especies del piso vegetacional andino superior formando banco de semillas. La alta incidencia de especies de origen mediterráneo seco (Arroyo y col. 1981) también influye en la presencia del banco de semillas ya que muchas plantas de origen árido presentan dormancia (Freas y Kemp 1983).

La fenología de germinación a corto plazo ha sido investigada en la zona alpina por Marchand y Roach (1980) encontrando que muchas especies son colonizadoras con capacidad de germinación rápida. También Bliss (1971), Roach y Marchand (1984) y Chambers y col. (1990) documentaron la presencia de germinación en zonas alpinas. Este aspecto es estudiado en la presente investigación en el marco de la importancia que tiene para la estructura espacial de la regeneración de la vegetación. Mientras más tiempo pasan los propágulos sin germinar en el medio, más posibilidad tienen de sufrir dispersión secundaria y una forma posible de evitar esto es mediante la germinación en un periodo del año adecuado.

Sin embargo, el estudio de los sitios seguros de las zonas árticas y alpinas arroja que éstos son bien particulares. Se han documentado el efecto de la materia vegetal, el borde de rocas, polígonos de tierra, depresiones, suelo de textura gruesa y debajo de otras plantas como aumentando sustancialmente el éxito (Wood y Del Moral 1987, Jumpponen y col. 1999, Levesque 2001).

En la zona de Chile central, objeto del presente estudio, existen tres períodos diferenciables a lo largo del año. Un período cuya duración es determinada por la altitud que comprende desde la primavera tardía hasta gran parte del otoño, donde el suelo es seco, humedecido levemente por rocío y lluvias o nevazones de poca duración. El invierno con una capa de nieve continua que dura entre 4-7 meses según el año (Arroyo y col. 1981) y la altitud. Y por último, la primavera cuando se produce el deshielo y el

suelo se satura de agua por un periodo de tiempo que fluctúa entre 2 semanas a 1 mes, también según la altitud (observaciones personales).

Para una especie con un banco de semillas transitorio (*sensu* Thompson citado en Baskin y Baskin 1998) mientras más temprano germina, aprovecha mejor la humedad y se arrastra menos. Las especies que forman banco de semillas, en cambio, si no se incorporan al suelo, estarán expuestos al arrastre.

De ahí surgen las preguntas:

¿Existen especies que evitan que sus propágulos se arrastren a favor de la pendiente mediante su fenología de germinación? ¿Existen especies que presentan una fenología de germinación que les permite evadir los periodos de mayor arrastre en otoño y durante el deshielo en primavera?

Hipótesis

Existe una fenología de germinación que evita el arrastre (la germinación ocurre en otoño antes del establecimiento de la cobertura de nieve continua y/o por debajo de la nieve en invierno o principios de primavera).

Objetivo:

Determinar si la fenología de germinación influye en la probabilidad de dispersión secundaria durante los periodos de arrastre.

MATERIALES Y METODOS

Se eligieron dos sitios para este estudio. Uno a los 3300 m s.n.m. ($70^{\circ}15'45''W$ con $33^{\circ}19'30''S$) en el piso vegetacional andino superior (definido en Arroyo y col. 1981), en donde se sembraron 9 especies del piso andino superior (III) e inferior (II) y otro sitio a los 2500 m s.n.m. ($70^{\circ}16'15''W$ con $33^{\circ}21'50''S$) en el limite entre los pisos vegetales subandino y andino inferior, en donde se sembraron 18 especies del piso subandino (I) (**Tabla 2.1** e información biológica en **Anexo I**, ver también **Capítulo 1**).

Se enterraron bases de almácigo de polietileno con subdivisiones internas (celdas) de una apertura superior de 3,7 x 3,6 cm y de 11,5 cm de hondo (volumen interior de 75ml), perforadas en el fondo, hasta sobrepasar sólo en 1 cm la superficie del suelo. Se rellenaron las celdas con tierra del mismo sitio, tamizada con una malla de 2 mm² y compactada. En cada celda de la base de almácigo se sembraron 25 semillas de cada especie en la superficie del suelo, compactando levemente las semillas con la tierra, y disponiendo las especies al azar entre las celdas, dejando el 20% de ellas sin sembrar como control para la presencia de banco de semillas y el ingreso de semillas exógenas. Se usó esta densidad para evitar posibles efectos de competencia entre plántulas en germinación. Se establecieron 8 réplicas en cada uno de los sitios sembrando en total 200 semillas por especie y 100 semillas para 3 de las especies para las cuales faltó material repartiendo éstas sólo en 4 réplicas.

El experimento se inició antes de la caída de nieve y se terminó un mes después del deshielo. La germinación se siguió en el tiempo: antes de la nieve, debajo de la nieve y durante el deshielo a intervalos de 5-7 días. Las plántulas germinadas se retiraron en cada conteo. El deshielo no fue simultaneo en las ocho replicas, siendo tres réplicas afectados por ello dos o tres días antes de los demás.

Los valores de germinación fueron corregidos por la viabilidad determinados en el laboratorio en un conjunto de semillas (25 semillas en réplicas de 2 o 3 según el número de semillas disponibles) de la misma colecta que las usadas en terreno mediante la prueba de tetrazolio (TTC, 2,3,5-trifenil-2H-clorhidrio de tetrazolio) (Booth y Hendry

1993) al 5% a temperatura ambiente por 2 a 24 horas según la especie. Se consideraron viables semillas cuyos embriones al ser expuesto al TTC se colorearon enteramente de rojo, color característico de la reacción en tejidos vivos. También se analizó la dinámica de la germinación entendiéndose por esto la germinación en el tiempo de las diferentes especies. Después de terminar el experimento se trasladaron los almácigos al laboratorio 8 meses después del inicio, en donde se determinó la viabilidad de las semillas que quedaron sin germinar para dos réplicas clasificándolas como perdidas, viables (reacción positiva al TTC, coloración homogénea) o muertas (reacción negativa al TTC o coloración imparcial). Con los datos obtenidos se pudo inferir el comportamiento probable de la especie en condiciones naturales.

RESULTADOS

De las especies sembradas en el piso vegetacional superior (3300 m s.n.m.) no hubo germinación en el curso del experimento (**Tabla 2.1**). En cambio en el piso vegetacional subandino, 7 de las 18 especies sembradas germinaron. En ningún caso se observó germinación en las unidades de almácigo no sembradas, y en ningún caso se observó desplazamiento de semillas fuera de la unidad donde fueron sembradas. En el curso del experimento no se observó depredación de las plántulas, pero existe un alto número de hormigas las cuales pueden afectar la calidad del sitio o modificar la posibilidad de germinación.

Las especies que presentaron el mayor porcentaje de germinación (corregido por el valor de viabilidad obtenido en laboratorio) fueron las anuales: *Madia sativa*, *Collomia biflora* y *Microsteris gracilis* con 99, 65 y 62,8 % respectivamente. Las cuatro especies restantes, todas hierbas perennes, germinaron en bajos porcentajes: 12% para *Adesmia radicefolia*; 7% para *Astragalus curvicaulis*; 5% para *Senecio davilae* y 2% para *Valeriana gracileps*.

Al detallar la dinámica de la germinación (porcentaje de germinación en función del tiempo, **Anexo II**) se destacan 3 grupos de especies, las cuales germinaron entre el 11 de junio y el 18 de octubre de 1996 (**Tabla 2.2**): el primer grupo correspondió a especies anuales que germinaron debajo de la nieve o justo al completarse el deshielo antes del 10 y hasta el 15 de septiembre; un segundo grupo, de especies perennes que germinaron mayoritariamente inmediatamente después de quedar descubiertas por la nieve mientras haya agua líquida en la superficie (el agua se congela cada noche antes del 15 de septiembre) y prolongándose hasta el 28 de septiembre; y un tercer grupo de especies perennes que germinaron al desaparecer el exceso de agua entre el 15 y 20 de septiembre.

Tabla 2.1: Lista de especies sembradas; su viabilidad en laboratorio y su germinación en terreno corregida. %VI = porcentaje de viabilidad según la prueba de TTC; %G/VI = porcentaje de germinación corregida por la viabilidad en laboratorio; (SE) = error estándar.

Especie	Porcentaje de Viabilidad %VI	Porcentaje de germinación corregida por la viabilidad %G/VI (SE)
Piso superior (3300m)		
<i>Azorella madreporica</i>	64	0
<i>Draba gilliesii</i>	30	0
<i>Loasa caespitosa</i>	90	0
<i>Nassauvia lagascae</i>	60	0
<i>Nassauvia pinnigera</i>	100	0
<i>Nastanthus spathulata</i>	68	0
<i>Nastanthus caespitosa</i>	88	0
<i>Nototriche compacta</i> #	90	0
<i>Pozoa coriacea</i>	58	0
Piso inferior (2500m)		
<i>Adesmia radicefolia</i>	86	12,2 (3,39)
<i>Astragalus curvicaulis</i>	42	7,2 (4,67)
<i>Calceolaria arachnoidea</i>	100	0
<i>Cerastium arvense</i>	80	0
<i>Collomia biflora</i> *	100	65 (22,7)
<i>Convolvulus demissus</i>	96	0
<i>Cynanchum nummulariifolium</i> #	100	0
<i>Madia sativa</i>	60	99 (16,04)
<i>Microsteris gracilis</i>	98	62,8 (9,87)
<i>Phacelia secunda</i>	98	0
<i>Senecio erucaeformis</i>	98	0
<i>Senecio davilae</i>	49	5,1 (5,1)
<i>Silene chilensis</i>	75	0
<i>Sisyrinchium arenarium</i>	92	0
<i>Sisyrinchium striatum</i>	96	0
<i>Stachys philippiana</i>	79	0
<i>Valeriana gracileps</i> *	51	2 (1,95)
<i>Zoellnerialium andinum</i> *	88	0

* especies para las cuales se realizaron 4 en vez de 8 réplicas para la germinación, # número de semillas probadas para viabilidad menor de 50 unidades.

Tabla 2.2: Porcentaje de germinación en función del tiempo y del periodo de nieve. El periodo de nieve invernal fue desde el 13 de junio al 13 de septiembre de 1996. Ver también el Anexo II.

Periodo de nieve:			13 junio	13 sept.				
	Siembra							
Fechas de revisión:	20 mayo	11 junio	10 sept.	15 sept.	20 sept.	28 sept.	02 oct.	18 oct.
Especies perennes								
<i>Adesmia radicefolia</i>	0	0	0	100	0	0	0	0
<i>Astragalus curvicaulis</i>	0	0	0	83	0	17	0	0
<i>Senecio davilae</i>	0	0	0	0	100	0	0	0
<i>Valeriana gracileps</i>	0	0	0	0	100	0	0	0
Especies anuales								
<i>Collomia biflora</i>	0	0	35	65	0	0	0	0
<i>Madia sativa</i>	0	0	48	49	0	0	0	1
<i>Microsteris gracilis</i>	0	0	26	73	0	1	0	0

Al realizar un análisis de varianza de la dinámica de germinación (porcentaje de germinación corregido por la viabilidad) considerando la forma de vida (anuales y dos grupos de perennes), la fecha del control (del 10 de septiembre al 18 de octubre) y otro factor que es la fecha de retiro de la nieve de las réplicas, se observa que la forma de vida y la fecha del control afectaron significativamente ($\alpha = 0,05$, $p \ll 0,001$) la dinámica de germinación (Tabla 2.3). No así la fecha del retiro de la nieve ($p = 0,5649$), pero ésta sí interactúa con la fecha de los controles ($p \ll 0,001$) y globalmente con los resultados ($p \ll 0,001$). Al realizar una prueba de Tukey con N desiguales (Statística 6.0), se corroboró que efectivamente existía una diferencia significativa entre las formas de vida en su momento de la germinación. La germinación de las anuales tanto para el 10 de septiembre ($p \ll 0,001$ para todos) como para el 15 de septiembre ($p \ll 0,001$ para todos) fue significativamente diferente a todas las otras combinaciones posibles. Solo entre sí se parece la germinación de las anuales en estas dos fechas ($p = 0,841$). Los dos grupos de perennes no muestran diferencias significativas entre sí ($p = 0$).

Tabla 2.3 Análisis de varianza para el porcentaje de germinación corregido por la viabilidad según la forma de vida, la fecha del deshielo en las réplicas y la fecha de la germinación. Prueba de heterogeneidad de las varianzas $p = 0,0427$. Ajuste a la normalidad de la distribución: Kolmogrov-Smirnov $d = 0,5771$, $p < 0,01$, Chi cuadrado = 1032,5, $df = 7$, $p = 0,000$.

Variables	df	MS	Df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
Forma de vida (FV)	2	5632,10	210	159,32	35,35	<< 0,001
Fecha del deshielo (D)	1	52,95	210	159,32	0,33	0,5649
Fecha de germinación (G)	4	2530,93	210	159,32	15,89	<< 0,001
Interacción FV - D	2	103,19	210	159,32	0,65	0,5243
Interacción FV - G	8	2385,90	210	159,32	14,98	<< 0,001
Interacción D - G	4	3578,55	210	159,32	22,46	<< 0,001
Interacción FV - D - G	8	4225,47	210	159,32	26,52	<< 0,001

El análisis de las semillas no germinadas (**Tabla 2.4**) mostró que muchas semillas no germinadas permanecieron viables en el suelo después de 8 meses en terreno. Es posible que algunas de éstas no sobrevivan hasta la estación de crecimiento siguiente conformando así un banco de semillas transitorio, pero sobrevivieron la estación de crecimiento (y dos periodos de arrastre, ver **Capítulo 3, Tabla 3.3**) inmediatamente después de su dispersión. Básicamente se pueden observar tres tipos de fenologías de germinación: especies que no germinan y mantienen un alto porcentaje de semillas viables en el suelo (e.g. *Convolvulus demissus*, etc.) las cuales por lo tanto son muy probablemente formadoras de banco de semillas (criterio numérico de germinación < 5% y germinación después de un año o viabilidad alta sin germinación); especies que germinan pero mantienen semillas viables en el suelo presentan una estrategia mixta (*Adesmia radicefolia*, etc., referirse también a la **Tabla 2.1**); y finalmente, las especies que no mantienen semillas viables en el suelo habiendo éstas germinado o no formando el grupo de los transitorios (*Collomia biflora*, etc.) (> 75% germinación inicial). Para algunas especies no se puede decidir a qué categoría pertenece, ya que sus semillas sufrieron una alta pérdida en terreno (*Calceolaria arachnoidea*).

Tabla 2.4: Porcentaje de semillas germinadas y porcentaje de semillas viables recuperadas post-experimento y fenología de germinación probable. Datos basados en dos réplicas. Fenología de germinación probable: T = transitorio, BS = banco de semillas, M = mixto, o sea germinan algunas y otras permanecen en el banco de semillas, G = 100% germinadas, P = 100% perdidas. Referirse también a la Tabla 2.1.

Especies	% Germinado	% Recuperado	% Perdido	% Viable Post-terreno	Fenología de Germinación Probable
<i>Convolvulus demissus</i>	0	98	2	97,96	BS
<i>Cynanchum nummularifolium</i>	0	100	0	98,00	BS
<i>Phacelia secunda</i>	0	54	46	96,30	BS
<i>Silene chilensis</i>	0	20	80	100,00	BS
<i>Sisyrinchium arenarium</i>	0	90	10	100,00	BS
<i>Sisyrinchium striatum</i>	0	94	6	100,00	BS
<i>Stachys philippiana</i>	0	64	36	81,25	BS
<i>Zoellnerialium andinum</i>	0	88	12	50,00	BS
<i>Adesmia radicefolia</i>	16	20	64	100,00	M
<i>Astragalus curvicaulis</i>	0	84	16	57,14	M
<i>Cerastium arvense</i>	0	58	42	72,41	M
<i>Microsteris gracilis</i>	74	14	12	85,71	M
<i>Senecio davilea</i>	0	28	72	28,57	M
<i>Senecio erucaeformis</i>	0	58	42	41,38	M
<i>Collomia biflora</i>	100	0	0	G	T
<i>Madia sativa</i>	82	8	10	0,00	T
<i>Valeriana gracileps</i>	0	84	16	0,00	T
<i>Calceolaria arachnoidea</i>	0	0	100	P	?

DISCUSIÓN

Mediante el experimento de germinación se pudo comprobar que existen fenologías de germinación diferentes según las especies. Ninguna de las especies germinó antes del inicio de la temporada de nieve de invierno durante el año de estudio (1996), la cual duró en forma excepcional sólo 3 meses (4-7 meses sería más normal, Arroyo y col. 1981). Las únicas tres anuales usadas en este experimento fueron capaces de germinar debajo de la nieve, lo cual se comprobó una semana antes del deshielo. Sin embargo, una de ellas, *Microsteris gracilis*, mantiene un porcentaje de semillas viables en la tierra a los 8 meses después de la siembra, indicando una estrategia mixta de germinación-banco semillas. Las especies perennes son relativamente abundantes en este sistema andino y el hecho de que muchas no hayan germinado puede deberse a que las condiciones en este año no hayan sido las adecuadas para su germinación; que las condiciones en las bases de almácigo hayan inducido su muerte antes de ser detectada; o que éstas especies forman banco de semillas.

La formación de bancos de semillas es relativamente frecuente en sistemas alpinos (Amen 1966, Morin y Payette 1988, Chambers 1993, Arroyo y col. 1999, y citas en Cavieres 1999) lo que es interesante en el contexto de la interacción de las semillas con el suelo. En sitios como el del presente estudio donde las pendientes fuertes son una característica del sistema, semillas sin germinar están expuestas a ser lavados cerro abajo si es que no se incorporan al suelo. Por otra parte se ha encontrado que en sistemas alpinos (Morin y Payette 1988) que las semillas que se mantienen viables en el suelo no se encuentran a más de 3 cm de profundidad. Existe por lo tanto una dualidad en la selección de caracteres de los propágulos para su interacción con el suelo: deben evitar la dispersión secundaria y deben evitar enterrarse demasiado.

Por los resultados mostrados en las **Tablas 2.2 y 2.3** se puede concluir que en las anuales de baja altitud (piso I), la fenología de germinación hace que la morfología de las semillas no esté sujeta a presiones del ambiente debido a su desplazamiento en o sobre el suelo. No así las especies de mayores altitudes (pisos II y III) las cuales pueden formar banco de semillas (datos no publicados Arroyo; Arroyo y col. 1999). Las perennes no

germinan o germinan a una tasa muy baja y por lo tanto las semillas pueden pasar a formar parte de un banco de semillas y estar sujetas a movimientos posteriores. Sin embargo al estar enterrado ya no serán tan grandes los movimientos secundarios al menos de existir mucha erosión que remueva las capas de tierra. El formar un banco de semillas asociado a la incorporación protege la semilla y permite explotar la "área segura" en el tiempo.

CONCLUSION

De las 27 especies investigadas para su comportamiento de germinación en terreno sólo 7 germinaron. De éstas, las tres anuales fueron capaces de germinar debajo de la nieve al iniciarse el deshielo y 4 perennes germinaron en forma diferida al completarse la liberación del suelo de la cobertura de nieve o una semana después de este evento. Muchas especies (86%) que no germinaron presentaron propágulos viables en el suelo después de 8 meses en el sitio de estudio.

Capítulo 3: Desplazamiento Sobre el Suelo de algunos tipos de Propágulos.

INTRODUCCIÓN

Se ha demostrado que la **morfología** de los propágulos puede influir en varios procesos del ciclo de vida de la futura planta además de la dispersión. La morfología afecta la impregnación de agua y por lo tanto el éxito de la germinación (Sheldon 1974, Peart 1984). También se ha observado que la morfología de los propágulos se relaciona con la retención e incorporación de éstos a suelos con diferentes texturas (Chambers y col. 1991, Bekker y col. 1998) y con la persistencia de éstos en el suelo (Thompson y col. 1993, Bekker y col. 1998).

La relación entre el mecanismo de dispersión y la morfología de los propágulos ha sido ampliamente discutida en la literatura (recopilación de síndromes de dispersión en van der Pijl, 1982). Al hablar de dispersión se hace mención generalmente a lo que se denomina dispersión primaria, es decir la dispersión desde la planta madre al suelo. Sin embargo, existe otro componente de la dispersión el cual considera los movimientos de los propágulos una vez llegados a un sustrato (generalmente el suelo) llamado **dispersión secundaria** (Fig. 3.1). Pocos trabajos separan estas dos fases en el tiempo (Vander Wall y col 1998, Hoshizaki y col. 1999, Böhning-Gaese y col.1999).

La distancia recorrida y el tipo de sitio alcanzado en ambas fases son diferentes y contribuyen a una dispersión total. Chambers y MacMahon (1994) postularon que la dispersión secundaria es más importante que la primaria debido a que muchas semillas no se mueven muy lejos de su planta madre (curva leptocúrtica, Harper 1977, Kot y col. 1995) y que la dispersión secundaria podría ser responsable de los patrones de distribución observados en comunidades vegetales. Factores abióticos tanto como bióticos son responsables de la modificación de la distribución de los propágulos, tanto en el sentido horizontal como vertical. Entre estas se han descrito el viento, la pendiente, el deshielo, la crioturbación, el escurrimiento de precipitaciones líquidas, la textura del suelo, la actividad animal y la arquitectura de las plantas.

En teoría, las semillas sin estructuras accesorias dispersan a corta distancia de la planta parental, siendo transportadas sobre el suelo hasta encontrar un obstáculo o caer en una depresión (Harper 1977). Stöcklin y Bäumlér (1996) encontraron que propágulos de tamaño distinto y con o sin apéndices de 6 especies alpinas, no dispersaban más allá de 14 cm llegando algunos propágulos más livianos y con mayor apéndice, a mayores distancias. En otro estudio se concluye que las especies dispersadas por viento son afectadas por la velocidad del viento, la altura del propágulo en la planta madre y la eficiencia de la estructura dispersora (Sheldon y Burrows 1973).

Westlaken y Maun (1985) encontraron que la sombra de dispersión radial, para una especie sin estructuras accesorias no es simétrica. Explicaron este hecho por la dirección y la fuerza del viento, la pendiente y la acción de animales. Aun así, la mayoría de las semillas no se dispersaron más allá de un metro alrededor de la planta madre.

La dispersión secundaria para especies alpinas ha sido poco estudiada. Chambers y col. (1991) estudiaron en el Beartooth Plateau en Montana (45°N, 109°30'E) U.S.A. la interacción del sustrato con la morfología de los propágulos (tamaño, apéndices) en una situación donde los principales agentes de dispersión secundaria son el viento y la lluvia. Encontraron que el tamaño del propágulo y la presencia de apéndices influyen en el movimiento horizontal y vertical sobre partículas del sustrato de distinto grosor. Scherff y col. (1994) demostraron el arrastre de semillas de *Ranunculus adoneus* por escurrimiento de agua durante el deshielo sobre una distancia de 10 cm. Van Tooren (1988) demostró en una pendiente no alpina la disminución del arrastre de semillas al aumentar la cobertura vegetal.

En Los Andes, a pesar de una cantidad sustancial de trabajos en fenología, polinización, dispersión y bancos de semillas (Arroyo y col. 1981, Arroyo y col. 1982, Arroyo y col. 1983, Villagrán y col. 1983, Arroyo y col. 1985, Arroyo y col. 1988, Rozzi y col. 1989, Arroyo y Squeo 1990, Rozzi 1990, Simpson y Todzia 1990, Arroyo y col. 1999, Cavieres 1999, Cavieres y Arroyo 1999b, Cavieres y col. 1999), no existen estudios de dispersión secundaria y resulta interesante iniciar una investigación al respecto ya que, a diferencia de otros ecosistemas estudiados las pendientes son un factor importante, lo que

nunca ha sido considerado explícitamente como condición experimental para explicar patrones de distribución local.

Rozzi (1990) midió, en una Papilionaceae, *Anarthrophyllum cumingii* y una Asteraceae, *Chuquiraga oppositifolia*, distancias de dispersión, encontrando para la primera, la cual expulsa explosivamente sus semillas, que la distancia máxima de dispersión fue de 2 metros y para la segunda especie, la cual tiene papus, que éstos caen a una distancia de 0.75 m., pero son arrastradas hasta 1.35 m de la planta madre en 10 días. En este estudio no se menciona el posible efecto de la pendiente en los desplazamientos.

En los Andes mediterráneos la vegetación es de baja estatura con espacios abiertos entre los individuos. Aunque las laderas en el sitio de estudio son abruptas, frecuentemente las piedras presentes están sueltas en la superficie y sujetas al desplazamiento pendiente abajo y por lo tanto no están actuando como trampa de semillas. Todo esto se conjuga para que existan extensas áreas de suelo al descubierto y sin “trampas” de semillas. El arrastre pendiente abajo potencialmente puede estar llevando los propágulos fuera del rango de tolerancia para la germinación o establecimiento de la plántula tanto a nivel del ecotono como a nivel local donde actúa un posible efecto nodriza cercana a la planta madre.

Dada esta inestabilidad del suelo en pendientes andinas y el efecto potenciador que tiene en situaciones de deshielo, escurrimiento de lluvia y de vientos fuertes por la componente vectorial gravedad a favor de la pendiente sobre un objeto que reposa en el suelo, es interesante determinar si los propágulos de especies de plantas andinas presentan algún carácter morfológico que limite el efecto de arrastre.

Producto de observaciones del sistema de estudio, en cuanto a la inestabilidad del sustrato, se elaboró un esquema de factores previsibles e imprevisibles en el tiempo (**Tabla 3.1**), justificando la necesidad de estudiar los fenómenos que pudiesen afectar la dispersión secundaria en dos periodos del año: otoño y primavera, donde la probabilidad de dispersión es mayor. Las estaciones de verano y otoño son muy semejantes entre sí, pero se eligió trabajar en otoño como la estación en la cual se produce la dispersión normalmente.

Fig. 3.1: Modelo de movimiento y destinos de propágulos considerando dispersión primaria y secundaria. Traducido de Chambers y col. 1994.

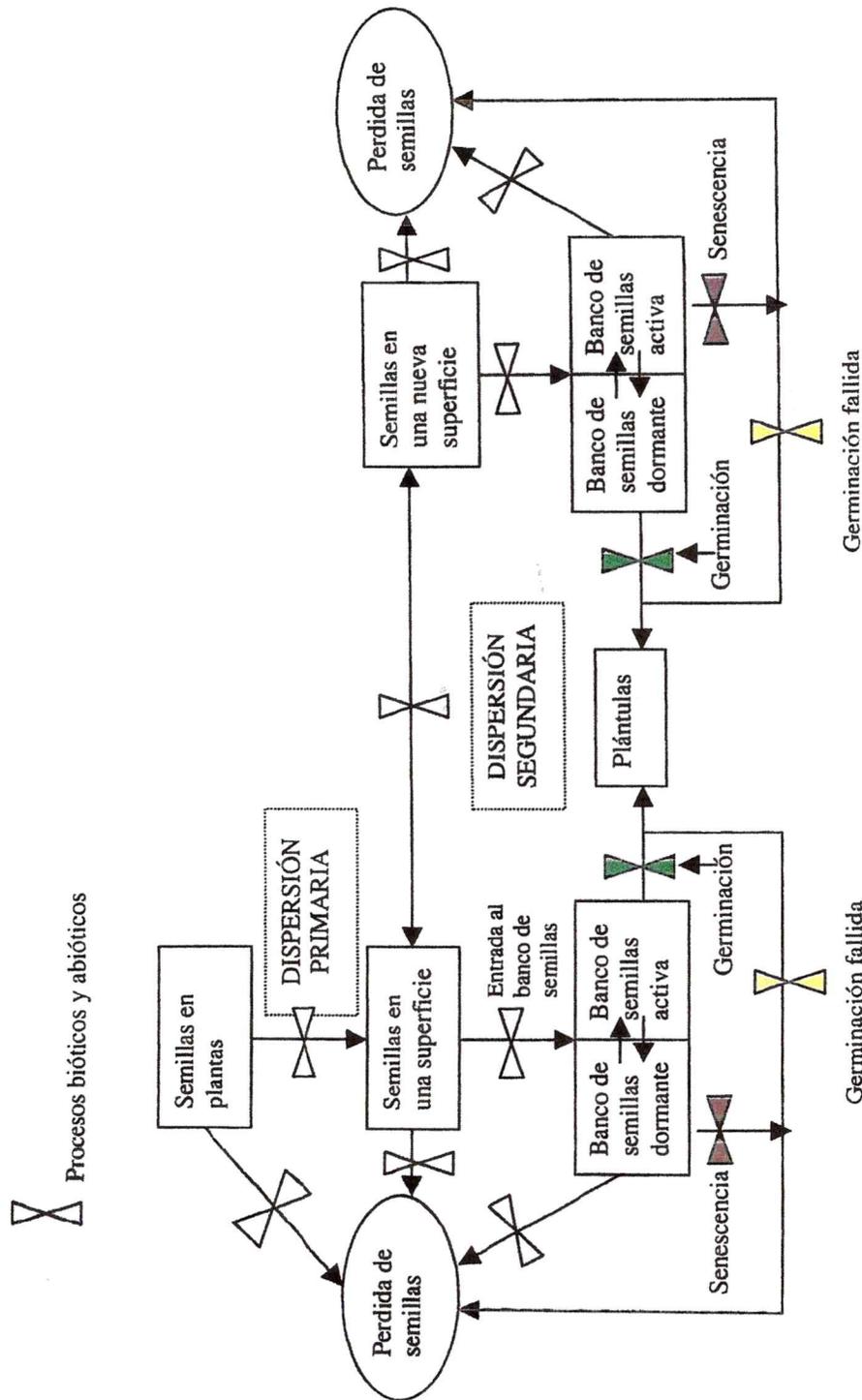


Tabla 3.1 : Factores que influyen en la inestabilidad del sustrato a lo largo del año. A escala local, tomando como modelo el sistema andino en la Cordillera del Cepo del presente estudio. Las cruces indican la intensidad con que actúa el factor. Factores previsibles ocurren en todo el sector todos los años; Factores imprevisibles ocurren en sitios y momentos no conocidos. (+ indica presencia del fenómeno, +++ presencia muy notable).

Factores*	Verano - Otoño	Invierno Nieve continua	Primavera
	Previsibles:		
Viento	+++		+
Lluvia	+		+
Deshielo			+++
Crioturbación	+		+++
Imprevisibles:			
Movimiento de masas	+	+	+++
Acción animal	+		+

* Todos estos factores son afectados por la pendiente, el tipo de sustrato y la cobertura vegetal.

Al considerar propágulos de diferentes especies provenientes del sitio de estudio surgen las siguientes preguntas:

- 1) ¿Cuán variable es la dispersión secundaria de semillas en pendiente entre especies con síndromes de dispersión y sin síndromes de dispersión evidente?
- 2) ¿Cuál es el efecto de la morfología de los propágulos en la magnitud de la dispersión secundaria?
- 3) ¿Cuál es el efecto de la estación del año (otoño y primavera) en la distancia arrastrada (dispersión secundaria) de los propágulos?

Hipótesis:

1) Al establecer contacto con el suelo en pendiente, los propágulos con morfología adaptada a la dispersión a larga distancia (anemócoras) se dispersan más sobre éste que los propágulos sin adaptaciones morfológicas para la dispersión.

2) La posibilidad de desplazamiento horizontal de los propágulos en la superficie del suelo en pendientes andinas estaría asociado, en aquellas especies sin síndrome de dispersión a un conjunto de caracteres morfológicos que reducen la distancia de arrastre de los propágulos en la superficie del suelo.

Objetivos:

1) Evaluar el desplazamiento sobre el suelo de propágulos con y sin morfología relacionado con la dispersión a distancia.

2) Determinar la distancia y la dirección del desplazamiento sobre el suelo de los propágulos sin morfología adaptada a la dispersión después de la dispersión en otoño y durante el deshielo en primavera (cuando existe arrastre).

3) Determinar como caracteres de los propágulos pueden explicar las diferencias de desplazamiento entre especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

1) *Experimento de dispersión secundaria de propágulos con y sin estructuras para la dispersión*

A los 2500 m.s.n.m., a 70°16'15''W y 33°21'50''S se estableció un sitio de trabajo experimental (**Fig. 1.1**). La vegetación corresponde a la transición entre el piso subandino y el piso andino inferior con mezcla de elementos característicos de ambos. Existe una variedad también de texturas de sustratos, desde rocoso en las laderas más fuertes hasta limoso en los sectores más planos. La exposición es Sur-este y la cantidad y duración de nieve corresponde a la encontrada en el rango de alturas propias del piso subandino (capítulo 1).

Se prepararon a principios de otoño 6 pistas (réplicas) de suelo limoso con escasas gravas en una ladera con pendiente aproximadamente de 25° (evitando en lo posible la pseudoreplicación (Hurlbert 1984)) homogeneizando la superficie con rastrillo y compactándola levemente 2 semanas antes de realizar el experimento. En el momento de inicio del experimento se midieron las pendientes en 12 puntos centrados sobre una área de 40 cm hacia abajo y 20 cm de ancho centrado sobre el área donde se retiró posteriormente la tierra (**Fig. 3.2**). Al comparar los valores promedios de las pendientes entre las pistas de experimentación, éstas muestran diferencias estadísticamente significativas ($p = 0,0002$, homogéneo y normal). Sin embargo éstas diferencias presentan escasa relevancia biológica en un sistema natural, ya que se traducen en pendientes promedios que varían desde los 23,2° hasta los 25,4° con varianzas muy pequeñas y con un coeficiente de error inferior al 5%. Por lo tanto, se considera aquí que el factor pendiente no contribuye a la diferencia entre réplicas.

Los propágulos de especies con y sin estructuras que les facilite la dispersión (**Tabla 3.2**,) fueron colectados en verano en el área de estudio y mantenidos a temperatura ambiente en bolsas de papel. Se sembró en la superficie, en una línea de 20 cm de largo perpendicular a la pendiente y demarcando sus extremos con clavos pintados (**Fig. 3.2**),

una mezcla de 25 semillas de cada una de las 9 especies de la Familia Asteraceae (Fig. 3.3), o sea un total de 225 propágulos en cada una de las 6 pistas. Las pistas se dejaron sin malla cobertora para evitar el efecto de ésta en el flujo de aire al nivel del suelo modificando así la dispersión de los propágulos.

Las características de las especies estudiadas y de sus propágulos se enumeran en la **Tabla 3.2** (ver también **Anexos I y III**). Se eligió usar propágulos de una sola familia (Compositae) para minimizar efectos filogenéticos, a pesar de que los diferentes géneros presentes en el sitio del estudio tienen una variada morfología y fenología.

Tabla 3.2: Caracteres biológicos de las especies de Asteraceae usadas en el experimento de arrastre – Otoño 1999. Forma de Vida: An = anual, Hp = hierba perenne. Piso Andino = rango de altitudes donde se encuentra: I = zona vegetacional sub andina (2200-2500 o 2700 m s.n.m.), II = andino inferior (2500 o 2700 – 3100 m), III = andino superior (3100-3600 m). Dispersión: V = dispersado por viento por medio de un papus, SSD = sin síndrome de dispersión al no presentar ni papus ni otra estructura que facilite una dispersión a mayor distancia.

Especie	Forma de Vida	Piso Andino	Síndrome de Dispersión	Comentarios
<i>Chaetanthera euphrasioides</i>	An	I-II	V	Papus caduco y mucílago
<i>Chaetanthera microphylla</i>	An	I	V	Papus permanente y mucílago
<i>Chaetanthera planiseta</i>	An	I	V	Papus caduco y mucílago
<i>Haplopappus schumannii</i>	Hp	I	V	Papus permanente
<i>Madia sativa</i>	An	I	SSD	Sin papus
<i>Nassauvia pinnigera</i>	Hp	III	SSD	Sin papus
<i>Nassauvia pyramidalis</i>	Hp	III	SSD	Sin papus
<i>Senecio davilae</i>	Hp	I	V	Papus caduco
<i>Senecio erucaeformis</i>	Hp	I	V	Papus caduco

Fig. 3.2: Esquema de una pista experimental, nomenclatura del diseño experimental y diseño de las mediciones.

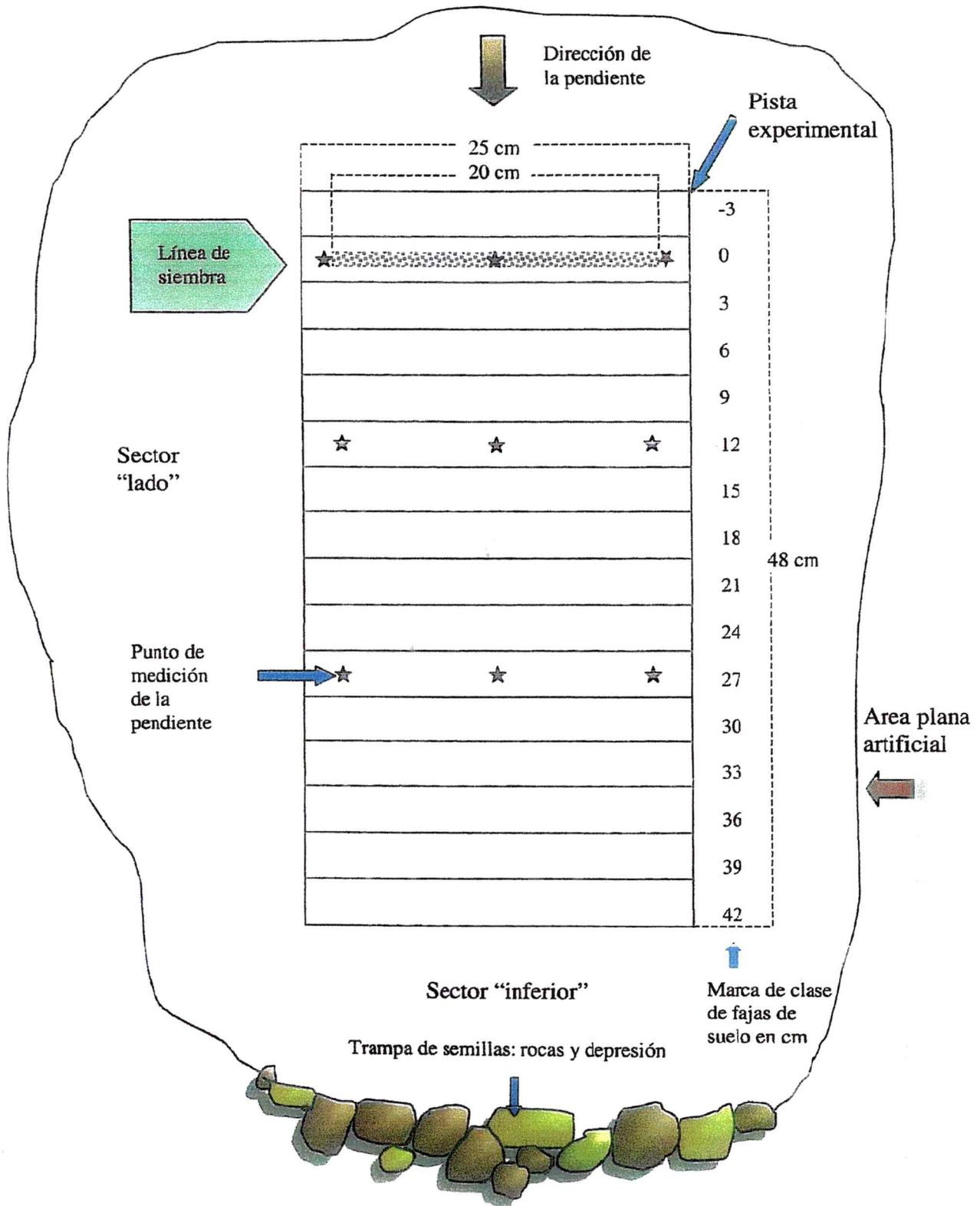
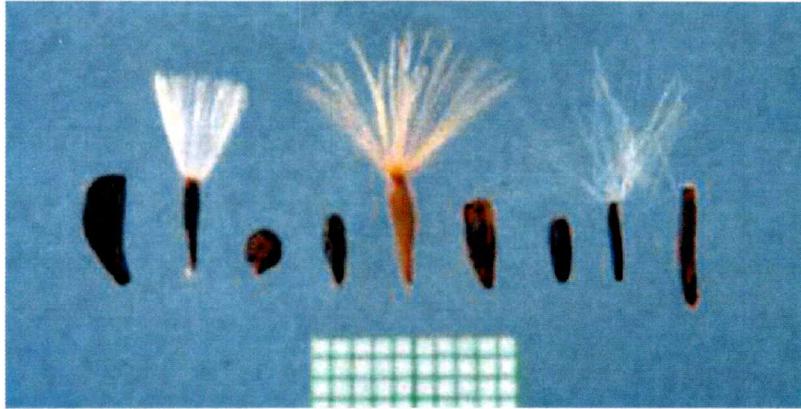


Fig.3.3: Propágulos usados en experimentos de arrastre. De izquierda a derecha: *Madia sativa*, *Chaetanthera microphylla*, *Chaetanthera planiseta*, *Chaetanthera euphrasioides*, *Haplopappus schumanii*, *Nassauvia pyramidalis*, *Nassauvia pinnigera*, *Senecio eruciformis*, *Senecio davilae*. Cuadrante corresponde a un centímetro con graduaciones de 1 milímetro.



Un mes después de la siembra de las semillas se procedió a retirar el suelo de las pistas sacando fajas de suelo de 25 cm de largo por 3 cm de ancho y 3 cm de profundidad (**Fig. 3.2**) mediante una aspiradora portátil de automóvil, a partir del punto donde fueron liberadas las semillas. Se usó 25 cm en vez de 20 cm porque en experimentos preliminares se detectó que la más mínima variación de pendiente a escala de la semilla afecta su trayectoria. Se procedió a retirar 14 fajas de suelo pendiente abajo a intervalos de 3 cm además de una centrada en la línea de liberación (1,5 cm pendiente arriba hasta 1,5 cm pendiente abajo). También se extrajo una faja de suelo pendiente arriba de la línea de liberación (4,5 cm pendiente arriba hasta 1,5 cm pendiente arriba) para controlar la eventual desplazamiento de propágulos pendiente arriba. En total el experimento contemplaba 16 fajas de tierra por réplica. No se retiraron más fajas hacia arriba ya que en un experimento preliminar se detectó una muy baja tasa de movimiento en esta dirección cuando existía pendiente (2% de las semillas fueron encontradas en un área de 20 cm hacia arriba y 60 cm hacia los lados respecto de la línea de siembra). Se analizó adicionalmente el sector más allá de la última faja de suelo hasta el borde del área preparada al igual que se revisó la superficie de la tierra circundante registrando la presencia de propágulos de origen experimental.

En el laboratorio se procedió a secar las muestras de suelo al aire. Se tamizaron las muestras buscando luego en las fracciones obtenidas con lupa estereoscópica para separar los propágulos. Los resultados se expresan en número de propágulos recuperadas por faja de suelo, por especie y por pista (réplica) (**Anexo IV**).

Se analizaron los datos en cuanto a la recuperación total para las especies y las réplicas mediante ANOVA de una vía expresando los datos en proporciones calculados en base al número sembrado y número recuperado verificando la normalidad de éstas y la heterogeneidad de las varianzas. Se realizaron pruebas *a posteriori* de menor diferencia significativa de Fisher (LSD) para encontrar diferencias dentro de los factores.

Luego se analizó la distribución de los propágulos en función de su morfología (con o sin estructuras que medie la dispersión) y la distancia recorrida agrupando las franjas en dos grupos: i) faja superior desde los 3 cm pendiente arriba pasando por la línea de siembra (0 cm) hasta la faja de 15 cm pendiente abajo y ii) fajas desde 18 cm hasta el borde inferior de la pista incluyendo el sector plano fuera de la pista hacia abajo y hacia los lados. Se sumaron las réplicas y se determinó el número relativo de propágulos con o sin estructuras para la dispersión y se determinó la distribución de estos en cuanto a la categoría de distancia de arrastre. Luego se realizó una prueba de proporciones de Student (Sokal y Rohlf, 1995) entre grupos para detectar el efecto de la morfología en la distancia recorrida. Para realizar esta prueba se supone que la proporción de cualquiera de dos estados de la morfología a una distancia determinada tiene igual posibilidad de encontrarse. Se eligió este estadístico más simple ya que por la naturaleza de los datos una ANOVA no es el método más adecuado (numerosos valores cero, valores de n bajo, distribuciones muy diferentes a la normal y heterogeneidad extrema de las varianzas no corregible al transformar los datos, Green 1979).

Para todos los cálculos estadísticos se utilizó el programa "Statistica" 5.0 de StatSoft Inc. Para el cálculo de la prueba de proporciones se generó una fórmula en Excel (Office 97, Microsoft Inc.).

2) *Experimento de dispersión secundaria de propágulos sin estructuras para la dispersión*

Se repitió el experimento solamente con propágulos sin síndrome de dispersión para intentar de diferenciar entre caracteres morfológicos que pueden conferir diferencias en la capacidad de movimiento sobre el suelo. Este experimento se realizó en dos periodos del año, en otoño, el periodo predominantemente seco, y en primavera, durante el deshielo. La metodología para ambos fue la misma con algunas modificaciones necesarias debido a las condiciones de la estación. Los propágulos fueron colectados desde la misma región el verano del año anterior, limpiados cuando correspondía, y conservados a seco en bolsas de papel hasta la fecha del experimento.

a) *Metodología experimental*

La metodología usada para el experimento de arrastre es la misma que la descrita para el experimento anterior. Las especies usadas (**Fig. 3.4, Tabla 3.3**) fueron elegidas por la ausencia de mecanismo de dispersión a larga distancia, la morfología de sus propágulos, su abundancia en el terreno y en parte por ausencia de germinación adelantada (capítulo 4). Se incluyeron, sin embargo, las semillas de *Astragalus arnottianus* aunque la unidad que se dispersa primero es la vaina, *Senecio erucaeformis* sin papus y *Madia sativa* aunque germine tempranamente, por poseer una morfología interesante.

En el experimento de otoño se usaron 10 especies (con la excepción de *Azorella* y *Silene*) y en primavera 11 especies (con la excepción de *Silene*) cuyas características se enumeran en la **Tabla 3.3**.

Fig. 3.4: Dibujos de propágulos de especies usadas en experimentos de arrastre. a) *Alstroemeria pallida*, b) *Astragalus arnottianus*, c) *Convolvulus demissus*, d) *Madia sativa*, e) *Nassauvia pinnigera*, f) *Pozoa coriacea*, g) *Schizanthus hookeri*, h) *Senecio erucaeformis*, i) *Sisyrinchium striatum*, j) *Stachys philippiana*

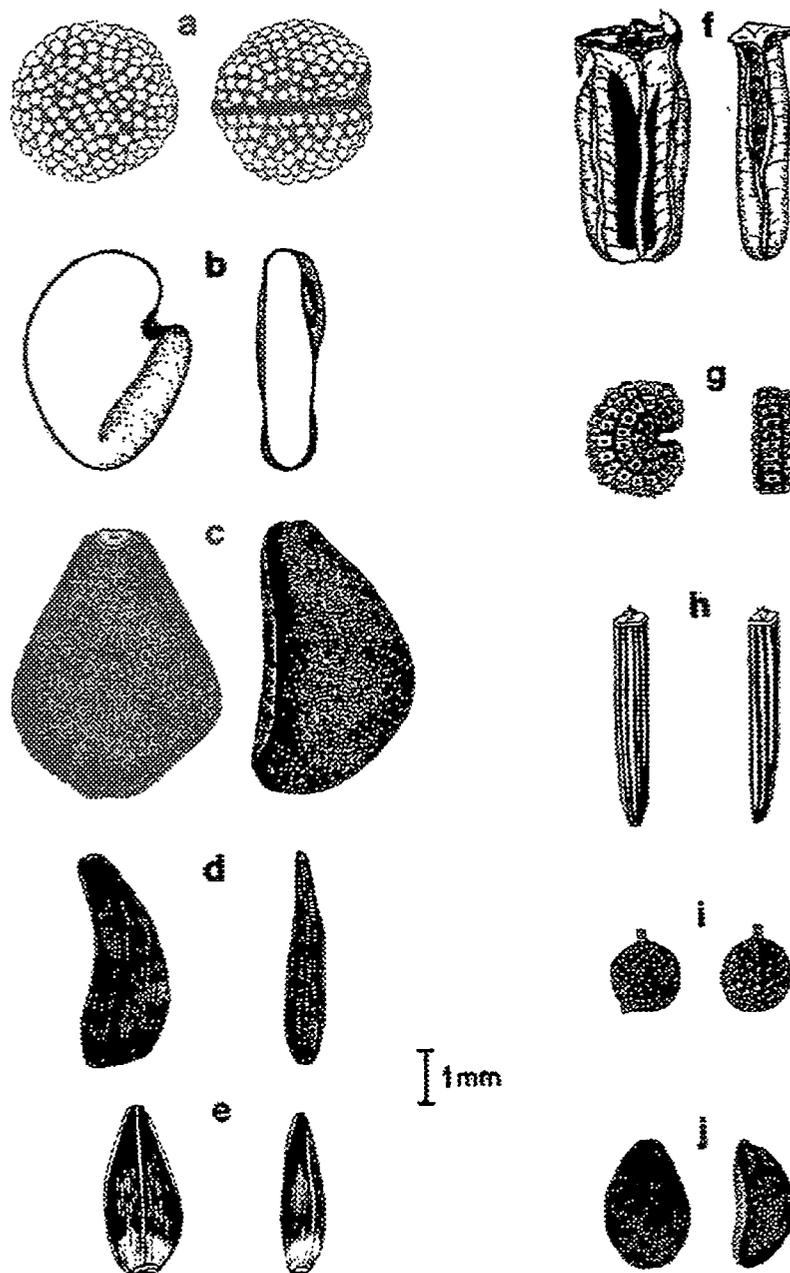


Tabla 3.3: Características biológicas de las especies usadas en los experimentos. Símbolo: letras iniciales de las especies usadas en algunos gráficos. Forma de vida: Geo = geófito, A = hierba anual, Hp = hierba perenne, Coj = hierba perenne en forma de cojín. Piso Andino: I = piso vegetal 2200-2500 o 2700 m s.n.m. según exposición de la ladera, II = 2500, 2700-3100 m, III = 3100-3600 m. Síndrome de dispersión: 1 = semillas caen de la planta al suelo, 2 = semillas son dispersadas antes de caer al suelo.

Espece	Familia	Símbolo	Forma de vida	Piso Andino	Síndrome Dispersión
<i>Alstroemeria pallida</i>	Amaryllidaceae	Ap	Geo	I	1
<i>Astragalus arnottianus</i>	Papilionaceae	Aa	Hp	II	2
<i>Azorella madreporica</i>	Umbelliferae	Am	Coj	III	1
<i>Convolvulus demissus</i>	Convolvulaceae	Cd	Hp	I	1
<i>Madia sativa</i>	Compositae	Ms	A	I	1
<i>Nassauvia pinnigera</i>	Compositae	Np	Hp	III	1
<i>Pozoa coriacea</i>	Umbelliferae	Pc	Hp	II	1
<i>Schizanthus hookeri</i>	Solanaceae	Sh	A	I	1
<i>Senecio erucaeformis</i>	Compositae	Se	Hp	I	2
<i>Silene chilensis</i>	Caryophyllaceae	Sc	Hp	II	1
<i>Sisyrinchium striatum</i>	Iridaceae	Ss	Hp	I	1
<i>Stachys philippiana</i>	Labiatae	Sp	Hp	I	1

En otoño los sitios fueron protegidos contra herbívoros grandes y aves mediante campanas de malla pero en primavera se dejaron sin ellos para evitar una alteración en los patrones de derretimiento de la nieve.

En otoño se sembraron las semillas hacia el principio de la estación (15 febrero 1997). Por problemas logísticos, se sacaron las réplicas en dos grupos: uno al mes (3 réplicas) y otro al mes y medio (3 réplicas) después de la siembra de las semillas según la misma metodología ya descrita. En primavera (19 noviembre 1997) se sembraron aproximadamente dos semanas antes del deshielo, retirando nieve sobre las pistas preparadas en otoño y reemplazándola cuidadosamente de tal forma que se altera al mínimo la compactación de la nieve. Un mes después, habiéndose completado el deshielo, se procedió a retirar las fajas de suelo y a separar los propágulos como descrito anteriormente.

Los resultados se expresan en número de semillas recuperadas por faja de suelo, por especie y por réplica en base al número de semillas sembradas en cada réplica (Anexos V y VI).

La pendiente se midió antes de retirar el experimento ya que es imposible sin perturbar la cobertura de nieve medirla antes. Se tomaron las mediciones en 12 puntos sobre la misma área como se mencionó anteriormente.

b) Caracterización morfológica de los propágulos

- **Largo, ancho, alto y área:** Se fotografiaron 30 propágulos de cada una de las 11 especies que se usaron en estos experimentos en dos posiciones, frontal y lateral, con una cámara fotográfica digital marca Sony montado en un trípode y con fuente de iluminación cuatro lámparas de lupa estereoscópica (Olympus) dispuestas ortogonalmente.

Las imágenes digitales de los propágulos fueron introducidas en un computador (PC, IBM compatible, a 233 Mhz y 64Mb de memoria RAM). Con la ayuda del programa de análisis de imágenes digitales NIH-Image se procedió a la medición, previa calibración espacial, de las variables área, eje mayor y eje menor, tanto por su cara frontal como lateral. La medición de las variables se realizó utilizando una rutina de segmentación interactiva (umbralización) a nivel del histograma de la imagen y utilizando el comando "análisis de partículas". Se definió como cara frontal del propágulo la superficie expuesta de ésta cuando es vertido en una superficie plana y sin pendiente. La cara lateral se definió como la cara perpendicular a la anterior cuando la semilla es girada según su eje mayor. El eje menor del propágulo en posición frontal se llamó el ancho del propágulo y el eje menor de la cara lateral el alto del propágulo.

- **Forma:** Se evaluó en forma cualitativa la forma general del propágulo usando las siguientes categorías (L = largo, An = ancho, Al = alto):
 - 1.- redonda cuando los tres ejes son aproximadamente iguales, $L = An = Al$
 - 2.- plana, cuando el propágulo presentaba su tercer eje (alto) pequeño respecto a los otros dos (largo y ancho) según la fórmula $(L < 2An) \geq An \geq Al$,
 - 3.- ovalada cuando los ejes alto y ancho son semejantes pero más pequeños que el largo y las paredes son redondeadas, $(L < 2An) > An = Al$
 - 4.- alargada cuando el eje largo es muy grande respecto a los otros dos ejes, $(L > 2An) > An \geq Al$.

- **Excentricidad:** Se calculó la excentricidad utilizando el cociente entre el eje mayor y el eje menor de la cara frontal del propágulo. La excentricidad varía desde 1, un círculo perfecto, hasta el infinito (teóricamente), una estructura alargada.
- **Volumen:** Se calculó el volumen multiplicando el área de la cara frontal del propágulo por el eje menor de la cara lateral del propágulo (alto).
- **Peso:** Se evaluó el peso promedio de 16 grupos de 25 propágulos mediante el uso de una balanza analítica (marca Ohaus, error de medición $\pm 0,0002$ grs) y luego dividiendo por el número de propágulos pesados para obtener el peso individual.
- **Textura:** Se evaluó en forma cualitativa la textura de la superficie de los propágulos usando las siguientes categorías:
 - 1.- lisa, cuando la superficie no presenta ninguna rugosidad e incluso puede ser cerosa,
 - 2.- rugosa, cuando presenta reticulaciones, cavidades pequeñas, o otras estructuras sobresalientes.

Determinación de la clasificación dicotómica de caracteres morfométricos para el análisis:

Para los variables Largo, Ancho, Area Frontal, Alto y Volumen se determinó la mediana de los datos (3,25 ; 2,18 ; 7,80; 2,13 y 21,22 respectivamente), usando este valor para objetivamente dividir el conjunto de propágulos en dos grupos (**Tabla 3.4**). Para la excentricidad se aplicó un criterio más biológico basado en la observación de que un propágulo con excentricidad menor a 1,75 presenta una forma ovalada la cual permite que ruede en una superficie lisa levemente inclinada, a diferencia de propágulos con un valor mayor a 1,75 las cuales tienden a girar en una sola dirección o deslizarse. Para dividir los propágulos según el peso se usó un criterio de ordenes de magnitud del peso. De esta forma se agruparon las especies con propágulos $< 0,01$ y $> 0,01$ grs.

Cálculo de un “índice de dispersión”:

Con la información morfológica se elaboró un índice que se llamó « índice de dispersión». El propósito de este índice fue realizar predicciones comunitarias sobre el posible comportamiento de los propágulos según sus caracteres morfológicos y para poder considerar los caracteres morfológicos en su conjunto. Para un estado de un carácter morfológico se le asignó el valor 0 cuando corresponde al estado menos afectado por el arrastre y el valor 1 cuando corresponde al estado con mayor distancia de desplazamiento secundaria. De tal forma cada especie fue calificada según la sumatoria de 9 caracteres y para cada una de dos estaciones consideradas (otoño 1 mes y primavera 1 mes) pudiendo variar desde el valor 0, una especie con menor dispersión secundaria, hasta 18 para una especie con más desplazamiento. Luego se graficaron los índices versus las distancias máximas y las modas de los propágulos de las diferentes especies.

c) Análisis de los datos

Se analizaron los datos mediante ANOVA, verificando la normalidad y la heterogeneidad de las varianzas. Se realizaron pruebas *a posteriori* de menor diferencia significativa de Fisher (LSD) para detectar diferencias entre de los factores. También se verificó el efecto de la pendiente en la recuperabilidad de la totalidad de los propágulos sembrados mediante una correlación de Spearman.

Para responder a la pregunta de cómo las morfologías se distribuyen en función de la distancia de arrastre sobre la superficie en pendiente para las diferentes situaciones experimentales (otoño/primavera) se sumaron las réplicas y se determinó el número relativo de propágulos en los dos estados posibles para un carácter morfológico determinado (**Tabla 3.4**). Se determinó la distribución de estos números por categoría de distancia de arrastre realizado una prueba de Proporciones entre grupos.

Tabla 3.4: Características métricas y descriptivas de los propágulos de las especies usadas en los experimentos. Ver texto para definición de las categorías y Anexo II para desviación estándar. Los colores indican la agrupación dicotómica de las especies para cada carácter. Estos grupos son usados en el análisis de efectos de la morfología en la distancia de dispersión. Textura: 1 = liso, 2 = rugoso. Forma: 1 = redondo, 2 = plano, 3 = ovalado, 4 = alargado. Al dicotomizar los estados de carácter se agruparon redondos con ovalados y planos con alargados.

Especie	Largo	Ancho	Area frontal	Alto	Excentricidad	Volumen	Peso	Textura	Forma
	promedio mm	promedio mm	promedio mm ²	promedio mm	promedio	promedio mm ³	promedio Grs seco		
<i>Alstroemeria pallida</i>	3,39	2,99	7,98	2,97	1,14	23,72	0,0183	2	1
<i>Astragalus arnottiamus</i>	4,48	3,13	11,04	1,45	1,43	15,97	0,0112	1	2
<i>Azorella madreporica</i>	2,99	2,12	4,98	1,06	1,42	5,4	0,0013	2	2
<i>Convolvulus demissus</i>	4,7	3,69	13,65	3,59	1,28	51,01	0,0367	2	3
<i>Madia sativa</i>	4,54	1,86	6,64	1,12	2,47	7,46	0,0039	1	4
<i>Nassauvia pinnigera</i>	3,26	1,1	2,83	0,86	2,98	2,45	0,0011	1	4
<i>Pozoa coriacea</i>	4,86	2,24	8,56	1,63	2,18	13,98	0,0049	2	4
<i>Schizanthus hookeri</i>	1,97	1,57	2,43	1,13	1,26	2,74	0,0017	2	2
<i>Senecio erucaeformis</i>	4,1	0,67	2,15	0,67	6,19	1,43	0,0007	2	4
<i>Silene chilensis</i>	1,85	1,5	2,18	0,88	1,24	1,93	0,0011	2	2
<i>Sisyrinchium striatum</i>	1,64	1,5	1,94	1,5	1,09	3,07	0,0023	2	1
<i>Stachys philippiana</i>	2,52	1,8	3,57	1,39	1,41	4,97	0,0022	1	3

RESULTADOS

1) *Experimento de dispersión secundaria de propágulos con y sin estructuras para la dispersión*

a) Factores que influyen en la recuperabilidad

Se sembraron en total 1350 propágulos; 786 de ellas fueron recuperadas dentro de las pistas con 124 propágulos adicionales recuperados hacia abajo y hacia los lados de la pista (**Anexo IV**). No hubo diferencias de recuperación global de propágulos entre las réplicas (pistas) (**Tabla 3.5**) pero las varianzas en este caso si fueron altas mostrando que muchos factores pueden estar afectando la tasa de pérdida de propágulos. No hubo ingreso de semillas exógenas a las pistas experimentales debido a que ninguna de las especies usadas aquí estaba presente dentro de un radio de 2 m alrededor de cada pista (Marchand y Roach 1980, Chambers 1995) y, por otra parte, nunca se recuperó mayor número de semillas que las sembradas en las pistas.

Al realizar una correlación de Spearman para determinar el grado de interacción entre el grado de la pendiente y la cantidad de propágulos recuperados se encontró que no existía correlación considerando los datos estrictamente dentro de la pista (R Spearman = 0,4286, $p = 0,3965$) ni tampoco al agregar los propágulos colectados en el vecindario de las pistas (R Spearman = 0,2000, $p = 0,7040$). Se puede concluir por lo tanto que diferencias en la pendiente entre pistas no influyó en la recuperabilidad de los propágulos.

Al comparar la recuperación de las especies entre sí se encuentra una diferencia significativa ($p \ll 0,001$, datos Arco seno transformados, homogeneidad de la varianzas 0,0009, normalidad $p < 0,2$ según Kolmogrov-Smirnov). Se observaron (**Tabla 3.6**) básicamente tres grupos de especies, uno de recuperación alto, otro intermedio y un tercero bajo. Es notable que todas las especies con papus se encuentran en las categorías intermedia y baja mientras que todas las especies sin papus se encuentran en la categoría de alta recuperación con la excepción de una. La especie *Chaetanthera planiseta*, que constituye la excepción, presentó recuperación más baja porque es la semilla más difícil

de extraer de las muestras de suelo, por una parte porque es la más pequeña y, por otra, porque al secretar mucílago la tierra se adhiere a su superficie y se confunde con el sustrato.

Tabla 3.5: Valores promedios de las pendientes de las réplicas y porcentaje promedio de recuperación de propágulos asociado a cada réplica. Se excluyen categorías “fuera” y “inferior”.

Tiempo	Pendiente (grados)	% promedio recuperado	SD	N especies
Otoño	23,3 ^a	46,6 ^a	38,4	9
1 mes	25,2 ^{bc}	49,3 ^a	31,9	9
	25,0 ^{bc}	62,7 ^a	31,2	9
	23,2 ^a	62,2 ^a	37,8	9
	24,3 ^{ab}	60,0 ^a	42,5	9
	25,4 ^{bc}	68,0 ^a	35,0	9
Total	24,4	58,1	35,7	54

^{a, b, c} = significativamente distintos en sentido vertical (ANOVA, $\alpha = 0,05$)

Al agregar la porción de tierra debajo de la pista y el área circundante a la pista se observa que para las especies con papus la baja recuperación se debía a una dispersión secundaria a mayor distancia pendiente abajo y hacia los lados, y que para las especies sin papus no aumentó sustancialmente este valor (**Tabla 3.6**). Aún considerando estos propágulos extras, los valores de las especies con papus fue significativamente más bajo que las sin papus, indicando una mayor distancia de dispersión para esta especies, con la excepción de *Chaetanthera microphylla*.

Considerando sólo las semillas recuperadas dentro de las pistas y comparando mediante ANOVA la recuperabilidad global de los dos tipos de propágulos (con y sin papus) respecto a su capacidad dispersora se encuentra una diferencia significativa ($p \ll 0,001$, datos homogéneos $p = 0,0860$ y normalidad de $p < 0,05$ según Kolmogrov-Smirnov, $\alpha = 0,05$) en la recuperabilidad de estas dos morfologías. Al agregar los propágulos recuperados fuera de las pistas sigue siendo significativa esta diferencia ($p \ll 0,001$, homogeneidad $p = 0,0670$, normalidad $p < 0,05$ Kolmogrov-Smirnov, $\alpha = 0,05$).

Tabla 3.6: Porcentaje promedio de recuperación de especies de Asteraceae en experimento de arrastre para área de la pista y para el área de la pista más áreas fuera de ella (ver texto). (N = 150 propágulos por cada especie).

Especie	Pistas		Pistas + Areas externas	
	% promedio recuperado	SD (N = 6)	% promedio recuperado	SD (N = 6)
Con papus				
<i>Chaetanthera microphylla</i>	35,3 ^b	8,5	82,4 ^a	7,2
<i>Haplopappus schumannii</i>	14,0 ^c	10,0	47,3 ^b	10,6
<i>Senecio eruciformis</i>	2,7 ^c	2,1	4,0 ^c	2,5
Sin papus				
<i>Chaetanthera euphrasioides</i> *	86,7 ^a	7,4	86,7 ^a	7,4
<i>Chaetanthera planiseta</i> *	52,7 ^b	20,1	52,7 ^b	20,1
<i>Madia sativa</i>	83,3 ^a	14,2	84,7 ^a	15,0
<i>Nassauvia pinnigera</i>	73,3 ^a	35,9	74,0 ^a	35,6
<i>Nassauvia pyramidalis</i>	86,0 ^a	22,9	86,0 ^a	22,9
<i>Senecio davilae</i> *	89,3 ^a	7,4	89,3 ^a	7,4

^{a, b, c} = significativamente distintos (ANOVA, datos transformados, $\alpha = 0,05$),

* especies usadas con papus removido.

b) análisis del efecto de la morfología en la distancia recorrida por el propágulo

Al analizar con la prueba de proporciones de Student la distribución de las morfologías (con y sin papus) respecto a las dos categorías de distancia (desde 3 cm pendiente arriba hasta 15 cm pendiente abajo y desde 18 cm pendiente abajo hasta el borde de la pista pendiente abajo) se encuentra que la diferencia es significativa ($p \ll 0,001$) indicando que el comportamiento de propágulos con papus y sin papus es notoriamente diferente: Los propágulos con papus se dispersan lejos del lugar de contacto con el suelo, y los sin papus se mantienen mayoritariamente dentro de un rango de 15 cm pendiente abajo desde el punto de primer contacto con el suelo, y solo excepcionalmente se mueven pendiente arriba (un solo propágulo en este caso). En cuanto al movimiento pendiente arriba de propágulos con papus en ningún caso este número excedió el 5% de los sembrados.

2) Experimento de dispersión secundaria de propágulos sin estructuras para la dispersión

a) Factores que influyen en la recuperabilidad

De un total de 1650 propágulos de las diez diferentes especies sembrados en otoño se pudo recuperar 1303. Sin embargo, se analizarán solo el destino de 644 de ellos (de 825 sembrados) ya que algunas réplicas sufrieron daño en terreno o porque se eliminaron del análisis por problemas estadísticos (**Anexo V**). No se detectó contaminación exógena de propágulos pero se detectó granivoría en algunas réplicas. En primavera se sembraron 1325 propágulos de los cuales se recuperaron 953 (**Anexo VI**) y aquí también se detectó granivoría en algunas réplicas para las especies *Madia sativa*, *Nassauvia pinnigera* y *Senecio eruciformis*.

Globalmente la recuperación promedio de propágulos entre tiempos experimentales (otoño 1 mes y primavera 1 mes), no presenta diferencia significativa ($F = 0,3708$, $p = 0,5649$) indicando que eventuales diferencias entre especies no se debe a una recuperación diferencial.

No existe relación entre el grado de la pendiente de cada pista y el porcentaje de propágulos recuperados considerando los dos tiempos experimentales (correlación de Spearman: $R = 0,2381$, $p = 0,5702$, n.s.).

El grado de recuperación de las especies entre los experimentos no fue en significativa (**Tabla 3.7**). *Madia sativa* presentó una muy baja recuperación en otoño (1 mes) debido a que en una sola pista ocurrió granivoría de sus propágulos. En primavera igualmente ocurrió granivoría. Esto se pudo determinar por restos de semillas encontrados en el sitio y también en una ocasión observación directa. *Senecio eruciformis* fue muy poco recuperado en primavera y se piensa que estas semillas son más frágiles a la acción del agua, en ausencia de condiciones adecuadas para la germinación, perdiendo rápidamente viabilidad haciéndolos irreconocibles, o siendo lavados fuera del área de recuperación.

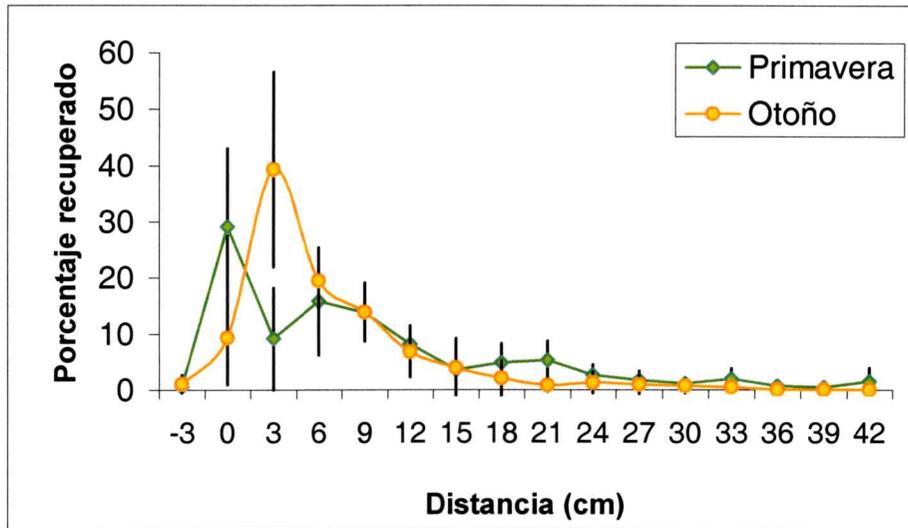
Tabla 3.7: Comparación del porcentaje promedio de propágulos recuperados entre los tres tiempos del experimento y por especie.

Especie	Otoño 1 mes % promedio recuperado (SD; N = 3)	Primavera 1 mes % promedio recuperado (SD; N = 5)	<i>p</i>
<i>Alstroemeria pallida</i>	97,33 (4,62)	93,60 (3,58)	0,2437
<i>Astragalus arnottianus</i>	96 (4,00)	97,60 (3,58)	0,5778
<i>Convolvulus demissus</i>	98,67 (2,31)	96,80 (3,35)	0,4327
<i>Madia sativa</i>	65,33 (53,12)	16,80 (19,06)	0,1015
<i>Nassauvia pinnigera</i>	65,33 (56,62)	46,40 (30,80)	0,5528
<i>Pozoa coriacea</i>	82,67 (18,04)	92,80 (3,35)	0,2449
<i>Schizanthus hookeri</i>	80 (13,86)	90,40 (6,07)	0,1809
<i>Senecio erucaeformis</i>	58,67 (48,22)	12,00 (14,97)	0,0803
<i>Sisyrinchium striatum</i>	93,33 (11,55)	92,80 (5,22)	0,9295
<i>Stachys philippiana</i>	82,67 (19,73)	73,33 (11,55)*	0,5185

ANOVA, $\alpha = 0,05$, leído en sentido horizontal. * N = 3

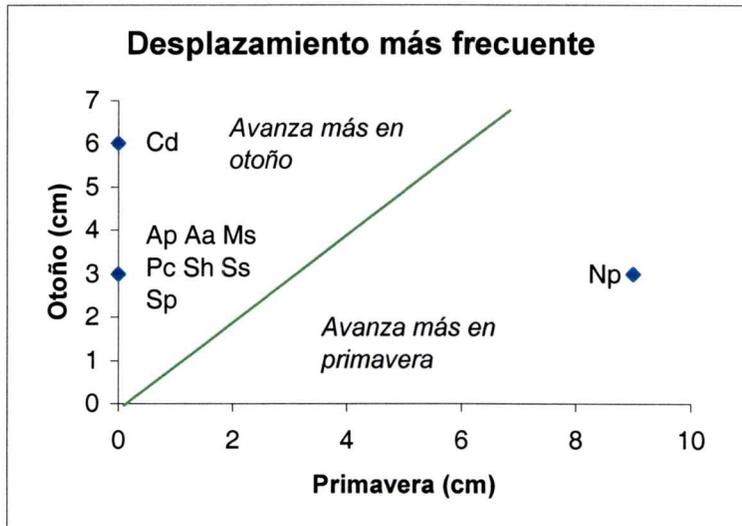
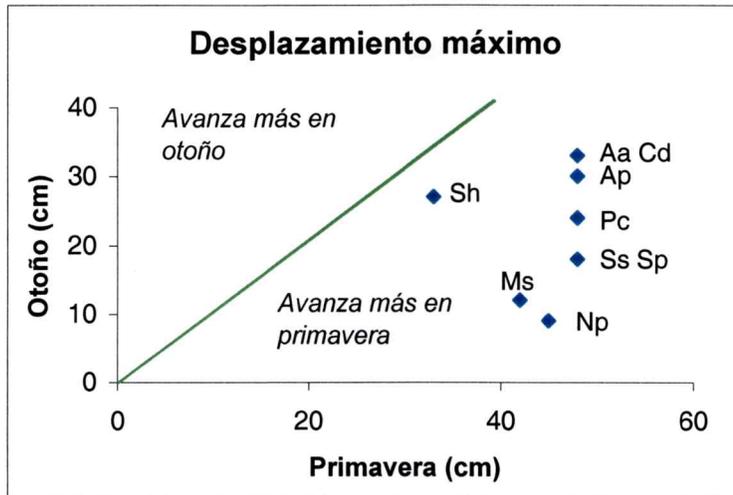
La recuperación de los propágulos en función de la distancia varió entre los -3 cm, o sea hasta los 3 cm pendiente arriba (solo en el 1.5% de los casos), hasta las 33 cm en otoño y las 42 cm en primavera (Fig. 3.5). Las modas de las curvas se encuentra a los 3 cm en otoño y a los 0 cm en primavera. La curva de primavera, además de presentar una cola mucho más larga, presenta dos modas, la segunda a los 6 cm. La forma en general corresponde a curvas leptokurticas. El 95,4% y 78.0% de los propágulos en otoño y e primavera respectivamente se encuentran hasta los 15 cm de distancia en la parte gruesa de la distribución (kernel). La recuperación de propágulos en cada categoría de distancia respecto a la estación del año no son significativamente diferentes excepto para los 3 cm ($F = 7.2051$, $p = 0.0162$).

Fig. 3.5: Recuperación de los propágulos en otoño y primavera en función de la distancia.



Al comparar las distancias máximas de arrastre entre otoño y primavera, todas las especies experimentaron más movimiento absoluto en primavera que en otoño (**Fig. 3.6A**). Sin embargo al considerar las modas más altas de desplazamiento (distancias más frecuentes alcanzadas) se constata que efectivamente la mayoría de las especies son fuertemente retenidas en primavera (**Fig. 3.6B**) con la excepción de *Nassauvia pinnigera* (Np). Además especies con propágulos grandes en general presentaron una distancia máxima mayor al considerar otoño y primavera juntos.

Fig. 3.6: Comparación de valores de desplazamiento máximo y más frecuente entre primavera y otoño 1 mes. Las especies se abrevian con sus iniciales (ver **Tabla 2.3**). Especies en rojo tienen propágulos “grandes”. El desplazamiento máximo se refiere a los valores máximos de desplazamiento medidos y el desplazamiento más frecuente se refiere a las modas de desplazamiento.



b) análisis del efecto de la morfología en la distancia recorrida por el propágulo:

El análisis mediante la prueba de proporciones de la distribución de las morfologías en las dos categorías de distancia (< 15 cm y > 15 cm) arrojó los siguientes resultados (**Tabla 3.8**):

i) En cuanto al volumen, el peso, área, alto, ancho y la forma, en las dos estaciones, los que menos se dispersaron fueron propágulos pequeños, livianos, de área frontal baja, de poco alto, de poco ancho y de forma aplanado y alargado.

ii) En cuanto a la excentricidad y el largo, las tendencias son a que los propágulos excéntricos y cortos se dispersan menos, pero esta tendencia no fue siempre significativa. La excentricidad perdió importancia en el periodo más húmedo como durante el deshielo en primavera. El largo en cambio pareciera no tener mucha importancia en el periodo más seco (otoño 1 mes) ya que no se detectó una tendencia significativa. Lo sorprendente es que según estos resultados, el largo no es el componente de la excentricidad que le confiere sus características de desplazamiento. Sus tendencias son opuestas: los propágulos excéntricos pero cortos no se desplazan en las tres situaciones experimentales, mientras los excéntricos pero largos se desplazan, pero con grados de significancia opuestas.

iii) En cuanto a la textura, ésta pareciera ser más importante en otoño. En primavera la tendencia incluso se revierte, siendo los menos dispersados los propágulos rugosos, pero esta tendencia no fue significativa.

Tabla 3.8: Tendencias de predominancia de estados de caracteres morfológicos de propágulos como función de la distancia de desplazamiento en el suelo y estación del año. Z_c : el resultado de la prueba de proporciones con $\alpha = 0,05$. Los Z_c significativos destacados con cursiva. En letras mayúsculas los estados de carácter cuya tendencia a la categoría de distancia desplazada es significativa.

Carácter	Experimento	Estado de Carácter por Categoría de distancia		Prueba de Proporciones Z_c
		<15 cm	>15 cm	
Peso (= Ancho)*	Otoño 1 mes	LIVIANOS	PESADOS	<i>3,04</i>
	Primavera	LIVIANOS	PESADOS	<i>4,70</i>
Volumen (= Alto)*	Otoño 1 mes	PEQUEÑOS	GRANDES	<i>4,45</i>
	Primavera	PEQUEÑOS	GRANDES	<i>6,70</i>
Área	Otoño 1 mes	BAJA	GRANDE	<i>2,60</i>
	Primavera	BAJA	GRANDE	<i>3,38</i>
Forma	Otoño 1 mes	APLANADOS	REDONDOS	<i>2,64</i>
	Primavera	APLANADOS	REDONDOS	<i>4,76</i>
Excentricidad	Otoño 1 mes	EXCENTRICO	NO EXCENTRICO	<i>2,79</i>
	Primavera	excéntrico	no excéntrico	<i>1,28</i>
Largo	Otoño 1 mes	corto	largo	<i>0,10</i>
	Primavera	CORTO	LARGO	<i>3,49</i>
Textura	Otoño 1 mes	LISO	RUGOSO	<i>2,82</i>
	Primavera	rugoso	liso	<i>0,19</i>

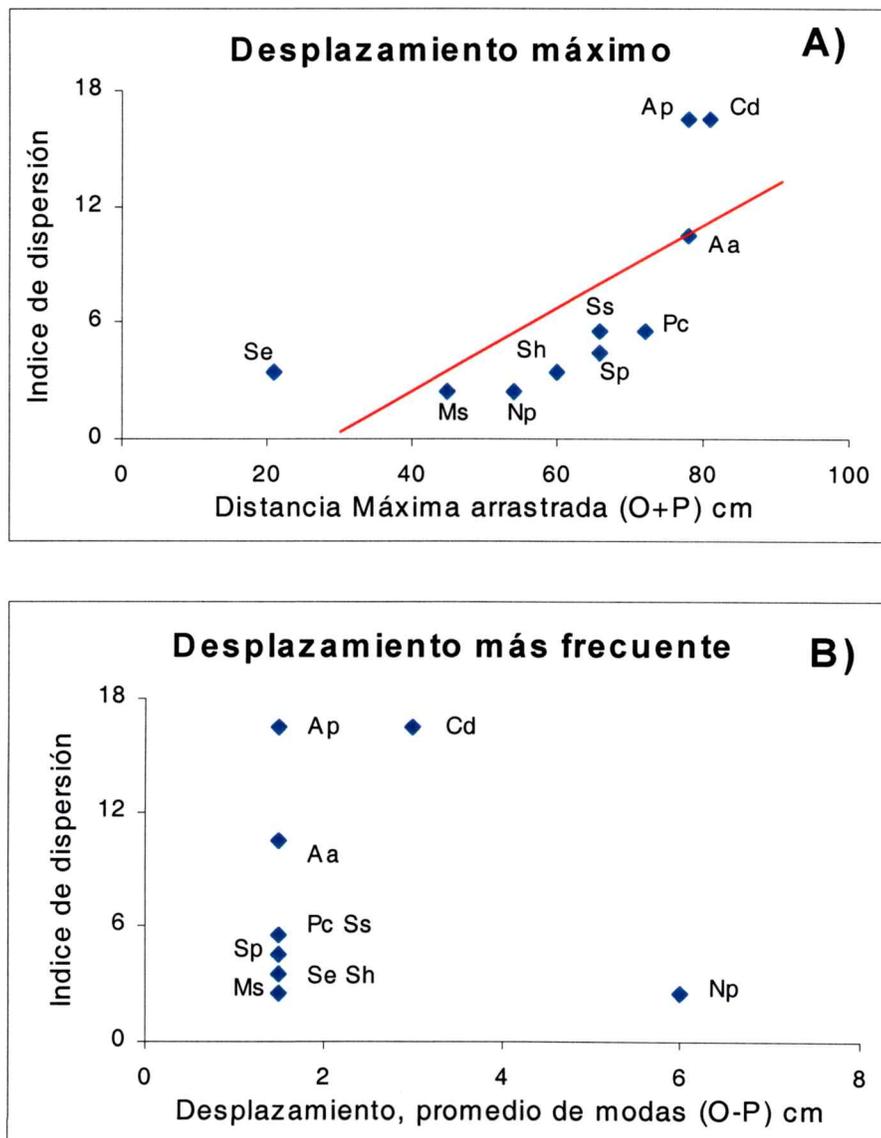
* Ver **Tabla 3.4**

Para el cálculo del Índice de Dispersión los estados de carácter que predominantemente no contribuyeron al desplazamiento de los propágulos en otoño (pequeños, de altura baja, livianos, de poco ancho, altura y largo, de área frontal baja, aplanados, excéntricos y lisos) se les asignó el valor "0". En primavera se encontraron las mismas tendencias con la excepción del carácter textura. Para cada caso, al estado de carácter que más promovió el arrastre se le asignó el valor "1". Además los caracteres que no presentaron una tendencia significativa se les asignó el valor 0,5 a cada uno de los dos estados del carácter. De este modo para las 10 especies usadas en los tres experimentos el Índice de dispersión varió entre 2,5 y 16,5. Hubo especies

teoréticamente muy capaces de dispersión secundaria y especies con propágulos intermedias y especies con propágulos poco dispersables

Al considerar la distancia máxima arrastrada sumada entre otoño y primavera para un periodo de un mes en cuanto a su índice de dispersión se observó que existe una correlación significativa ($p \ll 0,001$) (**Fig. 3.7A**). Esto permite concluir que los caracteres considerados en forma independiente en el análisis anterior son aditivos. Al considerar el promedio de las modas de arrastre de otoño y primavera no existió esta relación ($p = 0,8475$) (**Fig. 3.7B**).

Fig. 3.7: Comparación del comportamiento de los propágulos según su índice de dispersión respecto a la distancia máxima y la moda mayor arrastrada pendiente abajo. Índice de Spearman: A) $R = 0,9259$, $p \ll 0,001$, significativo, B) $R = -0,07$, $p = 0,8475$, n.s. Ver **Tabla 2.3** para simbología.



DISCUSION

1) Propágulos con y sin estructuras para la dispersión.

Existe una notoria diferencia en la dispersión secundaria de especies con y sin estructuras para la dispersión. Las especies con papus dependerían mucho menos del ambiente materno ya que, por el viento en la superficie del suelo, éstas pueden ser dispersadas en cualquier dirección hasta encontrar pequeñas depresiones, materia orgánica, rocas o otras plantas, que en general presentan un microclima más favorable para la germinación (Sheldon 1974, van Tooren 1988, Körner 1999). Por lo tanto, el componente horizontal de la dispersión secundaria para estas especies es importante. Para las especies sin papus, dadas las condiciones del presente sistema de estudio, la probabilidad de encontrar un micrositio adecuado sería menor y por lo tanto la morfología del propágulo y su interacción con el suelo serían más importantes. De hecho en el presente estudio ninguno de los propágulos sin papus se encontraron hacia los lados, fuera de la pista experimental. Todos se movieron pendiente abajo poniendo en evidencia la importancia de la pendiente para la dispersión secundaria de estas especies.

La existencia de propágulos con mucílago, como es el caso de algunas plantas anuales como *Chaetanthera euphrasioides*, *C. microphylla* y *C. plantiseta*, pone en evidencia una dualidad en los síndromes de dispersión. En el caso de algunas de las especies de Asteraceae estudiadas acá, el papus promueve la dispersión y el mucílago la limita. Es una clara demostración de la cautela con que se deben de utilizar los síndromes ya que en este caso la producción de mucílago probablemente se relaciona con las condiciones de germinación, permitiendo la retención de un mayor volumen de agua, además de crear una superficie de adherencia y de resistencia para la penetración de la radícula de la plántula durante su germinación.

Es interesante notar que existen especies de Asteraceae con papus caduco, o sea un papus muy frágil el cual empieza a caer apenas el aquenio entra en contacto con el suelo. Estas especies dependerán mucho de la interacción del propágulo con el suelo al igual que las especies sin estructuras para dispersar. Se ha investigado y documentado la función del

papus en los pasos previos a la germinación (Sheldon 1974) pero nunca se ha discutido la posible función de un papus caduco. También existen especies de Asteraceae carentes de papus en el sistema y es notable que dos de éstas, ambas del género *Nassauvia*, crecen a las mayores altitudes. La interpretación ecológica de la existencia de este carácter es ambiguo. Cavieres y col. (1998) no encontraron efecto de nodriza a mayores altitudes en este sitio de los Andes lo que excluiría la interpretación adaptativa de la ausencia de estructuras que promueven la dispersión a este fenómeno. La tercera especie, *Madia sativa*, crece a altura menor, es una anual y es particular por sus semillas de las cuales se puede extraer aceite y posiblemente fue cultivada (Zardini 1992).

Stöcklin y Bäumlér (1996) usando trampas de semillas para determinar las distancias de dispersión a partir de plantas fuente se encontró que la gran mayoría, tanto especies con y sin estructuras para la dispersión, no dispersó más allá de 50 cm de su fuente. Sin embargo, en otro experimento donde las trampas de semillas estaban dispuestas entre la vegetación, especies con estructuras para la dispersión llegaron a distancias grandes (hasta 100m) y la mitad de las especies (6) sin estructuras para la dispersión se encontraron en trampas de semillas entre 4 hasta 40 m de distancia de la posible planta fuente más cercana. Una conclusión importante del estudio de Stöcklin y Bäumlér (1996) es la magnitud del fenómeno de dispersión por azar (chance dispersal). En el sistema andino de este trabajo no se evaluó el posible efecto de la dispersión por azar, pero dado la amplia distribución de la mayoría de las especies por todo el sistema, parece obvio que estos eventos de dispersión son lo suficientemente comunes como para permitir la diversificación del sistema en cuanto a riqueza en especies.

En un trabajo reciente de Chambers (2000) propágulos sin estructuras para la dispersión, que sean pequeños o pesados, no se redistribuyeron sobre diferentes tipos de superficies del suelo. Otros tipos de propágulos, por ejemplo con alas, papus, mucilago y ganchos se redistribuyeron en la superficie principalmente por la acción del viento.

2) Comparación de propágulos sin estructuras para la dispersión

La tasa de recuperación en los experimentos de desplazamiento sobre el suelo es dependiente del sitio debido a la acción heterogénea en el espacio de animales pequeños tanto por su pisoteo como a través de la granivoría. En el año del presente estudio aumentaron notoriamente las poblaciones de roedores, lagartijas y aves. Una réplica en particular fue fuertemente afectada, la tercera pista en el tiempo otoño 1 mes desapareciendo en forma notoria las siguientes especies: *Madia sativa*, *Nassauvia pinnigera* y *Senecio erucaeformis* (Anexo V). La textura del suelo también influye en el desplazamiento de los propágulos. En el sitio de estudio y en el sector en general, el suelo esta compuesto por rocas y gravas en descomposición y una arcilla fina casi sin categorías de suelo intermediarias. La textura del suelo se modifica con las condiciones de humedad en el sentido que el suelo seco es un polvillo fino y suelto, mientras que el suelo húmedo es resbaloso y pegajoso típico de arcillas.

A pesar de estas fuentes de variación, fue posible comprobar que: propágulos grandes, de área frontal alto, largos, no excéntricos, rugosos, redondos y pesados tienden a desplazarse más fácilmente pendiente abajo, tanto en otoño como en primavera, que en comparación a propágulos con los caracteres opuestos.

El hecho que la excentricidad y el largo del propágulo presenten un resultado tan contra intuitivo respecto a las tendencias de desplazamiento (Tabla 3.8) se puede explicar por su interacción con los otros caracteres: un propágulo excéntrico pero corto también es pequeño, probablemente liviano, con área frontal baja y de forma aplanada o alargada. Todos estos caracteres de una forma o otra están relacionados entre sí. El único carácter estudiado aquí que es (aparentemente) independiente de las demás, es la textura. Es interesante notar la inversión de tendencias de desplazamiento de los propágulos respecto a la textura de su superficie. En condiciones relativamente secas (otoño), las lisas son retenidas y los rugosos se desplazan. En condiciones húmedas (primavera), las lisas son las que se desplazan. En este estudio no se encontró una tendencia significativa para la primavera, pero esto puede ser por la alta depredación que sufrieron las especies con propágulos lisos. La textura lisa posiblemente esta conectado con un síndrome de

hidrocoría. Es notable el caso de *Nassuavia pinnigera* (Np) (**Fig. 3.6**) una especie que por su índice de dispersión bajo debería desplazarse poco. El hecho que el propágulo sea pequeño, liso y plano facilita su arrastre por agua durante el deshielo a diferencia de propágulos con otras combinaciones de caracteres los cuales tienden a pegarse al suelo. Es la combinación de los caracteres la cual en último término determina el comportamiento del propágulo (**Fig. 3.6**). También se puede concluir que dentro del contexto de la dispersión azarosa, las condiciones en primavera son más conducentes a este tipo de dispersión ya que el desplazamiento máximo se produce en esta estación para todas las especies.

De la observación de las tendencias de desplazamiento se concluye que los caracteres más útiles para una descripción de la dinámica de la dispersión secundaria serán el peso, la forma y la textura. Esto es parcialmente de acuerdo con Bekker y col. (1998) quienes encontraron una interacción entre la masa y la forma con la profundidad de incorporación.

Chambers y col. (1991) encontraron que por la tasa de pérdida de propágulos en sus experimentos de incorporación de propágulos al suelo, los caracteres que más afectan al desplazamiento horizontal en suelos finos son el largo, el área y la excentricidad. En este estudio se encontró la misma tendencia, excepto por la excentricidad, siendo esta morfología la menos arrastrada en pendientes en otoño y sólo moderadamente arrastrada en primavera. Sin embargo a diferencia del presente sistema, el sitio de estudio de Chambers y col. (1991) se realizó en un plateau (Beartooth Plateau) de poca pendiente.

Al analizar el desplazamiento de los propágulos en cuanto a su distancia máxima y modal (**Fig. 3.7**), el Índice de dispersión basado en los patrones observados para este grupo de especies, es predictivo sólo para la distancia máxima pero no para la moda, por lo menos a este nivel de análisis. La moda en general se encuentra muy cercana a la línea de siembra de los propágulos y no se diferencian lo suficientemente entre las especies. Es importante destacar que en este experimento local aparecen las mismas tendencias descritas en la literatura, la distribución es esencialmente leptocúrtica (**Anexos IV, V, VI**) con la gran mayoría de los propágulos cercanos al punto de liberación (1,5 cm promedio en **Fig. 3.7B**) y una cola conteniendo uno o varios

propágulos los cuales se escapan considerablemente del entorno inmediato del punto de liberación (**Fig. 3.7A**).

Cada vez más en la literatura actual se discute el efecto de la cola gruesa de la distribución leptocúrtica de la sombra de dispersión de propágulos (fat-tailed dispersal kernels) (Kot y col. 1996, Clark 1998, Clark y col. 1999, Neubert y Caswell 2000, Cain y col. 2000). Esto cobra importancia en las teorías de colonización y migraciones frente al cambio global. Durante el Holoceno después de la retirada de los glaciares, especies de plantas fueron capaces de migrar centenares y hasta miles de kilómetros (Cain y col. 1998, Clark 1998) y la gran interrogante siempre ha sido cómo son capaces de migrar tan lejos en tan poco tiempo con tan cortas distancias de dispersión. Poco a poco, con datos experimentales unidos a modelos de dispersión se ha podido determinar que los eventos azarosas de dispersión (ver Cain y col 2000 para algunos mecanismos) son lo suficientemente frecuentes como para permitir invasiones o migraciones rápidas (Wilkinson 1997, Clark 1998).

3) Consecuencias biológicas de la dispersión a corta y a larga distancia

En el ecosistema andino, donde las condiciones abióticas son relativamente difíciles (relativamente ya que las especies presentes están adaptadas a estas condiciones según Körner 1999), las consecuencias de la dispersión a corta y larga distancia son diferentes. Todos los propágulos, en un lapso de un mes, no se dispersan sobre distancias muy grandes, la mayoría queda dentro de un radio de 15 cm. Esto implica para los propágulos una mayor presión de depredación (mientras más concentrados, más fácilmente los detecta un granivoro), para las plántulas una mayor competencia y un mayor riesgo de herbivoría o de contagio por algún pathogeno. Sin embargo, también puede significar protección de parte de la planta madre o mantención del propágulo en condiciones ya probadas por la planta madre cuando la dispersión primaria es reducida y por ende existe una mayor sobrevivencia.

Por el otro lado los pocos propágulos que se dispersan más allá de los 15 cm, la mayoría lo hace pendiente abajo. La germinación de las especies usadas en estos

experimentos no se produce inmediatamente después del deshielo, sino que requieren de más de una estación en el terreno para romper su dormancia. Un mes no es representativo de todos los sucesos a lo largo de una temporada para un propágulo. Si suponemos que la dispersión ocurre en febrero, que las condiciones de otoño se prolongan hasta abril (3 meses), que en invierno debajo de la nieve no se desplaza el propágulo, y que las condiciones de deshielo en primavera solo existen por un mes culminando con la germinación, podemos calcular en base a los resultados obtenidos en estos experimentos que por ejemplo propágulos de *Convolvulus demissus* se desplazarán un máximo de 150 cm (3×30 cm + 1×48 cm, o 3 meses movimiento tipo otoño más 1 mes movimiento tipo primavera) y el gran volumen de ellos (valor de la moda) se desplazarán en unos 18 cm (3×6 cm + 1×0 cm). Esta es la especie que más muestra desplazamiento en la superficie del suelo. La especie que tendrá menor desplazamiento de sus propágulos es *Senecio eruciformis*: máximo 50 cm y moda en 9 cm. Sin embargo, si se supone que una especie presenta semillas dormantes y que estas no germinarán sino hasta la siguiente primavera, esta distancia podría llegar a los 4 metros para una especie como *Convolvulus demissus*, o más conservador (usando la moda de desplazamiento), hasta los 54 cm. *Senecio eruciformis* en cambio tendría un máximo de 51 cm y una moda de 9 cm. Estos cálculos suponen que no existen obstáculos en el desplazamiento pendiente abajo y que en ningún momento se incorporan los propágulos al suelo. Estas dos situaciones extremas implican que las poblaciones tienen un gran potencial de migración pendiente abajo y en ausencia de dispersión azarosa (llevando los propágulos a otros destinos incluyendo pendiente arriba, por eventos fortuitos como temporales de viento o transporte en el barro adherido a patas de animales) la estructura ética de la población en una pendiente debería ser: individuos más antiguos a mayores alturas e individuos más jóvenes a alturas menores. El hecho que tal estructuración no se observa indica que la dispersión azarosa debe ser un fenómeno lo suficientemente importante como para oscurecer tal distribución ética.

CONCLUSION

Las especies cuyos propágulos presentaban apéndices para la dispersión a larga distancia, en este caso papus, se dispersaron a mayor distancia sobre el suelo que los propágulos de las especies sin éstos apendices. Por lo tanto, las que no presentaban apéndices son más dependientes de su interacción con el suelo para potenciar o impedir cualquier tipo de arrastre sobre la superficie del suelo o incorporación a éste. Estas conclusiones estan de acuerdo con la literatura.

La morfología de los propágulos sin estructuras que promueven la dispersión primaria influye en la magnitud de la dispersión secundaria sobre el suelo en pendientes. Los propágulos livianos, pequeños, de área frontal baja, aplanados, excéntricos y cortos son los que menos se desplazan tanto en otoño como en primavera. Se observó un comportamiento dual para la textura de los propágulos ya que en otoño los lisos son los menos arrastrados y en primavera la tendencia se revierte aunque no es significativa. Estas conclusiones no siempre concuerdan con datos de la literatura.

Las distancias alcanzadas por las especies sin síndrome de dispersión (15 cm distancia modal en tres meses) precluye la existencia de un efecto nodriza. Sin embargo, las distancias aún bajas si pueden responder a una posible estrategia de ocupación de "área segura" en el vecinadrio de la planta madre.

Capítulo 4: Incorporación de propágulos al suelo

INTRODUCCION

Dentro de los posibles destinos de los propágulos sujetos a desplazamiento secundario está la incorporación al suelo. Los vectores son múltiples, algunos activos (por ejemplo arilos atractivos para hormigas las cuales transportan los propágulos a sus madrigueras, Gómez y Espadaler 1998) y otros pasivos (dependiendo sólo de los atributos morfológicos de los propágulos, de las características del sustrato y de su interacción con éste, por ejemplo: Westlaken y Maun 1985). La precipitación, la crioturbación y la perturbación mecánica del suelo pueden resultar en el movimiento vertical de propágulos en el suelo (Sheldon 1974, van Tooren 1988, Chambers y col. 1991, Chambers y Macmahon 1994). Chambers y col. (1991) mostraron que un mayor número de propágulos son retenidos en suelos de textura gruesa (tamaño de partículas mayor) y que la retención de propágulos grandes crece proporcionalmente más en suelos gruesos que la retención de propágulos pequeños. La masa y el ancho de los propágulos están correlacionados con la incorporación vertical al suelo pero sólo en suelos de textura gruesa mientras que en suelos finos la excentricidad y el largo de los propágulos está correlacionado con la profundidad de incorporación (Chambers y col. 1991). Chambers (2000) volvió a mostrar el efecto del sustrato en la retención e incorporación de semillas con diferentes atributos morfológicos.

La incorporación de propágulos al suelo puede impedir la dispersión secundaria lateral (Chambers y col. 1991). Esto puede tener importancia en ambientes estresantes al permitir al propágulo explotar un ambiente menos riguroso bajo las plantas madres (efecto nodriza), o en ambientes altamente perturbados y con pendiente, al evitar así el arrastre lateral de dichos propágulos. A una mayor escala, el arrastre puede ser potencialmente negativo para el establecimiento de las plántulas llevándolas fuera de su nicho realizado encontrándose con condiciones ambientales adversas o competencia con otras especies. El ambiente andino reúne ambos factores (ambiente estresante y altamente perturbado) por lo

que es un sistema ideal para poner a prueba estas hipótesis.

La incorporación de propágulos al suelo es importante principalmente para la germinación a través de las condiciones abióticas (Baskin y Baskin 1998) o para formación de banco de semillas (Thompson y col. 1993). Si existe una correlación entre la incorporación y la formación de un banco de semillas persistente, como ha sugerido Thompson y col. (1993), entonces no ocurrirá arrastre y la especie puede persistir en el tiempo en un lugar determinado. Thompson y Grime (1979) encontraron que semillas pequeñas y lisas tienen mayor probabilidad de formar bancos de semillas que semillas con algún tipo de proyecciones en su superficie. En un estudio posterior (Thompson y col. 1993) donde se consideraron factores de peso, tamaño y forma, se encontró que formas compactas de menos de 3 mg formaban un banco de semillas, mientras que las no compactas y de más de 3 mg de peso no formaban un banco de semillas.

En este capítulo se intentará responder las siguientes preguntas: ¿en Los Andes existen propágulos que se incorporan más al suelo que otros? ¿qué rasgo o conjunto de rasgos morfológicos de los propágulos pueden facilitar su incorporación al suelo? y ¿cómo influye la textura del suelo o la estación del año en la incorporación?

Hipótesis:

En plantas sin síndrome de dispersión, existen caracteres morfológicos de los propágulos que facilitan su incorporación al suelo.

Objetivos:

1. Determinar la magnitud de la incorporación de propágulos a suelos de diferentes texturas y en dos estaciones del año.
2. Determinar qué caracteres morfológicos de los propágulos facilitan su incorporación a suelos de diferente textura y en diferentes estaciones del año.

MATERIALES Y METODOS

Los experimentos se realizaron en dos periodos del año, en otoño y en primavera durante el deshielo. El sitio fue el mismo usado para los experimentos de arrastre (capítulo 2) disponiendo los experimentos en la vecindad de los anteriores. La metodología para ambas estaciones del año fue la misma con algunas modificaciones necesarias debido a la influencia de la estación.

a) Experimental

Otoño

Con muestras de suelo extraídas del sitio de experimentación se prepararon tres tipos de suelos con diferentes proporciones de partículas de diferente tamaño representativas de las superficies naturales del sitio de estudio. Los dos tamaños de partículas más frecuentes fueron limo-arcilla (partículas menores de $310 \mu\text{m}$) y gravas de tamaño variable. Las partículas de tamaño intermedio son proporcionalmente mucho menores. Se usó por lo tanto un tamiz de tamaño de malla de 1 mm para separar arcilla, y dos tamices de tamaño 0,4 y de 1,2 cm para separar gravas de ese intervalo de tamaños.

Luego se prepararon mezclas de 2 volúmenes de grava con 1 volumen de arcilla (Tratamiento 2g:1a, suelo grueso), 1 grava con 1 arcilla (Tratamiento 1g:1a, suelo intermedio) y 1 grava con 2 arcilla (Tratamiento 1g:2a, suelo fino). Se prepararon contenedores de fondos de botellas plásticas de 10 cm de diámetro y 10 cm de hondo, con 6 cm de paredes rectas antes de la constricción basal de la botella y agujeros en la base y paredes para permitir el escurrimiento de agua. El método que resultó más adecuado para obtener una mezcla homogénea de las partículas de suelo en todo el volumen era llenar los contenedores a cucharada alternando tamaño de partículas y en las proporciones indicadas. Se dejó 1 cm de borde superior para impedir movimiento lateral de partículas y semillas.

Luego se enterraron tres contenedores a ras del suelo cada uno con una mezcla de suelo diferente hasta 1 cm del borde superior. Se establecieron 6 réplicas dispersadas por el sitio de estudio. Tres fueron cubiertas con una malla para evitar el pisoteo de animales

grandes, y los tres restantes dentro de un sitio cercado de 30*25 m y 2m de alto para impedir la entrada de animales. El proceso de tamisaje eliminó todas las semillas contaminantes de tamaño semejante a los del experimento. En el sitio de estudio la única especie de las estudiadas presentes fue *Senecio erucaeformis* y para evitar la contaminación durante el experimento se dispusieron las replicas lejos de estas plantas.

Veinticinco propágulos de cada una de las 11 especies usadas en el experimento anterior (**Tabla 4.3**, con excepción a la especie *Azorella madreporica*) se esparcieron en la superficie del suelo de cada contenedor.

Un mes después se recuperaron los contenedores y se transportaron hasta el laboratorio. Esto fue posible porque había llovido y la arcilla es pegajosa al humedecerse formando una masa compacta. Se secaron en el laboratorio y luego se extrajeron 3 capas de suelo, nivel 1: 0-1cm; nivel 2: 1-2 cm y nivel 3: 2-5 cm, tamizando estas fracciones para aislar las semillas y anotando cuantas semillas de cada especie se encontraron en cada fracción. Se anotó cuantos propágulos estaban sueltos en la superficie (categoría S) antes de comenzar la extracción de tierra conformando así otra categoría. En los análisis a continuación se usarán las siguientes clases de profundidad: S, 0,5 cm, 1,5 cm, 3,5 cm. Los resultados se expresan en número de propágulos recuperado por especie, profundidad, suelo y réplica en los **Anexos VII y VIII**.

Primavera

Se realizó el mismo experimento en primavera con las únicas diferencias que se intentó replicar el estado del suelo de invierno mojando el suelo de los contenedores antes de enterrarlos, y se usaron solo dos tratamientos; 2g:1a y 1g:2a con 5 réplicas. El número de especies usadas fue el mismo pero *Silene chilensis* fue reemplazada por *Azorella madreporica* ya que no se dispusieron de más semillas de esta especie. Los contenedores fueron enterrados debajo la nieve dos semanas antes del deshielo dejándolas hasta dos semanas después del deshielo. Se recuperaron y se transportaron cuidadosamente al laboratorio donde se analizaron de la misma manera anteriormente descrita.

Caracterización morfológica de los propágulos:

Se usó la misma categorización que en el Capítulo 3.

Distribución de caracteres morfológicos en profundidad:

Para responder a la pregunta de cómo las morfologías se distribuyen en función de la profundidad de incorporación al suelo para las diferentes situaciones experimentales (otoño/primavera; suelo fino/suelo grueso) se sumaron las replicas y se usaron solo dos categorías de profundidad: S, superficial y >S sumando los niveles 0-1 cm , 1-2 cm, 2-5 cm. Luego se aplicó la prueba de proporciones a los datos para cada par de estados de carácter y se ordenaron los resultados como fue explicado anteriormente para el experimento de arrastre en el Capítulo 3.

b) Análisis estadístico

Los resultados se expresaron como porcentaje recuperado basado en el número sembrado por especie, suelo y réplica. Se analizó la recuperabilidad de los propágulos por análisis de varianza (ANOVA) verificando la normalidad de la distribución por Kolmogorov-Smirnov (incorporado al análisis de varianzas en el programa "Statistica" 5.0) y la heterogeneidad de las varianzas (mediante la prueba de Bartlett incorporado al programa "Statistica" 5.0), transformando los datos usando la función arcoseno raíz de la proporción en los casos necesarios.

RESULTADOS

De un total de 4950 propágulos sembradas en otoño se consideran solo los destinos de unos 2700 de ellos ya que se eliminó la categoría de suelo intermedia para comparar sólo dos tipos de suelos, y además, en el terreno fueron destruidas algunas réplicas (1 en suelo 1g:2a y 1 en suelo 2g:1a) y en dos casos contaminado por propágulos exógenos (*Convolvulus demissus* y *Senecio erucaeformis*). En primavera se sembraron 2750 propágulos y se pudieron recuperar todas las réplicas. En primavera no se detectó contaminación por propágulos exógenos. Los datos del número de propágulos por estación, por especie, por réplica, por suelo, y por profundidad de incorporación se presentan en los **Anexos VII y VIII**.

Análisis de la recuperabilidad:

En general, la recuperación de los propágulos fue solo un poco más de la mitad de los sembrados (54,9 %) (**Tabla 4.1**). A pesar de que existe diferencia significativa ($p = 0.02$) entre la recuperabilidad global entre tipos de suelo respecto a las estaciones, esto no se refleja en la prueba *a posteriori* LSD. O sea, para cada tipo de suelo no influyó la estación en la recuperabilidad global de los propágulos.

En cuanto a la diferencia de recuperación entre especies se muestran solo los resultados de las pruebas *a posteriori* por LSD (**Tabla 4.1**). Las tendencias de recuperabilidad por especie son semejantes para cada tratamiento y se reflejan en la columna de totales. *Nassauvia* es la única especie que presentó diferencias de recuperabilidad entre estaciones y suelos. Las otras especies fueron relativamente homogéneas en su recuperabilidad. Las causas de la diferencia de recuperabilidad entre especies se pueden atribuir a dos factores según observaciones en terreno: la granivoría por un lado (detección de propágulos dañados físicamente, principalmente *Madia* y *Nassauvia*) y el movimiento lateral de propágulos por causas desconocidas cuando se detectaron propágulos fuera de los contenedores. En una especie la pérdida de propágulos puede deberse a una baja viabilidad de las semillas destruyéndose éstas al

entrar en contacto con el medio ambiente (ver **Capítulo 2** para *Stachys philippiana*).

Tabla 4.1: Porcentaje promedio de propágulos por especie recuperados en función de la estación y del tipo de suelo. (SD) = desviación estándar entre paréntesis; 1g:2a = suelo fino; 2g:1a = suelo grueso. N = 5 para cada dato.

Especie	% promedio recuperado (SD)				Total
	Otoño 1g:2a	Primavera 1g:2a	Otoño 2g:1a	Primavera 2g:1a	
<i>Alstroemeria pallida</i>	77,6 ^a (15,4)	76,0 ^a (12,6)	84,0 ^a (10,2)	71,2 ^a (14,8)	77,2 ^a (13,2)
<i>Astragalus arnotianus</i>	74,4 ^a (16,6)	81,6 ^a (9,6)	81,6 ^a (6,1)	71,2 ^a (13,4)	77,2 ^a (12,0)
<i>Azorella madreporica</i>		78,4 ^a (15,9)		72,0 ^a (14,7)	-
<i>Convolvulus demissus</i>	73,6 ^a (10,8)	78,4 ^a (10,5)	73,0 ^{ad} (5,0)*	68,0 ^a (11,3)	73,3 ^a (9,7)
<i>Madia sativa</i>	0,8 ^b (1,8)	9,6 ^b (11,5)	0,8 ^b (1,8)	6,4 ^b (9,2)	4,0 ^b (7,8)
<i>Nassauvia pinnigera</i>	5,6 ^b (10,4)	36,0 ^c (23,5)	24,0 ^c (13,0)	47,2 ^{cd} (19,1)	28,2 ^c (22,4)
<i>Pozoa coriacea</i>	64,8 ^a (13,1)	78,4 ^a (9,2)	83,2 ^a (9,1)	66,4 ^{ad} (4,6)	73,2 ^a (11,8)
<i>Schizanthus hookeri</i>	72,8 ^a (17,1)	73,6 ^a (10,8)	87,2 ^a (8,7)	73,6 ^a (16,1)	76,8 ^a (13,9)
<i>Senecio eruciformis</i>	29,6 ^c (20,5)	39,2 ^{bc} (21,0)	10,0 ^c (6,9)*	34,4 ^c (17,1)	29,3 ^c (19,6)
<i>Silene chilensis</i>	27,2 ^c (20,3)		21,6 ^c (24,8)		-
<i>Sisyrinchium striatum</i>	68,0 ^a (14,7)	91,2 ^a (6,6)	78,4 ^{ad} (4,5)	81,6 ^a (16,1)	79,8 ^a (13,6)
<i>Stachys philippiana</i>	37,6 ^c (15,1)	19,2 ^{bc} (42,9)	60,0 ^d (9,4)	0 ^b	29,2 ^c (31,2)
Total	48,4 (31,1)	60,1 (32,1)	55,4 (33,7)	53,8 (29,9)	54,9 (31,8)

^{a,b,c,d} = diferencias significativas leídas en sentido vertical, datos transformados, $\alpha = 0,05$.

* = (N = 4)

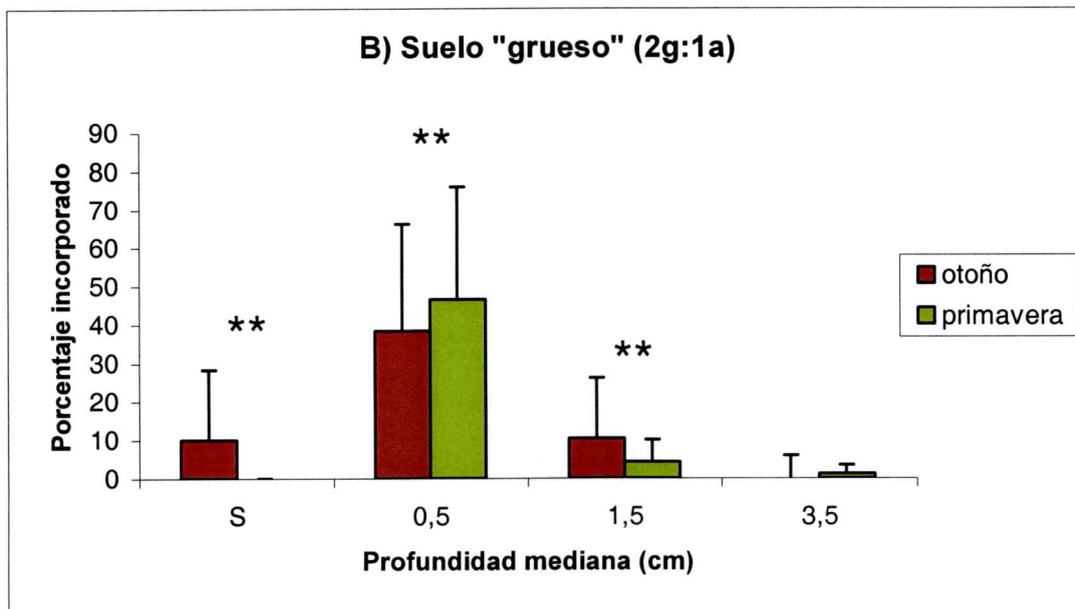
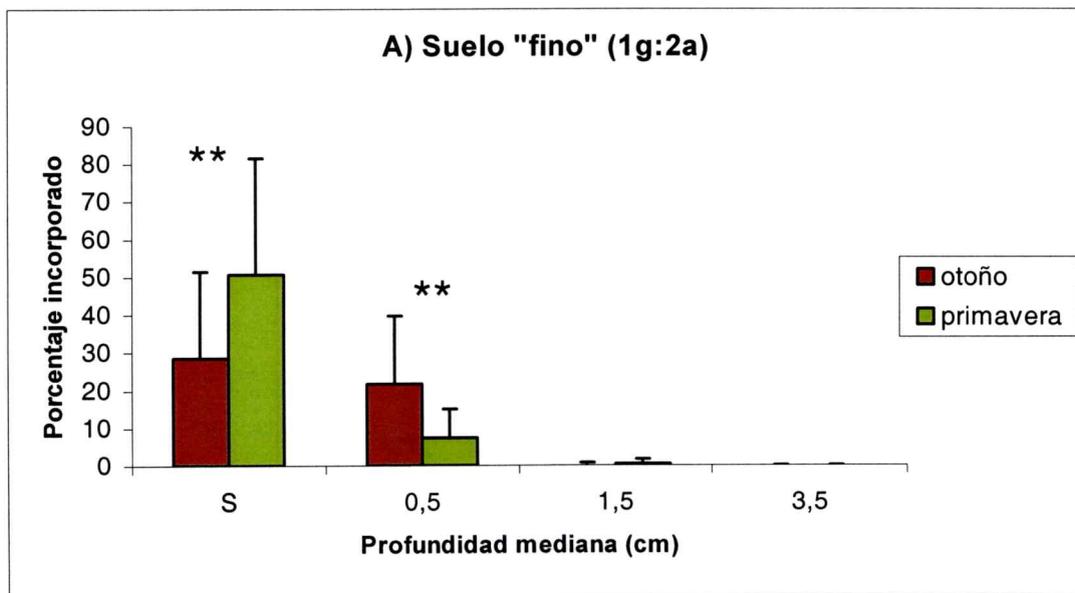
Para una base de datos comparativa de las especies, estaciones, suelos y profundidades de incorporación, de la cual se excluyeron las especies del género *Azorella* y *Silene*, se realizó una análisis de varianza para determinar los factores que influyen en la recuperabilidad de los propágulos. Solo se detectaron diferencias significativas entre especies (**Tabla 4.2**) pero no entre estaciones ni suelos. La profundidad de incorporación también introdujo una fuente importante de variación. En cuanto a las interacciones, casi todas fueron significativas pero se tratará a continuación sólo la más relevante para este estudio que es la interacción estación*suelo*profundidad, dejando el análisis de la influencia de las especies y su correspondiente morfología para más adelante.

Tabla 4.2: Resultados de la ANOVA para la recuperabilidad de propágulos descompuesto para cada factor experimental.

Factores	df Effect	MS Effect	Df Error	MS Error	F	p-level
1: especies	9	0.4075	632	0.0116	35.1996	0.0000
2: estaciones	1	0.0008	632	0.0116	0.0700	0.7915
3: suelos	1	0.0006	632	0.0116	0.0538	0.8167
4: profundidades	3	3.7426	632	0.0116	323.2607	0.0000
1x2	9	0.0395	632	0.0116	3.4139	0.0004
1x3	9	0.0063	632	0.0116	0.5416	0.8444
2x3	1	0.0610	632	0.0116	5.2700	0.0220
1x4	27	0.1379	632	0.0116	11.9145	0.0000
2x4	3	0.0844	632	0.0116	7.2904	0.0001
3x4	3	3.3025	632	0.0116	285.2494	0.0000
1x2x3	9	0.0071	632	0.0116	0.6140	0.7857
1x2x4	27	0.0250	632	0.0116	2.1595	0.0007
1x3x4	27	0.1167	632	0.0116	10.0812	0.0000
2x3x4	3	0.6462	632	0.0116	55.8127	0.0000
1x2x3x4	27	0.0315	632	0.0116	2.7174	0.0000

Al considerar la recuperabilidad de los propágulos independiente de la especie pero en función de la estación, el tipo de suelo y la categoría de profundidad (**Fig. 4.1 A y B**) se observa que en los suelos “finos” hubo diferencias significativas entre estaciones: en otoño los propágulos se incorporaron hasta la profundidad de 0,5 cm ($p \ll 0,001$) y en primavera quedaron más en la superficie ($p \ll 0,001$). Esto se debe a que el suelo fino se transforma en limo pegajoso con la lluvia y no permite la penetración de semillas. En cambio para el suelo “grosso” (**Fig. 4.1 B**) la incorporación se realizó tanto en otoño como en primavera, siendo esta tendencia significativamente más fuerte en primavera para todas las profundidades (S: $p \ll 0,001$; 0,5cm: $p \ll 0,001$; 1,5cm: $p = 0,0078$) excepto la última ($p = 0,6067$). Lo más notable es que en primavera en suelos gruesos no queda ningún propágulo en la superficie y que más propágulos llegan a la profundidad marca de clase de 3,5 cm.

Fig. 4.1 A y B: Porcentaje relativo de propágulos recuperados por profundidad de incorporación y por tipo de suelo en función de las estaciones. S = superficie del suelo. N = 50 para cada categoría y 48 para la categoría otoño suelo grueso. ** datos significativamente distintos con $\alpha < 0,05$.



Distribución de caracteres morfológicos en profundidad

En la **Tabla 4.3** se observan las tendencias de abundancia de propágulos con un estado de carácter determinado y los valores de Z_c para las dos estaciones y los tres tipos de suelo. Por ejemplo, entre tamaño grande y pequeño para el suelo 1g:2a (“fino”) en otoño este valor es de 6,67 a un nivel de significancia $\alpha = 0,05$. De esta tabla se concluye que un propágulo grande, pesado, de área frontal grande, redondo, no excéntrico, largo y rugoso no se incorpora y que esta tendencia fue en general significativa. La excentricidad es el carácter que mostró el menor número de casos sin tendencias de incorporación significativas. Sólo en suelos finos en primavera este carácter pareciera tener algún efecto apreciable. Todo al revés es la tendencia mostrada por el largo y la textura de los propágulos; la tendencia no es significativa solo para el suelo fino en primavera. Es notable que la excentricidad y el largo de los propágulos no presenta la misma tendencia: los propágulos excéntricos que se incorporan tienden a ser cortos. O sea, el largo estaba más relacionado con el tamaño pequeño del propágulo. En primavera para el suelo grueso, no se obtuvieron tendencias ya que todos los propágulos se incorporaron al suelo.

Tabla 4.3: Tendencias de incorporación de los estados de caracteres morfológicos de los propágulos en función de la estación, del suelo y de la profundidad. Zc: el resultado de la prueba de proporciones con $\alpha = 0,05$. Los Zc significativos destacados con cursiva. En letras mayúsculas los estados de carácter cuya tendencia a la categoría de profundidad de incorporación es significativa.

Carácter	Estación	Suelo	Estado del carácter por profundidad de incorporación		Zc
			Superficie	Incorporado	
Volumen (= Alto)	Otoño	"fino"	GRANDES	PEQUEÑOS	<i>6,67</i>
	Primavera	"fino"	GRANDES	PEQUEÑOS	<i>3,47</i>
	Otoño	"gruesa"	GRANDES	PEQUEÑOS	<i>5,74</i>
	Primavera	"gruesa"	o	o	0
Peso (= Ancho)	Otoño	"fino"	PESADOS	LIVIANOS	<i>4,79</i>
	Primavera	"fino"	PESADOS	LIVIANOS	<i>3,85</i>
	Otoño	"gruesa"	PESADOS	LIVIANOS	<i>4,41</i>
	Primavera	"gruesa"	o	o	0
Área	Otoño	"fino"	GRANDE	BAJA	<i>4,22</i>
	Primavera	"fino"	GRANDE	BAJA	<i>15,10</i>
	Otoño	"gruesa"	GRANDE	BAJA	<i>4,58</i>
	Primavera	"gruesa"	o	o	0
Forma	Otoño	"fino"	REDONDOS	APLANADOS	<i>3,51</i>
	Primavera	"fino"	REDONDOS	APLANADOS	<i>2,69</i>
	Otoño	"gruesa"	REDONDOS	APLANADOS	<i>2,71</i>
	Primavera	"gruesa"	o	o	0
Excentricidad	Otoño	"fino"	no excéntrico	excéntrico	0,83
	Primavera	"fino"	NO EXCENTRICO	EXCENTRICO	<i>2,63</i>
	Otoño	"gruesa"	no excéntrico	excéntrico	0,65
	Primavera	"gruesa"	o	o	0
Largo	Otoño	"fino"	LARGO	CORTO	<i>4,12</i>
	Primavera	"fino"	largo	corto	1,35
	Otoño	"gruesa"	LARGO	CORTO	<i>3,72</i>
	Primavera	"gruesa"	o	o	0
Textura	Otoño	"fino"	RUGOSO	LISO	<i>3,29</i>
	Primavera	"fino"	rugoso	liso	0,23
	Otoño	"gruesa"	RUGOSO	LISO	<i>2,75</i>
	Primavera	"gruesa"	o	o	0

Sobre la base de la información de la **Tabla 4.3** se puede asignar un índice de "enterramiento" a los caracteres que favorecen la incorporación versus los que no lo hacen. Se asignó un valor 1 a los caracteres que no favorecen la incorporación, 0 a los que sí y 0,5 a los estados de carácter sin tendencia significativa. Para los nueve caracteres analizados se calculó el índice sumando los valores representativos de su carácter en las dos estaciones. Este índice entonces puede variar entre 18, una especie que no se incorpora, a 0, una especie que sí se incorpora. Se calculó este Índice en forma separado por tipo de suelo: fino y grueso. De esta manera (**Fig. 4.2**) se puede graficar el comportamiento esperado (índice de enterramiento: IE) *versus* el comportamiento de incorporación real de las especies.

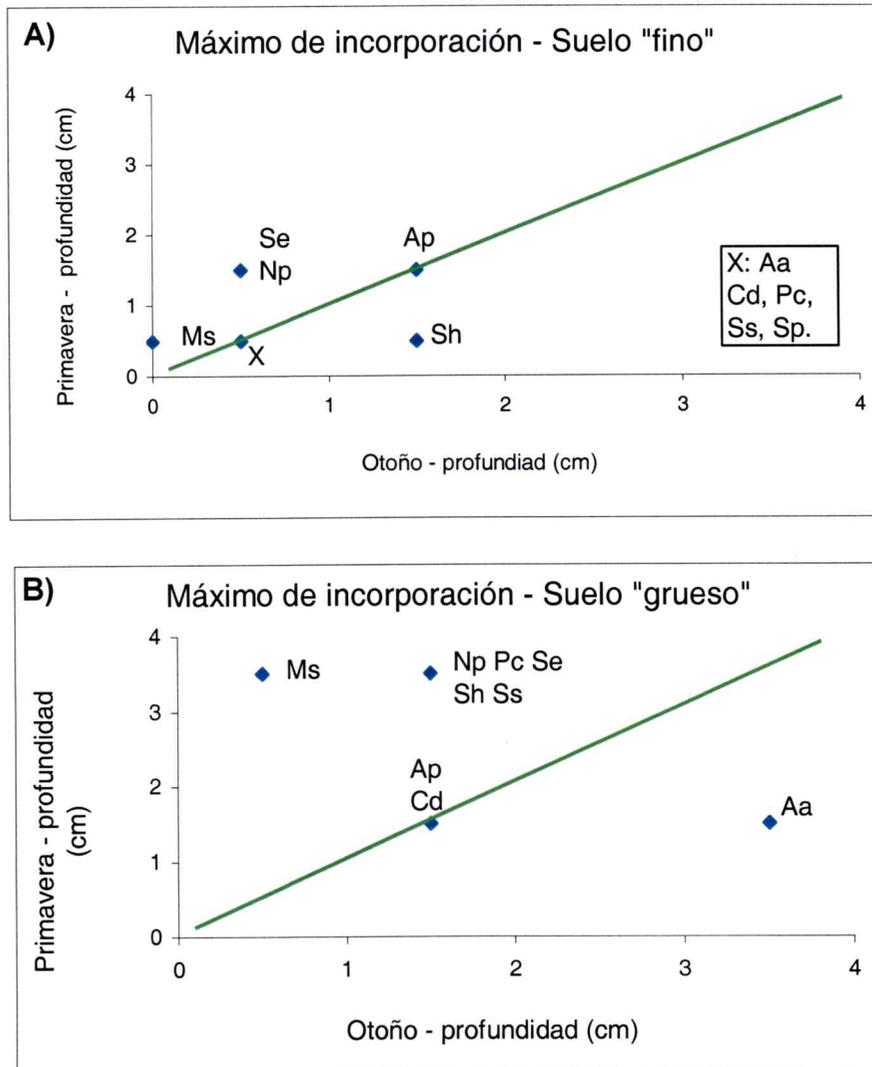
Tanto para suelos finos como para suelos gruesos no se encontró una correlación entre ambas variables cuando se considera el enterramiento máximo y la moda de incorporación promediada entre otoño y primavera (**Tabla 4.4**), por lo cual se concluye que la morfología analizada a través de este índice de enterramiento no predice el comportamiento de incorporación a nivel de especie.

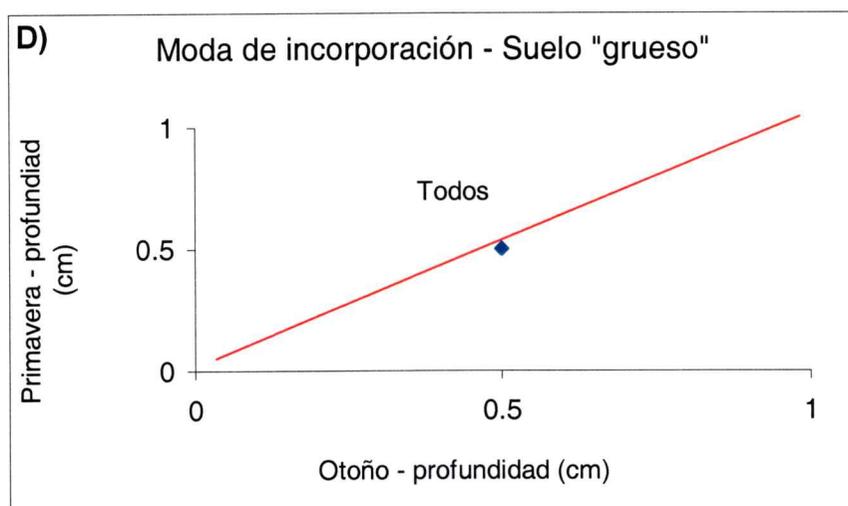
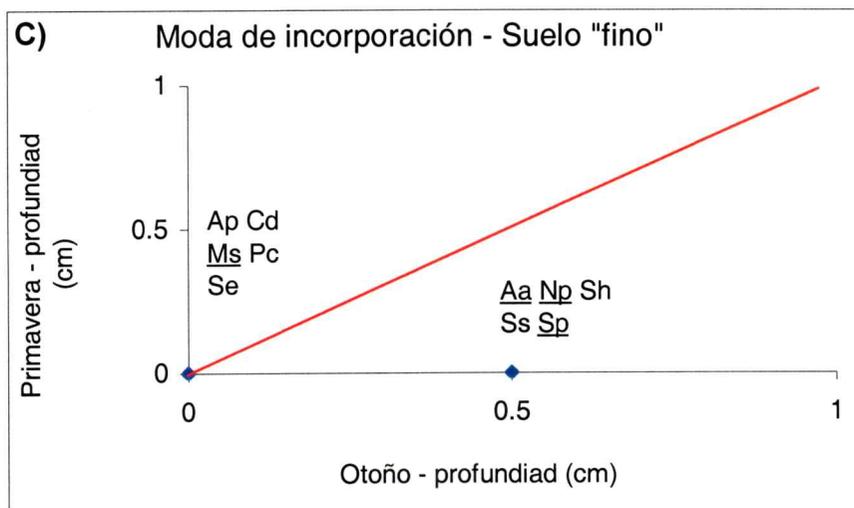
Tabla 4.4: Comparación de la moda y máxima de enterramiento de propágulos entre otoño y primavera con el Índice de enterramiento para dos tipos de suelo. IEf = Índice de Enterramiento en suelo fino; IEg = Índice de enterramiento en suelo grueso.

Especie	Suelo "fino"			Suelo "grueso"		
	IEf	Moda	Máximo	IEg	Moda	Máximo
<i>Alstroemeria pallida</i>	16.5	0	1.5	13	0.5	1.5
<i>Convolvulus demissus</i>	16.5	0	0.5	13	0.5	1.5
<i>Astragalus arnotianus</i>	10.5	0.25	0.5	10	0.5	2.5
<i>Pozoa coriacea</i>	5.5	0	0.5	8	0.5	2.5
<i>Sisyrinchium striatum</i>	5.5	0.25	0.5	7	0.5	2.5
<i>Stachys philippiana</i>	4.5	0.25	0.5	6	-	-
<i>Schizanthus hookeri</i>	3.5	0.25	1	6	0.5	2.5
<i>Senecio erucaeformis</i>	3.5	0	1	7	0.5	2.5
<i>Nassauvia pinnigera</i>	2.5	0.25	1	6	0.5	2.5
<i>Madia sativa</i>	2.5	0	0.25	6	0.5	2
Correlación de Spearman con Índice de Enterramiento		-0,1057 p = 0,7713	0,1991 p = 0,5813		0 p = 1	-0,4627 p = 0,1782

Como otra forma de determinar los caracteres potencialmente importantes para la incorporación al suelo, se graficaron (Fig. 4.2) los valores máximos y las modas de incorporación en otoño *versus* primavera para cada especie. Al considerar los eventos “excepcionales” de incorporación, o sea, la máxima de incorporación para el suelo “fino” (Fig. 4.2 A), se nota que las especies con propágulos largos (Ms, Np, Se, referirse a Tabla 3.3 para simbología) son favorecidos en la primavera. La mayoría de los propágulos (6 especies) tienen comportamiento indistinguible entre otoño y primavera (línea recta), y una especie (Sh) se incorporó más en otoño. Para los suelos “gruesos” (Fig. 4.2 B) se mantienen algunas tendencias y aparecen otras nuevas: los propágulos largos se incorporaron más en primavera pero se les agregan los pequeños. La mayoría de los propágulos grandes se incorporaron de forma igual o más en otoño. En cambio al considerar los eventos “usuales”, o sea la moda de incorporación para suelos finos (Fig. 4.2 C), se destacan dos grupos, uno con propágulos predominantemente grandes los cuales no se incorporaron ni en otoño ni en primavera, y otro grupo de propágulos generalmente pequeños y/o lisos los cuales se incorporaron en otoño. Para suelos gruesos (Fig. 4.2 D), independiente de la morfología, la moda de los propágulos fue igual para otoño y primavera, incorporándose en 0,5 cm estos propágulos. En resumen, para suelos finos la morfología tiene importancia para la incorporación, viéndose favorecidos los propágulos lisos y pequeños en otoño después de la dispersión y en cuanto a eventos excepcionales, propágulos como las de *Alstroemeria pallida* (Ap). Para suelos gruesos todas las morfologías se incorporaron, pero eventos excepcionales favorecieron propágulos pequeños y largos o lisos. Notar sin embargo que la recuperabilidad de las especies incluidas en este análisis no fueron igual. Las especies de baja o mediana recuperabilidad como Ms, Np, Se y Sp mostraron este patrón debido a la pérdida de propágulos en las categorías de superficie modificando sobre todo el valor de la moda. En el caso de Np se debe agregar el hecho que además es la única especie que presentó diferencia de recuperabilidad entre estaciones para el suelo fino

Fig. 4.2: Comparación de valores máximos y modas de la incorporación entre primavera y otoño. Las especies se abrevian con sus iniciales (ver **Tabla 3.3**). A): Máximo de incorporación – suelo fino; B): Máximo de incorporación – suelo grueso; C): Moda de incorporación – suelo fino; D) Moda de incorporación – suelo grueso. Color rojo = propágulos grandes, azul = pequeños, subrayados = lisos. Línea recta indica igualdad de incorporación entre estaciones.





DISCUSION

El hecho de que se recuperó un poco más de la mitad de los propágulos en los experimentos puede alterar la interpretación de los resultados de la incorporación en profundidad. La pérdida de propágulos fue mayor para las especies con propágulos pequeños, posiblemente a causa de la depredación por hormigas, pero también propágulos grandes se desplazaron horizontalmente, cayendo fuera de los contenedores, posiblemente por la acción del viento. En una especie (*Stachys philippiana*) además se puede atribuir la pérdida a la baja viabilidad de los propágulos (**Capítulo 2**). Sin embargo, estos fenómenos son parte de los eventos a las cuales son sujetos los propágulos independientemente del marco experimental o natural en el cual se encuentran.

Las diferencias de incorporación entre estaciones y tipos de suelos se debe a una interacción entre estos factores: El suelo fino seco es móvil y liviano, permitiendo la incorporación de propágulos. En condiciones húmedas, como el suelo fino es compuesto en gran parte de arcilla, se vuelve pegajoso e impide la incorporación. El suelo grueso en cambio no presentó una barrera tan fuerte a la incorporación y la presencia de agua aumentó la infiltración de los propágulos entre las partículas.

El análisis de los caracteres morfológicos de los propágulos supone que los caracteres son independientes los unos de otros y que cada uno aporta una parte en la explicación del patrón de desplazamiento. En la **Fig. 4.1** los propágulos que más se incorporaron pueden ser grandes, pesados y excéntricos y esto no es limitante cuando son lisos y planos en suelos gruesos. Este es el caso de *Astragalus arnottianus* cuya semilla fue la que más se incorporó en esas condiciones. De la misma manera, ser rugoso y no excéntrico puede no ser limitante cuando además se es pequeño, liviano y plano en suelos finos, como por ejemplo *Azorella madreporica*.

En el análisis de incorporación al sustrato hay una serie de supuestos subyacentes los cuales hay que considerar en la interpretación de los datos. En primer lugar se supone que es "bueno" enterrarse. Dado que la mayoría de estas especies forman banco de semillas y no presentan síndrome de dispersión se podría esperar que efectivamente esto es cierto,

sin embargo incorporarse demasiado puede limitar la posibilidad de germinar. Segundo, puede también existir un “trade-off” con otros fenómenos como el arrastre en superficie. Otra razón por la ausencia de correlación puede ser la irrelevancia de los caracteres morfológicos y que el índice de dispersión calculado no tenga significancia. Por último, como mencionado anteriormente, pueda que los caracteres solos tengan menos importancia que su combinación con otros o que algunos sean mucho más importantes que otros. Esto se evidencia a través de la **Figura 4.2**. De hecho al analizar los datos de la **Tabla 4.3** y compararlos con los resultados de la **Fig. 4.2 C)** se puede ver que para suelos finos coinciden en importancia los caracteres de propágulo pequeño y de textura lisa para incorporarse y discrepan en que el plano/largo del propágulo sea exclusivo de la categoría incorporada. En suelos gruesos, en cambio **Fig. 4.2 B)**, aparece además que el tamaño pequeño es favorable independiente de los caracteres asociados, pero al considerar el grueso de los propágulos **Fig. 4.2 D)** no se destacó ninguna tendencia.

Resultados de Chambers y col. (1991) difieren en ciertos aspectos de los presentados aquí. Los propágulos estudiados por ellos en términos generales fueron desde grandes y muy excéntricos hasta pequeños y no excéntricos, además algunos presentaban apéndices. En esta tesis se usaron propágulos tanto grandes como pequeños en las categorías de excéntricos y no excéntricos y se consideraron además la textura y la forma de los propágulos. Los suelos en Chambers y col. (1991) eran un gradiente de tamaños de partículas homogéneas y no una mezcla de partículas como en este estudio. El periodo del año más comparable al estudio de Chambers y col. (1991) corresponde al otoño del sistema andino. El análisis estadístico realizado fue distinto ya que por el número de tratamientos y un conjunto de datos menos variable fue posible usar análisis de varianzas. Para suelos de textura fina, Chambers y col. encontraron incorporación para propágulos largos y excéntricos, mientras que en esta tesis se encontraron tendencias significativas para propágulos pequeños, livianos, de poco ancho, alto y largo, de formas planas y lisos. La excentricidad no presentó ninguna tendencia significativa. En suelos gruesos Chambers y col. encontraron mayor incorporación de propágulos de mayor masa y de mayor ancho mientras que en este estudio los propágulos pequeños, livianos, de poco ancho alto y largo, de formas planas y lisos se incorporan más, al igual que en el suelo fino. La excentricidad

no presentan tendencias significativas más allá de la superficie.

Los resultados de la presente tesis en cuanto al tamaño parecen intuitivamente más razonables que los de Chambers y col. (1991), ya que en un suelo de determinada porosidad los propágulos pequeños pueden deslizarse más profundamente que los grandes. Por otra parte, los resultados obtenidos aquí concuerdan sólo en parte con los de Thompson y col. (1993). Propágulos de poco peso ($< 3\text{mg}$) se incorporaron más al suelo al igual como en éste estudio propágulos de menos de 5 mg lo hacen, pero en cuanto a la forma, la tendencia observada fue contraria a la de Thompson y col.: formas compactas (redondas y ovadas) en este estudio se incorporan menos que formas no compactas (largas y planas). Bekker y col. (1998) también encontraron que semillas pesadas y de formas irregulares tienden a no incorporarse al suelo. Sin embargo, Bekker y col. (1998) citan un trabajo no publicado en donde las semillas elongadas se incorporan más que semillas esféricas lo que está de acuerdo con resultados de esta tesis.

Los resultados en la literatura son muy heterogéneas. Pequeñas diferencias en el tipo de suelo, condiciones climáticas, diseño experimental, tipo de propágulo y la finesa con que se analizan los experimentos influyen en los resultados. No se destaca ninguna tendencia que se puede generalizar en este momento comparativamente hablando.

CONCLUSION

En suelos finos se incorporaron más propágulos en otoño que en primavera, quedando la mayoría de los propágulos sobre la superficie cuando el suelo estaba impregnado de agua. En suelos con gravas, tanto en otoño como en primavera, se incorporaron propágulos llegando a mayores profundidades en primavera debido al flujo de líquido entre las partículas del suelo. En todas las situaciones experimentales, tienden a no incorporarse propágulos grandes, pesados, altos, anchos, largos, no excéntricos, redondos y rugosos. Al analizar la morfología de los propágulos que más se incorporan, la combinación de los caracteres pareciera ser más importante, como por ejemplo al ser pequeño, plano y liviano no importa su textura o excentricidad, al igual que al ser liso y

plano no importa ser grande, no excéntrico y pesado.

Estos resultados no son del todo consistentes con resultados de otros investigadores y pueden deberse a diferencias en el ambiente (interacción clima-sustrato, textura del sustrato) o diferencias no evaluables entre los propágulos.

Capítulo 5: Discusión Global

A) Comparación de resultados de Arrastre e Incorporación para un tipo de suelo semejante.

Los fenómenos de arrastre sobre el suelo y de incorporación al suelo son difícilmente dissociables ya que son componentes vectoriales de la dispersión secundaria de una semilla. De hecho la ausencia de arrastre puede deberse simplemente a la incorporación *in situ* al igual que la limitada distancia de arrastre. Por lo tanto se compararán aquí los resultados de los experimentos de arrastre e incorporación de propágulos de especies andinas para un tipo de suelo.

La importancia de los valores máximos y las modas del desplazamiento tienen significancia semejante para ambos experimentos. Los valores máximos son situaciones extremas potencialmente negativas para las especies (eventos inusuales). El arrastre pendiente debajo de los propágulos, bajo el paradigma de desplazamiento poblacional de la especie de esta tesis, sería frecuentemente negativo para la persistencia de una especie la zona alpina. La incorporación a excesivas profundidades también puede considerarse negativa ya que aleja al propágulo de condiciones adecuadas para la germinación, o puede impedir que los cotiledones lleguen a la superficie una vez germinada la semilla. Las modas en cambio (eventos usuales o más frecuentes), representan el destino de la mayoría de los propágulos y se puede suponer que hay mayor probabilidad de que actúe la selección en ellos..

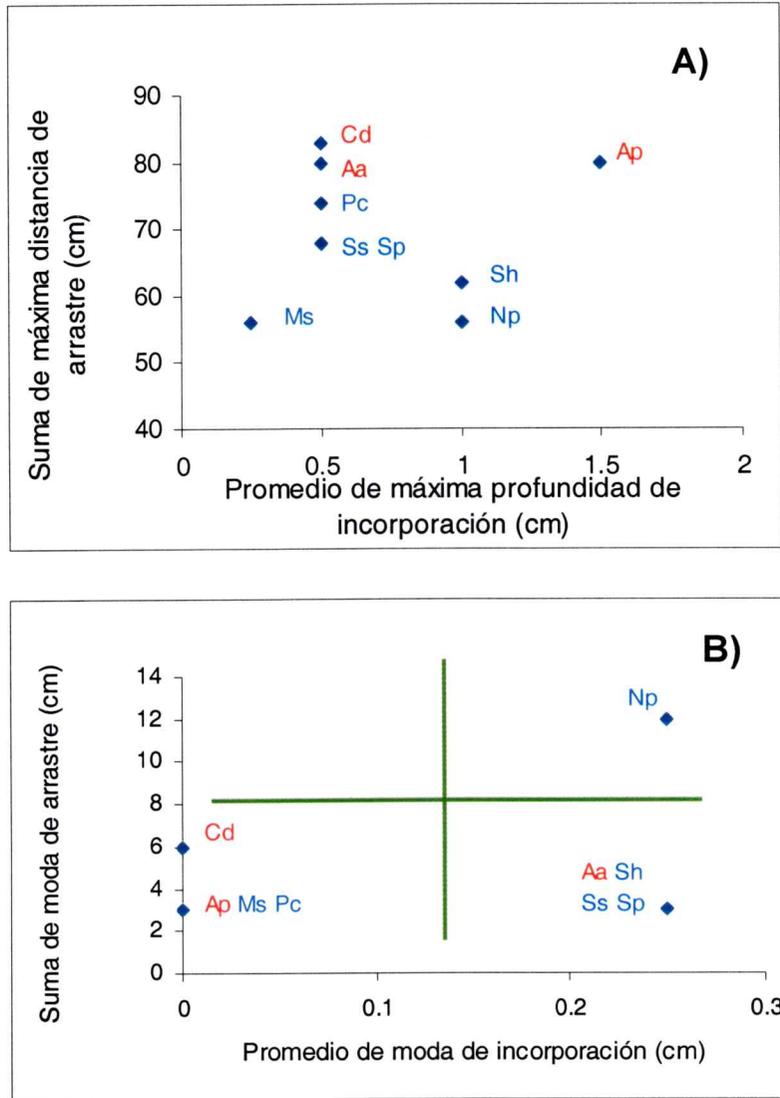
Al comparar sobre un suelo fino (1g:2a del experimento de incorporación y representativo de los suelos de las pistas del experimento de arrastre) la magnitud del arrastre *versus* la incorporación al sustrato, se operó con el siguiente razonamiento: como no existe impedimento para que un propágulo en una pendiente siga deslizándose, sea cual sea la estación, se usó la sumatoria de las máximas de desplazamiento tanto como las modas de desplazamiento. En cambio para la incorporación, dado que el propágulo se encuentra con una resistencia cada vez mayor a medida que se incorpora

más por la densidad del suelo, se prefirió usar el promedio de las profundidades máximas y modas de incorporación.

Al graficar los valores de arrastre versus incorporación (**Fig 5.1 A**) se observa para los máximos una nube de puntos sin tendencia ($R = 0,6969$, $p = 0,8586$). En cambio para las modas (**Fig 5.1 B**), si bien no existe correlación ($R = 0$, $p = 1,0000$), si se puede dividir el gráfico en sectores. La morfología de los propágulos del grupo más incorporado (**Fig. 5.1 B**), es pequeña y/o lisa (referirse a **Tabla 3.4 y 3.5**). La única especie lisa que no pertenece a este grupo es *Madia sativa* (Ms), la cual se agrupa por su comportamiento con propágulos grandes y rugosos. Esto puede deberse a que esta especie sufrió granivoría durante el experimento lo que alteró su distribución en profundidad al disminuir el número de propágulos que pueden incorporarse. Las especies que no se incorporaron, Cd, Ap, Ms, Pc y cuyo desplazamiento modal fue bajo, son las cuatro especies más grandes (faltando solo Aa) indicando que este carácter evitaría la incorporación más que cualquier otro. El tamaño de los propágulos es considerado muy importante en varios estudios, sobre todo para la capacidad de enfrentar condiciones ambientales dificultosas para la germinación (Venable y Brown 1988, Haig 1996, Westoby y col. 1997) aunque existen evidencias contrarias (Leishman y Westoby 1994).

Como en este estudio no se encontró una correlación entre los datos de arrastre e incorporación se puede pensar que una especie que evita el arrastre no necesariamente es incorporada más, o sea el comportamiento de cada tipo de propágulo depende exclusivamente de su propio conjunto de caracteres morfológicos. Los resultados de los experimentos dan una visión muy preliminar de lo que realmente puede estar sucediendo en un sitio natural. La escala de estudio es tan pequeña, que la mayoría de los factores externos como elementos del clima y la actividad animal provocan efectos enormes que oscurecen la interpretación real en magnitud de los fenómenos estudiados. Sin embargo, son una aproximación a lo que podría estar ocurriendo y su interpretación sobre el efecto real que puedan tener en la biología de las especies estudiadas y la extrapolación a un nivel comunitaria debe ser cuidadosa.

Fig. 5.1: Comparación de A) distancia de arrastre sumado otoño y primavera *versus* profundidad de incorporación promediado entre otoño y primavera y B) moda de arrastre sumando otoño y primavera *versus* moda de la profundidad de incorporación promediado otoño y primavera en suelos “finos” experimentos de 1 mes. Los valores en profundidad corresponden a las marcas de clase en cm. Especies en letras rojas: grandes, Especies en letras azules: pequeñas. Simbología de especies ver **Tabla 3.3**. Correlación de Spearman: A) $R = 0.6969$, $p = 0.8586$, n.s.; B) $R = 0$; $p = 1.0000$; n.s..



B) Discusión del Modelo de Arrastre en Pendientes y Proyección Comunitaria

El modelo propuesto al principio de esta tesis puede ahora ser discutido en función de los resultados obtenidos.

Caso 0: la morfología de los propágulos promueve el desplazamiento en la superficie del suelo. Según el experimento de arrastre éstos corresponderían a propágulos grandes, pesados, anchos, altos, de área frontal grande, redondos, no excéntricos, largos y rugosos.

Caso 1: la morfología de los propágulos evita el desplazamiento en la superficie del suelo. Según el experimento de arrastre éstos corresponderían a propágulos pequeños, livianos, angostos, con poca altura, de área frontal bajo, aplanados, excéntricos, cortos y lisos.

Caso 2: la morfología de los propágulos evita el desplazamiento secundario incorporándose al suelo. Según el experimento de incorporación éstos serían los propágulos pequeños, livianos, angostos, con poca altura, de área frontal bajo, aplanados, excéntricos, cortos y lisos.

Caso 3: los propágulos evitan el desplazamiento pendiente abajo mediante su fenología de germinación. Según el experimento de germinación éstos serían las especies anuales sin banco de semillas.

Por lo tanto si el desplazamiento de propágulos en sentido de la pendiente es un factor negativo deberían encontrarse más especies con propágulos pequeños, livianos, angostas, con altura baja, de área frontal bajo, aplanados, excéntricos, cortos y lisos independientemente de su comportamiento de germinación, y propágulos grandes, pesados, de área frontal grande, redondos, no excéntricos, largos y rugosos, pero sin formación de banco de semillas.

Debería ser infrecuente la asociación de los caracteres morfológicos grande, pesados, anchos, altos, de área frontal grande, redondos, no excéntricos, largos y rugosos con una fenología de germinación desplazada en el tiempo, o sea, con banco de semillas ya que tendrán mayor probabilidad de ser llevados pendiente abajo constantemente.

Es interesante notar que existen especies con esta última morfología, como por ejemplo *Alstroemeria pallida* y *Convolvulus demissus*. Sin embargo, su persistencia es posibilitada por los sitios con características particulares donde se desarrollan y donde no les afecta sobremanera la pendiente. En el ambiente andino, aunque predomina la pendiente como un elemento del paisaje, existen micrositos con sustratos sin inclinación o con texturas que limitan la dispersión secundaria sobre el suelo, creando un mosaico de situaciones las cuales permiten la sobrevivencia local de especies. Para obtener una respuesta más clara sobre el efecto de la pendiente se debe seleccionar un sitio con una pendiente y sustrato homogéneo, registrar la presencia y cobertura de las especies ahí presentes y estudiar el comportamiento y la morfología de esas mismas en ese mismo lugar.

En una situación real, además, los propágulos no tendrán un conjunto de caracteres *versus* otro opuesto, sino una mezcla de estos caracteres. Por eso al analizar un conjunto de especies de la comunidad se consideraron cada uno de los caracteres morfológicos como independientes y como contribuyendo en parte a la dinámica de desplazamiento.

Para elaborar un índice lo más representativo posible de cada propágulo se probaron diversas formas de calcularlo y se probaron las alternativas contra las mediciones y varias formas de resumir las mediciones para el experimento de arrastre en pendiente y para los experimentos de incorporación para dos tipos de suelos. Para calcular un índice se asigna el valor 1 a cada estado de carácter que es arrastrado (o no incorporado), el valor cero en el caso contrario, y finalmente el valor 0,5 para ambos estados de carácter que no resultaron significativos en una situación experimental particular. Esto da índices entre 0 y 9 para una estación en particular (otoño o primavera) y entre 0 y 18 al sumar las dos estaciones. También se verificó la interacción de los caracteres probando su correlación entre-sí mediante una base de datos para 51 especies (**Anexo III**). Mediante este procedimiento quedaron tres variables independientes: la textura, la excentricidad junto con la forma y el peso junto con los otros caracteres métricos. Esta información se usó para elaborar un índice ponderado considerando que, i) como la textura es independiente de los demás caracteres fue ponderado en un valor de

seis, ii) la excentricidad y la forma como son correlacionados uno con otro, a cada uno de ellos se ponderó en tres, y finalmente iii) los seis caracteres restantes correlacionados entre ellos se ponderó cada uno en el valor uno. Luego para las 51 especies descritas se obtuvieron valores de índice de entre 0 hasta 18 para estaciones separadas y entre 0 y 36 para la suma de las estaciones considerando al igual que anteriormente el valor 1 para estados de carácter arrastrados, 0 para estados no arrastrados y 0,5 para caracteres sin tendencia significativa.

Al correlacionar los diferentes índices con las mediciones reales, la única correlación significativa era entre el índice no ponderado (por correlación de caracteres) y la máxima de desplazamiento y en particular al sumar las distancias alcanzadas en otoño y primavera. La moda de desplazamiento y de incorporación no estuvieron correlacionados nunca con los índices.

Se eligió entonces este índice, que llamaremos Índice de Dispersabilidad Hipotético (IDH), y al extrapolarlo a la base de datos de 51 especies (**Anexo III**) se obtuvieron los siguientes resultados (**Fig. 5.2**). Treinta y ocho (38) especies de 51 (74,5%) presentaron un IDH de 0 hasta 6, o sea presentaron una morfología que facilita la incorporación y limita la dispersión sobre el suelo. Nueve (9) especies de 51 (17,6%) presentan un IDH de 7 hasta 11, o sea la morfología es intermedia o indefinida en cuanto al comportamiento sobre el suelo. Cuatro (4) de 51 (7,8%) presentan un IDH de 12 hasta 18, morfologías que favorecen el desplazamiento en la superficie y no la incorporación al suelo. Solo una especie presenta frutos carnosos y ésta se encuentra en la categoría 0 - 6. O sea la mayoría de las especies estudiadas no se desplazan y estarían usando una estrategia de ocupación de « área segura ». Al analizar la distribución de frecuencias de los propágulos de cada síndrome en cuanto al IDH, se encuentra (**Fig 5.3**) que para los tres síndromes, propágulos secos, dispersados por viento y balísticos un 86,7%, 70 % y 50 % respectivamente se encuentran entre 1 y 6 IDH. Luego disminuye el porcentaje al aumentar el IDH para los síndromes D y W pero para B aumenta de 20% hasta 30% en las categorías 6-11 y 11-18 IDH. Por lo tanto, muchas especies sin síndrome de dispersión y especies dispersados por viento están ocupando una estrategia de ocupación

de área segura. Las especies cuyos propágulos están dispersados balísticamente en cambio no son tan restringidas y hasta un 30% de las especies estudiadas no presentan morfología que evita la dispersión secundaria. Para estas especies balísticas puede ser poco importante ya que la dispersión primaria puede ocurrir en cualquier dirección, inclusive pendiente arriba. En el caso de las especies dispersados por viento también se hubiese esperado una independencia de la morfología ya que la dispersión primaria ocurre en cualquier dirección. En este caso pueda que la morfología dependa de otros factores como la germinación o restricciones filogenéticas ya que predominan Asteraceae en la base de datos. La existencia de tantas especies (Asteraceas) con un papus caduco pueda tener su razón en la necesidad de los propágulos de incorporarse al suelo y en realidad funcionan como propágulos secos (D).

Fig. 5.2: Frecuencia de especies según Índice de Dispersabilidad. En amarillo: categorías en que los propágulos no se arrastran; en verde: categorías intermedias; en azul: categorías en que los propágulos se arrastran.

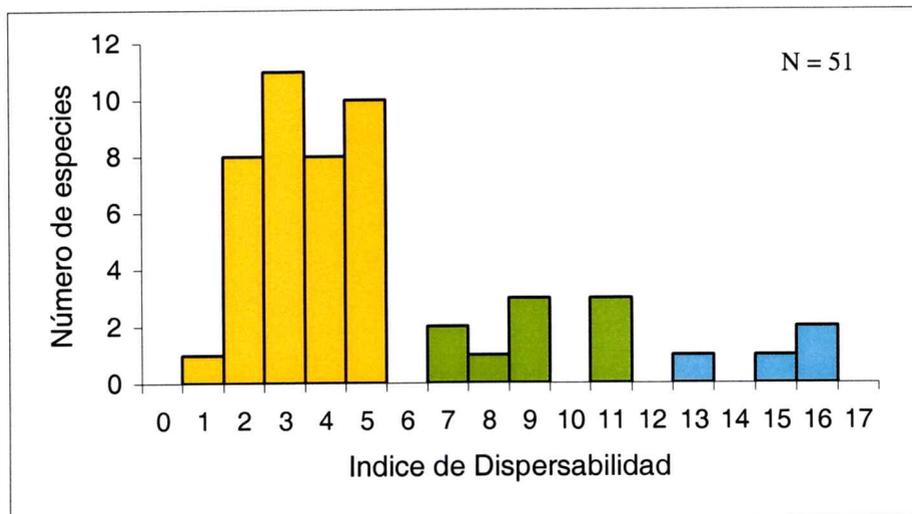
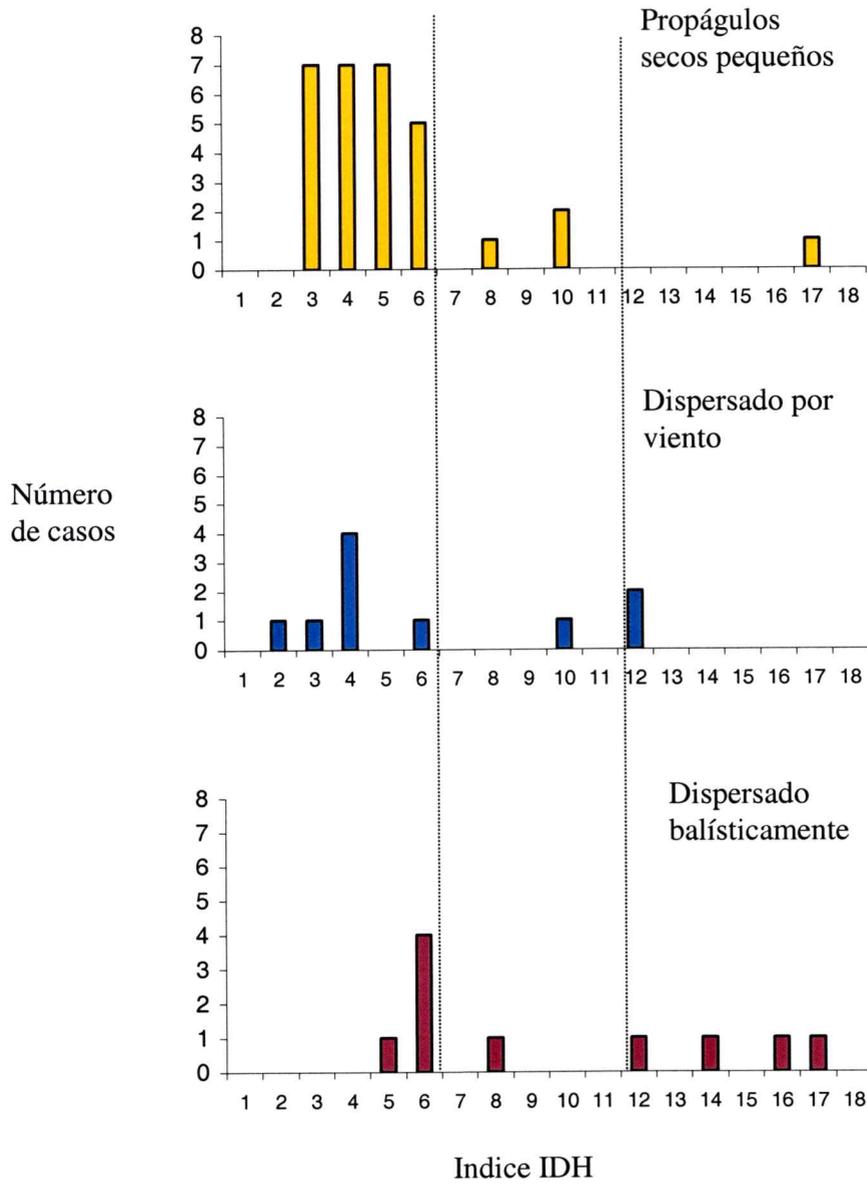


Fig 5.3 Distribución de los tres principales síndromes de dispersión en cuanto al IDH.



En este punto es necesario destacar que la categoría "D" incluye una heterogeneidad de síndromes de dispersión a un nivel de análisis más fino. Por ejemplo, algunos propágulos son sacudidos desde una cápsula que puede estar desde 5 cm a 20 cm sobre el suelo. Esto, a nivel de la regeneración de la población significa que la dispersión primaria es mucho más grande y puede ser más importante que los fenómenos de la dispersión secundaria.

De las 30 especies de la categoría "D" (Tabla 5.1) de esta base de datos (Anexo III) solo 6 carecen totalmente de dispersión primaria y todos ellos son liberados a nivel del suelo. Los índices de dispersión asociados a estas especies varían desde 3,5 hasta 16,5, o sea el comportamiento sobre la superficie del suelo es variable. Veintiún (21) especies son dispersadas a partir de cápsulas que están hasta 20 cm sobre el suelo. Nueve (9) de ellos están en la categoría de los 3 - 10 cm de altos y doce (12) desde los 10 hasta los 20 cm (excepcionalmente más) por encima del suelo. El índice de dispersión varía desde 2,5 hasta 5,5, todos propágulos tendientes a no arrastrarse y a incorporarse. Por último, en la tercera categoría están las dos especies de *Astragalus* las cuales tienen vainas muy infladas las cuales se desprenden de la planta y se dispersan por viento antes de abrir, y *Nototrichia compacta* la cual dispersa el calyx entero liberando las semillas a medida que se va rompiendo éste.

Estos resultados muestran, a nivel de un universo de 30 especies, que la altura de la inflorescencia no se relaciona con la dispersión secundaria. Incluso podría concluirse que más que evitar el arrastre en superficie, los propágulos se incorporan con facilidad siendo éste el proceso seleccionado. Si se calculan los valores promedio del índice de dispersabilidad para cada tipo de dispersión seca se encuentra que, si bien no hay una diferencia muy fuerte entre las tres categorías, la tendencia indicaría que propágulos liberados junto con estructuras maternas tienden a comportarse de manera indiferente respecto al desplazamiento en la superficie y la incorporación (IDH promedio = 7,8, s_{n-1} = 2,88, n = 3). Propágulos liberados al nivel del suelo presentan un comportamiento parecido (IDH promedio = 6,67, s_{n-1} = 5,03, n = 6). Globalmente, propágulos que son liberados desde cápsulas a una determinada altura del suelo presentan un

comportamiento tendiente hacia el no arrastre y a la incorporación (promedio IDH = 4,12, $s_{n-1} = 1,07$, $n = 21$), y al dividir estas especies por altura de liberación no cambia la tendencia.

Estas últimas especies parecieran ocupar la estrategia de ocupación de "área segura". Existe una dispersión primaria limitada, esparciendo las semillas en el vecindario de la planta madre, y de este sitio ya casi no se mueven más. Las plántulas al germinar encontrarán al menos de vez en cuando en el espacio o el tiempo las mismas condiciones favorables que permitió el desarrollo de la planta madre.

Tabla 5.1: Lista de especies con propágulos "D" según su tipo de dispersión, la altura de las inflorescencias y el IDH. Categoría de Altura de la inflorescencia: 1 = propágulos que son liberados al nivel del suelo; 2 = propágulos que son liberados entre un rango desde 3 –10 cm; 3 = propágulos que son liberados en un rango desde los 10 cm hasta 1 m. IDH: Índice de Dispensabilidad Hipotético (ver texto).

Espece	IDH	Categoría de Altura De Inflorescencia
Semillas liberadas al nivel del suelo		
<i>Azorella madreporica</i>	3,5	1
<i>Tristagma nivale</i>	3,5	1
<i>Melosperma andicola</i>	4,5	1
<i>Microsteris gracilis</i>	4,5	1
<i>Pozoa coriacea</i>	7,5	1
<i>Convolvulus demissus</i>	16,5	1
Semillas liberadas desde cápsulas en pedunculos largos sacudidos por viento o animales		
<i>Nassauvia pinnigera</i>	2,5	2
<i>Draba giliesii</i>	2,5	2
<i>Tristagma bivalva</i>	3,5	2
<i>Loasa caespitosa</i>	4,5	2
<i>Montiopsis andicola</i>	4,5	2
<i>Montiopsis cistiflora</i>	4,5	2
<i>Montiopsis sericea</i>	4,5	2
<i>Quinchamalium major</i>	4,5	2
<i>Cerastium arvensis</i>	5,5	2
<i>Madia sativa</i>	2,5	3
<i>Phacelia secunda</i>	2,5	3
<i>Nassauvia pyramidalis</i>	3,5	3
<i>Schizanthus hookeri</i>	3,5	3
<i>Silene chilensis</i>	3,5	3
<i>Zoellnerallium andinum</i>	3,5	3
<i>Luzula alerocarpus</i>	4,5	3
<i>Stachys philippiana</i>	4,5	3
<i>Calceolaria arachnoidea</i>	5,5	3
<i>Olsynium scirpoideum</i>	5,5	3
<i>Sisyrinchium arenarium</i>	5,5	3
<i>Sisyrinchium striatum</i>	5,5	3
Dispersión con estructuras maternas luego liberación de semillas		
<i>Nototrichia compacta</i>	4,5	1
<i>Astragalus arnottianus</i>	9,5	1
<i>Astragalus looseri</i>	9,5	3

C) Discusión general

En una publicación reciente, Körner (1999, p 259) planteó la misma pregunta de esta tesis para ambientes alpinos, pero desde un punto vista más amplio. “How do they (*plants*) manage to **maintain** their **presence** and expand their range into new open land?” (destacado en el original). O sea: ¿Cómo las plantas alcanzan a mantener su presencia local y expandir su rango hacia terrenos recientemente abiertos? Körner propone tres maneras:

- Invertir en la producción y la dispersión de semillas: reproducción sexual.
- Invertir en propágulos vegetativos: reproducción vegetativa.
- Quedarse donde está tanto tiempo como posible: estrategia de ocupación de espacio.

En la presente tesis se investigan los procesos involucrados en la mantención de la presencia local de las especies andinas a través de la dispersión de semillas.

El sitio elegido para el estudio es particularmente adecuado por haber sido objeto de varios estudios florísticos y comparativos anteriores (Arroyo y col. 1981, Arroyo y col. 1982, Arroyo y col. 1983, Villagrán y col. 1983, Arroyo y col. 1985, Rozzi y col. 1989, Rozzi 1990, Cavieres y col. 1998, Arroyo y col. 1999, Cavieres y Arroyo 1999b, Cavieres y col. 1999). Además existe una vegetación relativamente abierta con poco efecto como trampa de semillas. La vegetación ha sido sometida a perturbaciones (glaciaciones) y colonizaciones sucesivas y la topografía presenta altas pendientes en toda su extensión.

Es sorprendente que una zona que ha sufrido repetidas glaciaciones en el Cuaternario, seguido por una migración repetida de las especies, contenga tantas especies aparentemente sin síndrome de dispersión. En el sector santiaguino de la Cordillera de los Andes, durante la última glaciación a los 18.000-20.000 años antes del presente, la línea de nieve continua estuvo a los 3400 m s.n.m. mientras que hoy está a los 4600 m (Clapperton 1990). Además glaciaciones esporádicas habrían ocurrido hasta los 10.000 AP (Villagrán 1995). Existen trabajos en el hemisferio norte que apuntan a la existencia de rápidas migraciones de especies, incluso más rápidas de lo calculado a

partir de distancias máximas de dispersión de propágulos (Green y Johnson 1995, Cain y col. 1998, Clark 1998), y aun más sorprendente para especies sin algún mecanismo de dispersión evidente (Cain y col. 1998). Sin embargo Körner sostiene que las especies alpinas no migran (debido en parte a la ausencia de dispersión a distancia de muchos de ellos) sino que usan una estrategia de ocupación de espacio (space holder strategy) frente a cambios climáticos lo que debería llevar a especiación (radiación) por aislamiento de poblaciones (Mayr 1963). Este efecto es observado en varios géneros en Nueva Zelanda (Billings 1974). Más recientemente, mediante análisis espacial de la estructura genética de una especie de planta alpina en cojín se encontró apoyo a la hipótesis de los refugios glaciales «nunataks» en los Alpes Suizos (Stehlik y col. 2001). También Primack y Miao (1992) postulan en base a experimentos en plantas anuales que probablemente la mayoría de las plantas no son capaces de migrar frente a cambios “rápidos” en las condiciones ambientales apoyando así la teoría de Körner.

Las evidencias en la literatura parecieran entonces apuntar a la existencia de dos estrategias de desplazamiento de especies de plantas : uno de «space holders» y/o de explotadores de área seguras, especies capaces de soportar grandes variaciones de condiciones en un mismo sitio o capaces de distribuir su esfuerzo reproductivo en el tiempo de tal forma que alguno de sus descendientes encuentra el mismo sitio seguro que su madre; y otro de migratorios (fugitivos) los cuales si no disponen de un mecanismo de dispersión de semillas a distancia, si lo logran a través de la migración al azar (chance dispersal). El conjunto final de especies de plantas en un lugar y tiempo determinado es producto de, por una parte, el azar (los que pudieron sobrevivir *in situ* por «suerte» no por algún rasgo de la especie, o los que pudieron migrar aunque no tuviesen mecanismo para hacerlo) y por otra parte de los caracteres de las especies (los que pudieron sobrevivir por poseer gran plasticidad fenotípica o que pudieron migrar por poseer un mecanismo de dispersión). El azar en estos procesos pareciera ser un fenómeno de mayor magnitud de lo anteriormente sospechado.

El hecho que los ensambles de taxa han sido incorporados a una comunidad en momentos históricos diferentes y que ciertas especies han persistido a pesar de cambios

en las condiciones climáticas (Simpson y Todzia 1990, Herrera 1992, Aizen y Ezcurra 1998, Perez y col. en preparación) pareciera ratificarse además por la conclusión de que los síndromes de dispersión en los Andes están más correlacionados con atributos de historia de vida, como la forma de vida que con caracteres de la morfología a la escala del propágulo. La importancia relativa de la dispersión primaria *versus* la secundaria hace que procesos al nivel del suelo pueden limitarse a fenómenos de incorporación y de germinación.

Caracteres morfológicos como la textura, la forma, el peso, el tamaño, etc. de los propágulos no sólo tienen importancia en la dispersión y en la interacción con el suelo en cuanto a movimiento de arrastre o incorporación. Algunos caracteres son producto del efecto filogenético, otros tienen que ver con procesos fisiológicos como la germinación. Por ejemplo el posicionamiento en la superficie (Sheldon 1974, trabajos de Baskin y Baskin 1998) donde el contacto con el sustrato en cierta posición facilita la absorción de oxígeno o del agua. También la incorporación al banco de semillas (Thompson y col. 1993, Bekker y col. 1998) por requerimientos de maduración en condiciones húmedas o requerimientos de oscuridad para germinar. Otro factor puede ser mimetismo para evitar la depredación por aves, roedores y tal vez hormigas.

En conclusión, la dispersión de propágulos sobre el suelo en los Andes es en general bajo, efectivamente los propágulos que caen de la planta (D) sin asistencia de ningún mecanismo dispersor, no se mueven mucho más allá de la planta madre manteniéndose en el vecindario y ocupando un área que en esta tesis se ha llamado "área segura" que concentra sitios seguros para la germinación y el desarrollo de las plantas.

A una escala de estudio de superficie pendiente abajo de 30 cm o de la incorporación al suelo se notan pequeñas diferencias entre propágulos de especies diferentes agrupándose los caracteres grande, pesado, de área alta, redondeado, no excéntrico, largo y rugoso entre los que se dispersan más sobre la superficie y se incorporan menos en el suelo. Aquí se podría estar presenciando un trade-off entre el tamaño grande de las semillas que les confiere mayor sobrevivencia en el momento de germinar y el tamaño más chico que les confiere mayor posibilidad de incorporarse al

suelo escapando así de las condiciones más estresantes de la superficie. La alta recuperabilidad de los propágulos en la mayoría de los casos sugiere que en efecto los patrones de distribución espacial de los propágulos en cuanto a sus caracteres morfológicos son válidos. Sin embargo queda la duda de qué pasó con los propágulos no recuperados. ¿Fueron destruidos, no se detectaron al realizar el experimento, o fueron llevados más lejos por hormigas u otro agente? En este último caso su dispersión puede haber sido bastante más considerable y haber tenido consecuencias para la estructuración poblacional evitando el establecimiento de un patrón etario de cohortes en función de la pendiente o posibilitando la colonización de un nuevo sitio.



BIBLIOGRAFIA

- Aguiar, M.R. y O.E. Sala. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70:26-34.
- Aizen, M.A. y C. Ezcurra. 1998. High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America : Biogeographical origin and present ecological significance. *Ecología Austral* 8 : 217-236.
- Alliende, M.C. y A.J. Hoffmann. 1985. Plants intruding *Laretia acaulis* (Umbelliferae), a high Andean cushion plant. *Vegetatio* 60:151-156.
- Amen, R.D. 1966. The extent and role of seed dormancy in alpine plants. *Quart. Rev. Biol.* 41:271-281.
- Arroyo, M.T.K., J.J. Armesto y R. Primack. 1983. Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los andes templados de Sudamérica. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 56:159-180.
- Arroyo, M.T.K., J.J. Armesto y R. Primack. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Pl. Syst. Evol.* 149:187-203.
- Arroyo, M.T.K., J.J. Armesto y C. Villagrán. 1981. Plant phenological patterns in the high andean cordillera of central Chile. *J. Ecology* 69:205-223.
- ✕ Arroyo, M.T.K., L.A. Cavieres, C. Castor y A.M. Humaña. 1999. Persistent soil seed bank and standing vegetation at a high alpine site in the central Chilean Andes. *Oecologia* 119 :126-132.
- Arroyo, M.T.K., R. Primack y J.J. Armesto. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *Amer. J. Bot.* 69:82-97.
- Arroyo, M.T.K. y F. Squeo. 1990. Relationship between Plant Breeding Systems and Pollination. *En* Kawano S. (ed.) *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. Academic Press Limited.
- Arroyo, M.T.K., F.A. Squeo, J.J. Armesto y C. Villagrán. 1988. Effects of aridity on plant diversity in the northern Chilean Andes: results of a natural experiment. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 75:55-78.
- Augspurger, C.K. y S.E. Franson. 1987. Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area, and morphology. *Ecology* 68:27-42.
- Barry, R.G. 1981. *Mountain Weather and Climate*. Methuen & Co. Ltd. London.
- Baskin, C.C. y J.M. Baskin. 1998. *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. Pp 666.
- Bekker, R.M., J.P. Bakker, U. Grandin, R. Kalamees, P. Milberg, P. Poschlod, K. Thompson y J.H. Willems. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil : indicators of seed longevity. *Func. Ecol.* 12 : 835-842.
- Billings, W.D. 1974. Adaptations and origins of alpine plants. *Art. Alp. Res.* 6:129-142.
- Bliss, L.C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 2:405-438.
- Bliss, L.C. 1985. Alpine. *En* B.F. Chabot y H.A. Mooney (eds.) *Physiological ecology of North American plant communities*. Pp: 41-65. Chapman and Hall, New York, NY.

- Böhning-Gaese, K., B.H. Gaese y S.B. Rabemanantsoa. 1999. Importance of primary and secondary seed dispersal in the malagasy tree *Commiphora guillaumini*. *Ecology* 80 : 821-832.
- Booth, R.E. y G.H.F. Hendry. 1993. Seed viability and germination. En G.A.F. Hendry y J.P. (eds.), *Methods in Comparative Plant Ecology. A laboratory manual*. Pp 10-13. Chapman & Hall.
- Brandes, D. y C. Evers. 1999. Germination of seeds under water: a strategy only for waterborne alpine and subalpine plants? *Braunschweiger Naturkundliche Schriften*, 5: 947-953.
- Brink, V.C. 1964. Plant establishment in the high snowfall alpine and subalpine regions of British Columbia. *Ecology* 45:431-438.
- Cain, M., B.G. Milligan y A.E. Strand. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *Am. J. Bot.* 87 :1217-1227.
- Cain, M.L., H. Damman y A. Muir. 1998. Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecol. Monogr.* 68 : 325-347.
- Callaghan, T.V. y U. Emanuelsson. 1985. Population structure and processes of tundra plants and vegetation. En White, J. (ed.), *The Population Structure of Vegetation*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp 399-439.
- Cavieres, L.A. 1999. Bancos de semillas persistentes : modelos de germinación retardada y su aplicación en ambientes alpinos. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72 : 457-466.
- Cavieres, L.A. y M.T.K. Arroyo. 1999a. Tasa de enfriamiento adiabático del aire en el valle del Río Molina, Provincia de Santiago, Chile central (33°S). *Rev. Geográfica de Chile Terra Australis* 44 :79-86.
- Cavieres, L.A. y M.T.K. Arroyo. 1999b. Bancos de semillas en *Pacelia secunda* J.F. Fmelin (Hydrophyllaceae): variación altitudinal en los Andes de Chile central (33°S). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72 : 569-577.
- X Cavieres, L.A., C. Papic y C. Castor. 1999. Variación altitudinal en los síndromes de dispersión de semillas de la vegetación andina de la cuenca del Río Molina, Chile central (33°S). *Gayana Bot.* 56(2): 115-123.
- Cavieres, L.A., A. Peñaloza, C. Papic y M. Tambutti. 1998. Efecto nodriza del cojín *Laretia acaulis* (Umbelliferae) en la zona alto-andina de Chile central. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 71:337-347.
- Chambers, J.C. 1989. Seed viability of alpine species: variability within and among years. *J. Range Manag.* 42:304-308.
- Chambers, J.C. 1993. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. *Ca. J. Bot.* 71:471-485.
- Chambers, J.C. 1995. Disturbance, life history strategies, and seed fates in alpine herbfield communities. *Am. J. Bot.* 82:421-433.
- Chambers, J.C. 2000. Seed movements and seedling fates in disturbed sagebrush steppe ecosystems: implications for restoration. *Ecol. Appl.* 10:1400-1413.
- Chambers, J.C., J.A. MacMahon y J.A. Haefner. 1991. Seed entrapment in alpine ecosystems: effects of soil particle size and diaspore morphology. *Ecology* 72:1668-1677.

- Chambers, J.C. y J.A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25:63-292.
- Clapperton, C.H. 1990. The quaternary glaciation of Chile: a review. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 67:369-383.
- Clark, J.S. 1998. Why trees migrate so fast : confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *Am. Nat.* 152:204-224.
- Clark, J.S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin y J. HilleRisLambers. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80:1475-1494.
- Cody, M.L. y J. McC. Overton. 1996. Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. *J. Ecol.* 84:53-61.
- Emig, W., S. Scheuring y P. Leins. 2000. Seed dispersal in the genus *Silene* (Caryophyllaceae). *Botanische Jahrbuch für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 122:481-502.
- Eriksson, O., E.M. Friis y P. Lofgren. 2000. Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the early Cretaceous to the late Tertiary. *Am. Nat.* 156:47-58.
- Frantzen N.M.L.H.F. y F. Bouman. 1989. Dispersal and growth form patterns of some zonal páramo vegetation types. *Acta. Bot. Neerl.* 38: 449-465.
- Freas, K.E. y P.R. Kemp. 1983. Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. *J. Ecol.* 71:211-217.
- Gómez, C. y X. Espadaler. 1998. Myrmecochorous dispersal distances: a world survey. *J. Biogeog.* 25: 573-580.
- Gómez-García, D., C.E. Borghi y S.M. Giannoni. 1995. Vegetation differences caused by pine vole mound building in subalpine plant communities in the Spanish Pyrenees. *Vegetatio* 117: 61-67.
- Gross, K.L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *J. Ecol.* 78:1079-1093.
- Green, R.H.. 1979. Sampling design and statistical methods for environmental Biologists. Pp 257. John Wiley & Sons.
- Green, D.F. y E.A. Johnson. 1995. Long-distance wind dispersal of tree seeds. *Ca. J. Bot.* 73:1036-1045.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: th importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52:107-145.
- Grubb, P.J. 1985. Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalisation. *En* White, J. (ed.), *The Population Structure of Vegetation*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp 595-621.
- Haig D. 1996. The pea and the coconut : seed size in safe sites. *TREE* 11: 1-2.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York.
- Herrera, C. M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patters: character syndromes in mediterranean woody plants. *Am. Nat.* 140:421-446.
- Hoffmann, A.J., y J.J. Armesto. 1995. Modes of seed dispersal in the mediterranean regions in Chile, California, and Australia. *En* M.T. Kalin Arroyo, P.H. Zedler y

- M.D. Fox (eds.), Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia. Springer Verlag. Pp 289-310.
- Holmgren, M., A. M. Segura y E.R. Fuentes. 2000. Limiting mechanisms in the regeneration of the Chilean matorral. *Pl. Ecol.* 147:49-57.
- Hoshizaki, K. W. Suzuki y T. Nakashizuka. 1999. Evaluation of secondary dispersal in a large seeded tree *Aesculus turbinata*: A test of directed dispersal. *Pl. Ecol.* 144 : 167-176.
- Howe, H.F. 2000. No question: seed dispersal matters. *Trends Ecol. Evol.* 15 :434-436.
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-228.
- Hughes, L., M. Dunlop, K. French, M.R. Leishman, B. Rice, L. Rodgerson y M. Westoby. 1994. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *J. Ecol.* 82:933-950.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monog.* 54:187-211.
- Ingersoll, C.A. y M.V. Wilson. 1993. Buried propagule bank of a high subalpine site: microsite variation and comparisons with aboveground vegetation. *Can. J. Bot.* 71:712-717.
- Ives, J.D. y R.G. Barry. 1974. *Arctic and Alpine Environments*. Methuen & Co. Ltd. London.
- Johnson, P.L. y W.D. Billings. 1962. The alpine vegetation of the Beartooth Plateau in relation to cryopedogenic processes and patterns. *Ecol. Monog.* 32:105-135.
- Jumpponen, A., H. Väre, K.G. Mattson, R. Ohtonen y J.M. Trappe. 1999. Characterization of « safe sites » for pioneers in primary succession on recently deglaciated terrain. *J. Ecol.* 87 : 98-105.
- Körner, C. 1999. *Alpine Plant life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg. Pp 338.
- Kot, M., M.A. Lewis y P. Van den Driessche. 1995. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* 77 :2027-2042.
- Leck, M.A., V.T. Parker y R.L. Simpson. (eds.) 1989. *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press. Pp 462.
- Leishman, M. y M. Westoby. 1994. Hypotheses on seed size : tests using the semiarid flora of western New South Wales, Australia. *Am. Nat.* 143: 890-906.
- Leishman, M. y M. Westoby. 1998. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Funct. Ecol.* 12: 480-485.
- Levesque, E. 2001. Small scale plant distribution within a polar desert plateau, central Ellesmere Island, Canada. *Ecoscience* 8: 350-358.
- Lord, J., M. Westoby y M. Leishman. 1995. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism, and adaptation. *Am. Nat.* 146(3): 349-364.
- Marchand, P.J. y D.A. Roach. 1980. Reproductive strategies of pioneering alpine species: seed production, dispersal, and germination. *Art. Alp. Res.* 12:137-146.
- Matlack, G.R. 1986. Diaspore size, shape, and fall behavior in wind-dispersed plant species. *Amer. J. Bot.* 74 :1150-1160.
- Mayr E. 1962. *Animal species and evolution*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press.

- McGraw, J.B. y M.C. Vavrek. 1989. The role of Buried viable seeds in Artic and Alpine communities. *En* : Leck, M.A., V.T. Parker y R.L. Simpson. (eds.) Ecology of Soil Seed Banks. Academic Press. Pp 462.
- Molina-Montenegro, M.A., C. Torres, M.J. Parra y L. Cavieres. 2000. Species association with the cushion *Azorella trifurcata* (Gaertn.) Hook. (Apiaceae) in the high Andes of central Chile (37°S). *Gayana Bot.* 57 : 161-168.
- Morin, H. y S. Payette. 1988. Buried seed populations in the maontane, subalpine, and alpine belts of Mont Jacques-Cartier, Quebec. *Can. J. Bot.* 66 :101-107.
- Nathan, R. Y H. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree* 15 :278-285.
- Nathan, R., U.N. Safriel y I. Noy-Meir. 2001. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology* 82 :374-388.
- Neubert, M.G. y H. Caswell. 2000. Demography and Dispersal: calculation and sensitivety analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology* 81 : 1613-1628.
- Nuñez, C.I., M.A. Aizen y C. Ezcurra. 1999. Species associations and nurse plant effects in patches of high-Andean vegetation. *J. Veg. Sci.* 10 : 357-364.
- Oakwood, M., E. Jurado, M. Leishman & M. Westoby. 1993. Geographic ranges of plant species in relation to dispersal morphology, growth form and diaspore weight. *J. Biogeo.* 20: 563-572.
- Ouberg, N.J., Y. Piquot y J.M. Van Groenendael. 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *J. Ecol.* 87 :551-568.
- Peart, M.H. 1984. The effects of morphology, orientation and position of grass diaspores on seedling survival. *J. Ecol.* 72:437-453.
- ✓ Perez, M.F., D. Rougier, C. Castor y M.K. Arroyo. 2001. Análisis del espectro de dispersión de la flora leñosa de la zona mediterránea de Chile dsde una perspectiva historica. En preparación.
- Primack, R.B. y S.L. Miao. 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Cons. Biol.* 6 :513-519.
- Pugnaire, F.I., P. Haase y J. Puigdefábregas. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77(5): 1420-1426.
- Roach, D.A. & P.J. Marchand. 1984. Recovery of alpine disturbances: early growth and survival in populations of the native species, *Arenaria groenlandica*, *Juncus trifidus*, and *Potentilla tridentata*. *Art. Alp. Res.* 16:37-43.
- Rozzi, R. 1990. Periodo de floración y especies polinizadores en poblaciones de *Anarthrophyllum cumingii* y *Chuquiraga oppositifolia* que crecen sobre laderas de exposición norte y sur. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Rozzi, R., J.D. Molina y P. Miranda. 1989. Microclima y periodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar en los Andes de Chile central. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 62:75-84.
- Santibañez, F. y J.M. Uribe. 1990. Atlas agroclimático de Chile. Regiones V y Metropolitana. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Santiago de Chile.

- Scherff, E.J., C. Galen y M.L. Stanton. 1994. Seed dispersal, seedling survival and habitat affinity in a snowbed plant: limits to the distribution of the snow buttercup, *Ranunculus adoneus*. *Oikos* 69:405-413.
- Sheldon, J.C. 1974. The behavior of seeds in soil. III The influence of seed morphology and the behaviour of seedlings on the establishment of plants from surface-lying seeds. *J. Ecol.* 62:47-66.
- Sheldon, J.C. y Burrows. 1973. The dispersal effectiveness of the achene-pappus units of selected Compositae in steady winds with convection. *New Phyt.* 72:665-675.
- Simpson B.B. y C.A. Todzia. 1990. Patterns and processes in the development of the high andean flora. *Am. J. Bot.* 77:1419-1432.
- Sohlberg, E.H. y L.C. Bliss. 1984. Microscale pattern of vascular plant distribution in two high artc plant communities. *Can. J. Bot.* 62:2033-2042.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3d ed. Pp 887. W.H. Freeman and Company.
- Spence, J.R. 1990. Seed rain in grassland, herffield, snowbank and fellfield in the alpine zone, Craigieburn Range, South Island, New Zealand. *NZ J.Bot.* 28:439-450.
- Spira, T.P. 1986. Alpine annual plant species in the White Mountains of Eastern California. *Madroño* (34):315-323.
- Stehlik, I., J.J. Schneller y K. Bachmann. 2001. Resistance or emigration: response of the high-alpine plant *Eritrichium nanum* (L.) Gaudin to the ice age within the central Alps. *Mol. Ecol.* 10 : 357-370.
- Stöcklin, J y E. Bäumler. 1996. Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. *J. Veg. Sci.* 7 :45-56.
- Theide, D.A. y C.K. Augspurger. 1996. Intraspecific variation in seed dispersion of *Lepidium campestre* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* 83:856-866.
- Thompson, K. y J.P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67:893-921.
- Thompson, K, S.R. Band y J.G. Hodgeson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Func. Ecol.* 7: 236-241.
- van der Pijl, P. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer-Verlag. 3 ed. Pp 214.
- van der Valk, A.G. 1992. Establishment, colonisation and persistence. *En: Glenn Lewin, D.C., R.K. Peet y T.T. Veblen (eds.) Plant succession*. Chapman & Hall. Pp352.
- Vander Wall, S.B. y J.W. Joyner. 1998. Secondary dispersal by wind of winged pine seeds across the ground surface. *Am. Mid, Nat.* 139 : 365-373.
- van Tooren, B.F. 1988. The fate of seeds after dispersal in chalk grassland: the role of the bryophyte layer. *Oikos* 53:41-48.
- Venable, L. y J.S. Brown. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.* 131: 360-384.
- Villagrán, C. 1995. Quaternary History of the Mediterranean Vegetation of Chile. *En M.T. Kalin Arroyo, P.H. Zedler y M.D. Fox (eds.), Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia*. Springer Verlag. Pp 3-20.

- Villagrán, C., J.J. Armesto y R. Leiva. 1986. Recolonización postglacial de Chiloé insular: Evidencias basadas en la distribución geográfica y los modos de dispersión de la flora. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 59:19-39.
- Villagrán, C., M.T.K. Arroyo y C. Marticorena. 1983. Efectos de la desertización en la distribución de la flora andina de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 56:137-157.
- Villagrán, C. y L.F. Hinojosa. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Rev. Ch. Hist. Nat.* 70:241-267.
- Walker, L.R. y F.S. Chapin. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50:131-135.
- Webb, C. 1998. The selection of pollen and seed dispersal in plants. *Pl. Sp. Biol.* 13 : 57-67.
- Welden, C. 1985. Structural pattern in alpine tundra vegetation. *Am. J. Bot.* 72:120-134.
- Wenny, D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evol. Ecol. Res.* 3 :51-74.
- Westoby, M., M. Leishman y J. Lord. 1997. Comparative ecology of seed size and dispersal. *En* : J. Silvertown, M. Franco y J.L. Harper. *Ecology, Phylogeny and Evolution*. Cambridge University Press.
- Westoby, M., B. Rice y J. Howell. 1990. Seed size and plant growth form as factors in dispersal spectra. *Ecol.* 71: 1307-1315.
- Westelaken, I.L. y M.A. Maun. 1985. Spatial pattern and seed dispersal of *Lithospermum caroliniense* on Lake Huron sand dunes. *Can. J. Bot.* 63:125-132.
- White, S.E. 1981. Alpine mass movement forms (non catastrophic): classification, description, and significance. *Art. Alp. Res.* 30:127-137.
- Wied, A., y C. Galen. 1998. Plant parental care: conspecific nurse effects in *Frasera speciosa* and *Cirsium scopulorum*. *Ecology* 79: 1657-1668.
- Wilkinson, D.M. 1997. Plant colonization: are wind dispersed seeds really dispersed by birds at larger spatial and temporal scales? *J. Biogeog.* 24: 61-65.
- Willson, M.F. 1992. The ecology of seed dispersal. *En* M. Fenner (ed.) *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Pp:61-85. CAB International.
- Willson, M.F., B.L. Rice y M. Westoby. 1990. Seed dispersal spectra: a comparison of temperate plant communities. *J. Veget. Sci.* 1:547-562.
- Wood, D.M. y R. del Moral. 1987. Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on Mount St Helens. *Ecol.* 68: 780-790.
- Wood, D.M. y R. del Moral. 2000. Seed rain during early primary succession on Mount St. Helens, Washington. *Madroño* 47 :1-9.
- Zardini, E. 1992. *Madia sativa* Mol. (Asteraceae-Helitheae-Madiinae): An ethnobotanical and Geographical disjunct. *E. Bot.* 46:34-44.

Anexo I

Lista de especies del sector de Farellones - Valle Nevado - La Parva.

Especies de la vegetación zonal (N = 139) y algunos de sus características biológicas.

Espece	Familia	Categoría de propagulo	Forma de Vida	Pisos	
GYMNOSPERMAE					
<i>Ephedra andina</i> Poepp. Ex C.A. Mey.	EPHEDRACEAE	f	Arb	1	2
ANGIOSPERMAE-MONOCOTYLEDONEA					
<i>Zoellnerallium andinum</i> (Poepp.) Crosa	ALLIACEAE	d	Hp-geo	1	2
<i>Alstroemeria pallida</i> Graham	ALSTROEMERACEAE	b	Hp-geo	1	2
<i>Alstroemeria spathulata</i> K.PrésI	ALSTROEMERACEAE	b	Hp-geo		2
<i>Rhodophiala rhodolirion</i> (Baker) Traub	AMARYLLIDACEAE	w	Hp-geo	1	2
<i>Bromus sp.</i>	GRAMINEAE	w	an	1	2
<i>Hordeum sp.</i>	GRAMINEAE	w	an		2
<i>Poa sp1</i>	GRAMINEAE	w	an	1	2
<i>Stipa sp1</i>	GRAMINEAE	w			2
<i>Olsynium junceum</i> (E.Meyer ex K.Presl) Goldbl.	IRIDACEAE	d	Hp-geo	1	2
<i>Olsynium philippii</i> (Klatt) Goldbl.	IRIDACEAE	d	Hp-geo	1	
<i>Olsynium scirpoideum</i> (Poepp.) Goldbl.	IRIDACEAE	d	Hp-geo	1	2
<i>Sisyrinchium arenarium</i> Poepp.	IRIDACEAE	d	Hp-geo	1	
<i>Sisyrinchium cuspidatum</i> Poepp.	IRIDACEAE	d	Hp-geo	1	
<i>Sisyrinchium striatum</i> J.E. Sm.	IRIDACEAE	d	Hp-geo	1	
<i>Solenomelus sisyrinchium</i> (Grisbe) Ph ex Di.	IRIDACEAE	d	Hp-geo	1	2
<i>Luzula alopecurus</i> A.N. Desv.	JUNCACEAE	d	Hp		2
<i>Tristagma nivalis</i>	LILIACEAE	d	Hp-geo		2
<i>Tristagma bivalve</i>	LILIACEAE	d	Hp-geo		2
ANGIOSPERMAE-DICOTYLEDONEA					
<i>Cynanchum mucronatum</i> (Dcne.) Reich	ASCLEPIADACEAE	w	Hp-vol	1	2
<i>Cynanchum nummularifolium</i> Hook. et Arn	ASCLEPIADACEAE	w	arb		2
<i>Berberis empetrifolia</i> (Lam.)	BERBERRIDACEAE	F	arb	1	2
<i>Berberis montana</i> Gay	BERBERRIDACEAE	F	arb	1	
<i>Cryptantha sp.</i>	BORAGINACEAE	d	an		2
<i>Plagiobothrys sp.</i>	BORAGINACEAE	d	an		3
<i>Eriosyce curvispina</i> (Bert. ex Colla) Katt. var. <i>curvispina</i>	CACTACEAE	d	arb	1	
<i>Nastanthus caespitosus</i> (Phil.) Reiche.	CALYCERACEAE	w	Hp		3
<i>Nastanthus spathulatus</i> (Phil.) Miers.	CALYCERACEAE	w	Hp		3
<i>Silene chilensis</i> (Naudin) Bocquet	CARYOPHYLLACEAE	d	Hp-coj		2
<i>Cerastium arvense</i> L.	CARYOPHYLLACEAE	d	an	1	2
<i>Chenopodium philippianum</i> Aellen	CHENOPODIACEAE	d	an		2
<i>Calopappus acerosus</i> Meyen.	COMPOSITAE	w	Hp-coj		2
<i>Chaetanthera euphrasiodes</i> (DC.) Meigen	COMPOSITAE	w	an	1	2
<i>Chaetanthera lycopodioides</i> (Remy) Cabr.	COMPOSITAE	w	an		3
<i>Chaetanthera microphylla</i> (Cass.) Hook. et Arn	COMPOSITAE	w	an	1	
<i>Chaetanthera pentacaenoides</i> (Phil.) Hauman	COMPOSITAE	w	an		3
<i>Chaetanthera planiseta</i> Cabr.	COMPOSITAE	w	an	1	2
<i>Chaetanthera pusilla</i> (D.Don) Hook. et Arn	COMPOSITAE	w	an		3
<i>Chuiraga oppositifolia</i> D.Don	COMPOSITAE	w	arb	1	2
<i>Erigeron andicola</i> DC.	COMPOSITAE	w	Hp		3
<i>Gamochoeta sp.</i>	COMPOSITAE	w	an	1	2
<i>Haplopappus anthyloides</i> Meyen et Walp.	COMPOSITAE	w	Hp-coj	1	2
<i>Haplopappus schumannii</i> (Kuntze) Br. et Clark	COMPOSITAE	w	Hp	1	
<i>Haplopappus sp.</i>	COMPOSITAE	w	Hp-coj		3
<i>Hypochoeris sp.</i>	COMPOSITAE	w	Hp		2
<i>Leucheria floribunda</i> DC	COMPOSITAE	w	Hp	1	
<i>Leucheria salinae</i> (Remy) Hieron	COMPOSITAE	w	Hp		3

<i>Leucheria sp.</i>	COMPOSITAE	w	Hp	1	2
<i>Madia sativa</i> Mol.	COMPOSITAE	d	an	1	
<i>Mutisia sinuata</i> Cav.	COMPOSITAE	w	arb-vol	1	2
<i>Mutisia subulata</i> Ruiz et Pav. f. <i>rosmarinifolia</i> (Poepp. et Endl.) Cabr.	COMPOSITAE	w	arb-vol	1	
<i>Nardophyllum lanatum</i> (Meyen) Cabr.	COMPOSITAE	w	arb	1	
<i>Nassauvia aculeata</i> (Less) Poepp. et Endl.	COMPOSITAE	w	Hp-coj	1	2
<i>Nassauvia lagascae</i> (D.Don) Meigen.	COMPOSITAE	w	Hp	2	3
<i>Nassauvia looseri</i> Cabr.	COMPOSITAE	w	Hp-coj	1	2
<i>Nassauvia pinnigera</i> D. Don	COMPOSITAE	d	Hp		3
<i>Nassauvia pyramidalis</i> Meyen.	COMPOSITAE	d	Hp	2	3
<i>Perezia carthamoides</i> (D.Don) Hook. et Arn.	COMPOSITAE	w	Hp	1	2
<i>Perezia nutans</i> Less.	COMPOSITAE	w	Hp	1	
<i>Senecio bustillosianus</i> Remy.	COMPOSITAE	w	Hp		2
<i>Senecio crithmoides</i> Hook. et Arn.	COMPOSITAE	w	Hp		3
<i>Senecio davilae</i> Phil.	COMPOSITAE	w	Hp	1	
<i>Senecio erucaeformis</i> Remy	COMPOSITAE	w	Hp	1	2
<i>Senecio francisci</i> Phil.	COMPOSITAE	w	Hp	1	
<i>Senecio looseri</i> Cabr.	COMPOSITAE	w	Hp		2
<i>Senecio pentaphyllum</i> Phil.	COMPOSITAE	w	Hp	1	2
<i>Senecio renjifoanus</i> Phil.	COMPOSITAE	w	Hp	1	
<i>Taraxacum officinale</i> (ex Wiss) Weber.	COMPOSITAE	w	Hp	1	2
<i>Convolvulus demissus</i> Choisy	CONVOLVULACEAE	d	Hp-geo	1	
<i>Cardemine glacialis</i> (G. Forster) DC. Cruc.	CRUCIFERAE	d	an		2
<i>Draba gilliesii</i> Hook. et Arn.	CRUCIFERAE	d	Hp		3
<i>Menonvillea hookeri</i> Rollins.	CRUCIFERAE	w	Hp		2
<i>Menonvillea linearis</i> DC	CRUCIFERAE	w	Hp		2
<i>Thlaspi magellanicum</i> Comm. ex Poir.	CRUCIFERAE	d	an		2
<i>Euphorbia collina</i> Phil.	EUPHORBIACEAE	b	Hp	1	2
<i>Geranium sessiliflorum</i> Cav.	GERANIACEAE	b	Hp		3
<i>Phacelia cumingii</i> (Benth.) A. Gray	HYDROPHYLLACEAE	d	an	1	
<i>Phacelia secunda</i> J.F.Gmel.	HYDROPHYLLACEAE	d	Hp	1	2
<i>Stachys philippiana</i> Vatke	LABIATAE	d	Hp	1	2
<i>Wendtia gracilis</i> Meyen	LEDOCARPACEAE	f	arb	1	
<i>Caiophora coronata</i> (Gill. ex Arn.) Hook. et Arn.	LOASACEAE	w	Hp		3
<i>Loasa caespitosa</i> Phil.	LOASACEAE	w	Hp		2
<i>Loasa pallida</i> Gill. ex Arn.	LOASACEAE	w	an	1	
<i>Nototriche compacta</i> (A.Gray) A.W.Hill	MALVACEAE	d	Hp-coj		3
<i>Gayophytum humile</i> A.H.L.Juss	ONAGRACEAE	d	an		2
<i>Oxalis sp.</i>	OXALIDACEAE	b	Hp		3
<i>Oxalis squamata</i> Zucc.	OXALIDACEAE	b	Hp		2
<i>Adesmia capitellata</i> (Clos) Haum.	PAPILIONACEAE	w	Hp		3
<i>Adesmia conferta</i> Hook. et Arn	PAPILIONACEAE	m	Hp	1	2
<i>Adesmia hystrix</i> Phil.	PAPILIONACEAE	w	arb		3
<i>Adesmia montana</i> Phil.	PAPILIONACEAE	h	Hp	1	
<i>Adesmia radicefolia</i> Clos	PAPILIONACEAE	m	Hp	1	2
<i>Anarthrophyllum cumingii</i> (Hook. et Arn.) Phil.	PAPILIONACEAE	b	arb	1	2
<i>Anarthrophyllum gayanum</i> (A.Gray) Jacks.	PAPILIONACEAE	d	Hp-coj		2
<i>Astragalus arnotianus</i> (Gilles) Reich	PAPILIONACEAE	d	Hp		2
<i>Astragalus curvicaulis</i> (Clos) Reich	PAPILIONACEAE	d	Hp	1	
<i>Astragalus looseri</i> I.M. Johnston	PAPILIONACEAE	d	Hp	1	
<i>Lathyrus subandinus</i> Phil.	PAPILIONACEAE	d	Hp	1	
<i>Lupinus microcarpus</i> Sims	PAPILIONACEAE	b	an	1	
<i>Anisomeria coriacea</i> D. Don	PHYTOLACCACEAE	f	Hp	1	
<i>Plantago uniglumis</i> Wallr. Ex Walp.	PLANTAGINACEAE	d	Hp	1	2
<i>Collomia biflora</i> (Ruiz et Pav.) Brand.	POLEMONACEAE	d	an	1	
<i>Microsteris gracilis</i> (Dougl. ex Hook) Green	POLEMONACEAE	d	an	1	2
<i>Calandrinia uspallatensis</i>	PORTULCACEAE	d	an	1	2
<i>Montiopsis andicola</i> (Gillies ex Hook. et Arn.) D.I. Ford	PORTULCACEAE	d	an	1	2
<i>Montiopsis cistiflora</i> (Gillies ex Arn.) D.I. Ford	PORTULCACEAE	d	an		2
<i>Montiopsis modesta</i> (Phil.) D.I. Ford	PORTULCACEAE	d	an		2
<i>Montiopsis sericea</i> (Hook et Arn.) D.I. Ford	PORTULCACEAE	d	an	2	3
<i>Barneoudia chilensis</i> Gay	RANUNCULACEAE	w	Hp-geo	1	
<i>Barneoudia mayor</i> Phil.	RANUNCULACEAE	w	Hp-geo		3
<i>Acaena alpina</i> Poepp. Ex Walpers	ROSACEAE	h	Hp	1	
<i>Acaena splendens</i> Hook. et Arn.	ROSACEAE	h	Hp	1	2

<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz et Pav.	ROSACEAE	h	Hp	1	2	
<i>Tetraglochin alatum</i> (Gillies ex Hook. et Arn.) Kuntze	ROSACEAE	w	arb	1		
<i>Galium gilliesii</i> Hook. et Arn.	RUBIACEAE	w	Hp			3
<i>Oreopolus glacialis</i> (Poepp.) Richardi	RUBIACEAE	d	Hp-coj			3
<i>Quinchamalium major</i>	SANTALACEAE	d	Hp	1		
<i>Quinchamalium parviflorum</i> Phil.	SANTALACEAE	d	an	1	2	
<i>Ribes polyanthus</i> Phil.	SAXIFRAGACEAE	f	arb	1	2	
<i>Calceolaria arachnoidea</i> Graham	SCROPHULARACEAE	d	Hp	1	2	
<i>Calceolaria purpurea</i> Graham.	SCROPHULARACEAE	d	Hp	1		
<i>Melosperma andicola</i> Benth.	SCROPHULARACEAE	d	Hp		2	
<i>Nicotiana corymbosa</i> Remy	SOLANACEAE	d	an	1	2	
<i>Schizanthus grahami</i> Gill. Ex Hook.	SOLANACEAE	d	an	1	2	
<i>Schizanthus hookeri</i> Gill. Ex Graham	SOLANACEAE	d	an		2	
<i>Tropaeolum polyphyllum</i> Cav.	TROPAEOLACEAE	d	Hp-geo		2	
<i>Tropaeolum sessilifolium</i> Poepp. et Endl.	TROPAEOLACEAE	d	an	1		
<i>Azorella madreporica</i> Clos.	UMBELLIFERAE	d	Coj			3
<i>Azorella monantha</i> Clos.	UMBELLIFERAE	d	Coj			3
<i>Bowlesia tropaeolifolium</i> Gill. ex Hook.	UMBELLIFERAE	d	Hp-vol	1	2	
<i>Laretia acaulis</i> (Cav.) Gill. ex Hook.	UMBELLIFERAE	w	Coj		2	
<i>Pozoa coriacea</i> Lag.	UMBELLIFERAE	d	Hp		2	
<i>Sanicula graveolens</i> Poepp. ex DC.	UMBELLIFERAE	h	Hp	1	2	
<i>Valeriana graciliceps</i> Clos	VALERIANACEAE	w	Hp	1		
<i>Valeriana hornschuchiana</i> Walp.	VALERIANACEAE	w	Hp		2	
<i>Diostea juncea</i> (Gill. et Hook.) Miers	VERBENACEAE	d	Arb	1		
<i>Junelia</i> sp.	VERBENACEAE	d	Hp	1		
<i>Viola atropurpurea</i> Leyb.	VIOLACEAE	b	Hp			3
<i>Viola philippi</i> Leyb.	VIOLACEAE	b	Hp		2	

Leyenda:

Categoría de propágulo f = pequeño carnoso
 (según Hoffmann & Armesto 1995) d = pequeño seco
 w = con alas, plumulas etc...
 b = ballístico
 h = ganchos, espinas etc...
 m = múltiple en una planta

Forma de Vida an = hierba anual
 Hp = hierba perenne
 arb = arbustivo
 geo = geófito
 coj = cojín
 vol = voluble

Piso: 1 = sub andino (2200-2500/2700)
 2 = andino inferior (2500-3100)
 3 = andino superior (3100-3600)

Anexo II

Dinámica de germinación de especies germinadas.

Especies germinadas en experimento de germinación

Réplicas: repeticiones del experimento.

N germinados de 25 por réplica: número de semillas germinadas de un total de 25 para cada réplica.

% germinado corregido por viabilidad: N germinados dividido por 25, multiplicado por la viabilidad en laboratorio y multiplicado por 100.

Promedio y desviación estandar calculado por fecha y por especie.

Fechas de registro de germinación: sep. = septiembre de 1996; oct. = octubre de 1996. Solo se muestran fechas donde hubo germinación.

Especie	Replica	N germinados de 25 por réplica					% germinado corregido por viabilidad					Promedio y desviación estándar							
		10-Sep	15-Sep	20-Sep	25-Sep	18-Oct	10-Sep	15-Sep	20-Sep	28-Sep	18-Oct	TOTAL	10-Sep	15-Sep	20-Sep	25-Sep	18-Oct	Total	
<i>Adernia radicefolia</i>	901	0	3	0	0	0	0.00	13.95	0.00	0.00	0.00	13.95	0	12.21	0	0	0	promedio 12.21 Var. 0	promedio 12.21 Var. 0
	902	0	1	0	0	0	0.00	4.65	0.00	0.00	0.00	4.65	0	9.61	0	0	0	promedio 9.61 Var. 0	promedio 9.61 Var. 0
	903	0	3	0	0	0	0.00	13.95	0.00	0.00	0.00	13.95	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	907	0	6	0	0	0	0.00	27.91	0.00	0.00	0.00	27.91	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	908	0	1	0	0	0	0.00	4.65	0.00	0.00	0.00	4.65	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	909	0	2	0	0	0	0.00	9.30	0.00	0.00	0.00	9.30	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
<i>Astragalus erioblanhus</i>	911	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	912	0	5	0	0	0	0.00	23.26	0.00	0.00	0.00	23.26	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	901	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	902	0	1	0	0	0	0.00	9.52	0.00	0.00	0.00	9.52	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	903	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	907	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
<i>Calliantia difera</i>	908	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	909	0	0	0	1	0	0.00	0.00	0.00	9.52	9.52	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	911	0	4	0	0	0	0.00	38.10	0.00	0.00	0.00	38.10	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	912	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	902	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	903	0	17	0	0	0	0.00	68.00	0.00	0.00	0.00	68.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
<i>Madia sativa</i>	911	23	0	0	0	0	92.00	0.00	0.00	0.00	0.00	92.00	23	42.00	0	0	0	promedio 42.00 Var. 0	promedio 42.00 Var. 0
	912	0	25	0	0	0	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	100.00	46	50.23	0	0	0	promedio 50.23 Var. 0	promedio 50.23 Var. 0
	901	17	0	0	0	0	113.33	0.00	0.00	0.00	0.00	113.33	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	902	0	7	0	0	0	0.00	46.67	0.00	0.00	0.00	46.67	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	903	0	9	0	0	0	0.00	60.00	0.00	0.00	0.00	60.00	48.33	49.17	0	0	0.83	promedio 49.17 Var. 0	promedio 49.17 Var. 0.83
	907	0	10	0	0	0	0.00	66.67	0.00	0.00	0.00	66.67	67.31	53.56	0	0	2.36	promedio 53.56 Var. 0	promedio 53.56 Var. 2.36
<i>Microrhiza gracilis</i>	908	0	9	0	0	0	0.00	60.00	0.00	0.00	0.00	60.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	909	19	0	0	0	1	126.67	0.00	0.00	6.67	133.33	0	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	911	22	0	0	0	0	146.67	0.00	0.00	0.00	146.67	0	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	912	0	24	0	0	0	0.00	160.00	0.00	0.00	0.00	160.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	901	17	0	0	1	0	69.39	0.00	0.00	4.08	73.47	0	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	902	0	15	0	0	0	0.00	61.22	0.00	0.00	0.00	61.22	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
<i>Senecio clavatus</i>	903	0	13	0	0	0	0.00	53.06	0.00	0.00	0.00	53.06	16.33	44.90	0	0.51	0	promedio 44.90 Var. 0	promedio 44.90 Var. 0.51
	907	0	20	0	0	0	0.00	81.63	0.00	0.00	0.00	81.63	30.31	38.66	0	1.44	0	promedio 38.66 Var. 0	promedio 38.66 Var. 1.44
	908	0	21	0	0	0	0.00	85.71	0.00	0.00	0.00	85.71	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	909	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	911	15	0	0	0	0	61.22	0.00	0.00	0.00	61.22	0	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	912	0	19	0	0	0	0.00	77.55	0.00	0.00	0.00	77.55	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
<i>Valeriana gracilis</i>	901	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	902	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	903	0	0	0	5	0	0.00	0.00	40.82	0.00	0.00	40.82	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	907	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	908	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	909	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
<i>Valeriana gracilis</i>	911	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	912	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	902	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	903	0	0	1	0	0	0.00	0.00	7.84	0.00	0.00	7.84	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	911	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0
	912	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	promedio 0 Var. 0	promedio 0 Var. 0

Anexo III

Descripción morfológica de propágulos de la zona andina de Farellones a partir de fotografías digitales.

Leyenda:

Número de colecta: número de colecta de la muestra estudiada para esta especie

Largo: promedio del eje mayor de propágulo de vista frontal en mm.

SD: desviación estandar de la muestra para N unidades muestreados.

Ancho: promedio del eje menor de propágulo de vista frontal en mm.

Area: promedio del área del propágulo en vista frontal en mm².

Alto: promedio del eje menor de propágulo de vista lateral en mm.

Excent.: excentricidad calculado dividiendo el largo por el ancho.

Volumen: calculado con el área de la cara lateral del propágulo por el ancho en mm³

Peso: peso promedio en gramos de una muestra de en general 100 propágulos de la especie.

Textura: textura de la superficie del propágulo según metodología Capítulo 3

Forma: forma del propágulo según metodología Capítulo 3.

IDH: según texto en Capitulo 5.

Especies marcadas en amarillo son las usadas en experimentos de arrastre e incorporación.

Cuadrantes marcadas en damasco corresponden al estado de carácter que es arrastrado o no incorporado según las Tablas 3.8 y 4.3.

CARA FRONTAL

Especie	Número de colecta	Largo promedio mm	SD	Ancho promedio mm	SD	Area promedio mm ²	SD	N
<i>Alstroemeria pallida</i>	96043MTK	3.39	0.29	2.99	0.23	7.98	1.17	30
<i>Anarthrophyllum cumingii</i>	960284	4.64	0.41	3.83	0.44	14.02	2.47	30
<i>Anarthrophyllum gayanum</i>	9602105	4.22	0.31	3.39	0.26	11.25	1.35	27
<i>Astragalus arnotianus</i>	950301	4.48	0.24	3.13	0.16	11.04	1.08	30
<i>Astragalus looseri</i>	960263	4.43	0.62	3.17	0.38	11.17	2.77	30
<i>Azorella madreporica</i>	9601107	2.99	0.23	2.12	0.16	4.98	0.44	30
<i>Calceolaria arachnoidea</i>	960109	0.84	0.08	0.55	0.07	0.37	0.07	49
<i>Cerastium arvensis</i>	960128	1.01	0.10	0.80	0.10	0.63	0.12	30
<i>Chaetanthera euphrasioides</i>	96018MTK	3.49	0.21	1.03	0.17	2.83	0.49	22
<i>Chaetanthera planiseta</i>	960264	1.89	0.19	1.35	0.19	2.02	0.44	28
<i>Collomia biflora</i>	960201	3.25	0.24	1.64	0.12	4.22	0.57	30
<i>Convolvulus demissus</i>	960215	4.70	0.34	3.69	0.31	13.65	1.85	29
<i>Cynanchum nummulariifolium</i>	9602102	5.70	0.42	3.00	0.31	13.48	2.11	29
<i>Draba giliesii</i>	960303	1.51	0.13	0.94	0.09	1.12	0.16	30
<i>Ephedra andina</i>	961210	5.42	0.27	2.76	0.12	11.76	0.86	30
<i>Euphorbia collina</i>	960267	2.77	0.29	2.01	0.23	4.91	0.68	26
<i>Geranium sessiliflorum</i>	9802131	3.23	0.09	1.77	0.11	4.50	0.34	30
<i>Leucheria salinae</i>	960244	2.30	0.17	0.61	0.06	1.10	0.13	24
<i>Loasa caespitosa</i>	9602111	1.78	0.16	0.95	0.10	1.33	0.20	30
<i>Lupinus microcarpus</i>	961211	4.93	0.23	3.73	0.26	14.44	1.37	30
<i>Luzula alerocarpus</i>	960113	1.73	0.13	1.29	0.11	1.76	0.24	30
<i>Madia sativa</i>	960204	4.54	0.31	1.86	0.22	6.64	0.98	30
<i>Melosperma andicola</i>	960115	3.59	0.24	2.14	0.25	6.06	0.93	30
<i>Microsteris gracilis</i>	961101	3.29	0.30	1.96	0.22	5.10	0.90	29
<i>Montiopsis andicola</i>	9802107	2.04	0.14	1.68	0.14	2.70	0.35	30
<i>Montiopsis cistiflora</i>	9601106	1.89	0.12	1.71	0.10	2.54	0.28	26
<i>Montiopsis sericea</i>	960101	0.93	0.05	0.86	0.05	0.63	0.06	30
<i>Mutisia sinuata</i>	960205	11.56	1.65	2.43	0.18	22.06	3.62	28
<i>Nassauvia lagascae</i>	960245	2.16	0.20	1.11	0.10	1.89	0.20	28
<i>Nassauvia pinnigera</i>	960306	3.26	0.19	1.10	0.11	2.83	0.38	29
<i>Nassauvia pyramidalis</i>	980430	4.44	0.29	1.49	0.17	5.19	0.76	30
<i>Nastanthus caespitosus</i>	960247	3.26	0.32	1.73	0.21	4.42	0.64	30
<i>Nototrichia compacta</i>	960248	2.67	0.14	2.49	0.16	5.23	0.59	30
<i>Olsynium scirpoideum</i>	9802123	2.19	0.14	1.86	0.13	3.19	0.31	29
<i>Oxalis compacta</i>	9802132	1.28	0.10	0.91	0.08	0.92	0.13	30
<i>Phacelia secunda</i>	9602117	2.91	0.21	1.44	0.15	3.31	0.50	30
<i>Pozoa coriacea</i>	9602119	4.86	0.50	2.24	0.15	8.56	1.09	30
<i>Quinchamalium major</i>	960277	3.26	0.29	1.77	0.12	4.55	0.61	30
<i>Rhodophiala rhodoliron</i>	960278	11.04	1.25	8.92	0.65	77.15	11.69	30
<i>Schizanthus hookeri</i>	96007MTK	1.97	0.11	1.57	0.11	2.43	0.22	30
<i>Senecio erucaeformis</i>	9602123	4.10	0.39	0.67	0.07	2.15	0.24	30
<i>Senecio looseri</i>	960251	3.71	0.40	0.72	0.08	2.08	0.32	22
<i>Silene chilensis</i>	970105	1.85	0.18	1.50	0.15	2.18	0.35	30
<i>Sisyrinchium arenarium</i>	9602124	2.29	0.19	1.95	0.21	3.51	0.61	31
<i>Sisyrinchium striatum</i>	960297	1.64	0.07	1.50	0.09	1.94	0.17	30
<i>Stachys philippiana</i>	960122	2.52	0.14	1.80	0.16	3.57	0.41	30
<i>Tristagma sp.1</i>	961218	2.19	0.22	1.73	0.15	2.98	0.39	30
<i>Tristagma sp.2</i>	9602100	3.04	0.39	1.97	0.23	4.72	0.85	21
<i>Viola atropurpurea</i>	960253	2.95	0.22	1.78	0.14	4.14	0.49	30
<i>Viola philippi</i>	9602127	2.26	0.04	1.51	0.07	2.68	0.14	6
<i>Zoellnerallium andinum</i>	960129	2.55	0.24	1.79	0.17	3.59	0.50	27

Anexo III, cont.

CARA LATERAL			CALCULOS			EVALUACIONES				IDH	
Alto promedio mm	SD	N	Excent. promedio	SD	N	Volumen promedio mm ³	Peso grs	N	Textura		Forma
2.97	0.23	30	1.14	0.11	30	23.72	0.0183	700	2	1	16.5
2.35	0.25	28	1.22	0.14	30	32.87	0.0239	36	1	3	13.5
1.90	0.02	30	1.25	0.12	27	28.14	0.0172	57	1	3	11.5
1.45	0.14	27	1.43	0.05	30	15.97	0.0112	400	1	3	9.5
1.48	0.11	29	1.40	0.11	30	16.56	0.0123	125	1	3	9.5
1.06	0.12	30	1.42	0.17	30	5.40	0.0013	400	2	3	3.5
0.55	0.07	49	1.55	0.15	49	0.20	0.0000	100	2	2	5.5
0.64	0.06	30	1.28	0.15	30	0.41	0.0002	93	2	2	5.5
0.99	0.09	24	3.47	0.64	22	2.85	0.0019	30	2	4	3.5
0.97	0.10	25	1.41	0.17	28	1.96	0.0009	30	2	2	5.5
1.27	0.22	28	1.98	0.11	30	5.37	0.0038	100	2	2	5.5
3.59	0.39	30	1.28	0.09	29	51.01	0.0367	400	2	2	16.5
1.69	0.26	29	1.91	0.19	29	22.84	0.0087	100	2	3	9.5
0.48	0.10	30	1.61	0.18	30	0.54	0.0003	100	1	3	2.5
1.82	0.14	30	1.97	0.12	30	21.45	0.0081	46	1	3	8.5
2.13	0.16	27	1.38	0.12	26	9.43	0.0014	30	2	2	7.5
1.75	0.10	30	1.83	0.11	30	7.88	0.0053	97	2	2	4.5
0.61	0.06	24	3.82	0.55	24	0.67	0.0004	19	2	4	2.5
0.89	0.07	30	1.89	0.21	30	1.19	0.0004	100	2	2	4.5
2.86	0.18	30	1.33	0.09	30	41.36	0.0268	25	1	2	15.5
1.15	0.10	30	1.36	0.12	30	2.01	0.0017	100	1	2	4.5
1.12	0.17	30	2.47	0.30	30	7.46	0.0039	400	1	4	2.5
1.17	0.15	29	1.70	0.18	30	7.12	0.0035	100	2	3	4.5
1.01	0.18	30	1.69	0.19	29	15.93	0.0029	100	2	3	4.5
0.99	0.12	16	1.22	0.10	30	2.68	0.0016	90	1	3	2.5
0.71	0.12	8	1.11	0.05	26	1.81	0.0007	37	1	3	2.5
0.58	0.05	11	1.09	0.05	30	0.37	0.0002	86	1	3	2.5
1.76	0.28	26	4.78	0.74	28	38.93	0.0129	29	2	4	11.5
0.83	0.08	30	1.96	0.28	28	1.56	0.0007	100	1	3	1.5
0.86	0.08	30	2.98	0.30	29	2.45	0.0011	400	1	4	2.5
1.20	0.16	30	3.02	0.37	30	6.25	0.0016	30	2	4	3.5
1.57	0.22	30	1.92	0.37	30	6.95	0.0008	100	2	3	3.5
1.51	0.09	27	1.07	0.04	30	7.91	0.0059	82	1	3	4.5
1.93	0.11	30	1.18	0.11	29	6.15	0.0033	100	2	2	5.5
0.84	0.07	29	1.42	0.15	30	0.77	0.0004	100	2	2	5.5
1.21	0.14	30	2.03	0.18	30	4.00	0.0025	100	2	4	2.5
1.63	0.17	30	2.18	0.25	30	13.98	0.0049	400	2	4	7.5
1.79	0.11	30	1.84	0.15	30	8.14	0.0041	100	2	2	4.5
1.86	0.35	9	1.24	0.14	30	24.70	0.0157	31	1	3	11.5
1.13	0.08	30	1.26	0.11	30	2.74	0.0017	100	2	3	3.5
0.67	0.07	30	6.19	1.05	30	1.43	0.0007	400	2	4	3.5
0.72	0.08	22	5.24	0.88	22	1.49	0.0007	65	2	4	3.5
0.88	0.12	30	1.24	0.14	30	1.93	0.0011	400	2	3	3.5
2.08	0.18	31	1.18	0.13	31	7.29	0.0056	100	2	1	5.5
1.50	0.10	30	1.09	0.06	30	3.07	0.0023	400	2	1	5.5
1.39	0.13	30	1.41	0.12	30	4.97	0.0022	400	1	2	4.5
1.62	0.15	30	1.28	0.17	30	4.81	0.0035	100	2	3	3.5
2.10	0.21	21	1.56	0.27	21	9.90	0.0049	21	2	3	3.5
1.74	0.18	30	1.66	0.16	30	7.21	0.0041	64	2	2	5.5
1.37	0.07	6	1.50	0.08	6	3.67	0.0022	6	2	2	5.5
1.67	0.20	29	1.43	0.18	27	6.01	0.0016	80	2	3	3.5

Anexo IV

Experimento de arrastre en pendiente de propágulos con y sin estructuras para la dispersión.

Número de propágulos sembrados por especie, por réplica y por franja de suelo. El número de propágulos sembrado por especie por cada réplica es 25.

Leyenda:

Inf. > 43.5 cm: son propágulos recuperadas más allá de la última faja de suelo recuperado hasta la zona de trampa de semillas (Vea Fig. 3.2).

Lados: Propágulos recuperados en el área plano hacia los lados de la pista experimental.

Chaetanthera euphrasioides

distancia		replicas						Total
marca de clase	rango cm	H	I	J	K	L	M	
-3	> -1.5	0	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	16	9	20	0	11	0	56
3	1.5-4.5	8	13	2	20	7	18	68
6	4.5- 7.5	0	0	0	0	0	4	4
9	7.5- 10.5	0	0	0	0	1	0	1
12	10.5 - 13.5	0	0	0	0	0	0	0
15	13.5 - 16.5	0	0	0	0	0	0	0
18	16.5 - 19.5	0	0	0	0	0	0	0
21	19.5 - 22.5	0	0	0	0	0	0	0
24	22.5 - 25.5	0	1	0	0	0	0	1
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	0	0	0
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	0	0	0	0	0	0	0
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Lados		0	0	0	0	0	0	0
Tot		24	23	22	20	19	22	130

Chaetanthera microphylla

distancia		replicas						Total
marca de clase	rango cm	H	I	J	K	L	M	
-3	> -1.5	0	0	0	1	0	1	2
0	-1.5- +1,5	2	0	4	0	0	0	6
3	1.5-4.5	1	2	2	0	1	0	6
6	4.5- 7.5	1	1	0	3	0	0	5
9	7.5- 10.5	0	0	1	1	0	1	3
12	10.5 - 13.5	0	0	0	0	0	0	0
15	13.5 - 16.5	0	2	1	1	0	1	5
18	16.5 - 19.5	0	0	0	1	1	0	2
21	19.5 - 22.5	2	0	0	0	0	0	2
24	22.5 - 25.5	3	0	0	0	0	1	4
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	0	0	0
30	28.5 - 31.5	0	1	0	0	0	0	1
33	31.5 - 34.5	1	0	0	0	0	0	1
36	34.5 - 37.5	0	0	0	1	2	0	3
39	37.5 - 40.5	0	0	0	3	2	0	5
42	40.5 - 43.5	0	1	1	1	3	2	8
Inf.	> 43.5	13	12	13	4	10	14	66

Lados	0	1	0	3	0	0	4
Tot	23	20	22	19	19	20	123

Chaetanthera planiseta

distancia		replicas						Total
Marca de clase	rango cm	H	I	J	K	L	M	
-3	> -1,5	0	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	18	0	15	0	15	1	49
3	1.5-4.5	1	6	2	11	1	8	29
6	4.5- 7.5	0	0	0	1	0	0	1
9	7.5- 10.5	0	0	0	0	0	0	0
12	10.5 - 13.5	0	0	0	0	0	0	0
15	13.5 - 16.5	0	0	0	0	0	0	0
18	16.5 - 19.5	0	0	0	0	0	0	0
21	19.5 - 22.5	0	0	0	0	0	0	0
24	22.5 - 25.5	0	0	0	0	0	0	0
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	0	0	0
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	0	0	0	0	0	0	0
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Lados		0	0	0	0	0	0	0
Tot		19	6	17	12	16	9	79

Haplopappus schumanii

distancia		replicas						Total
marca de clase	rango cm	H	I	J	K	L	M	
-3	> -1,5	3	0	0	3	0	1	7
0	-1.5- +1,5	1	1	1	2	0	0	5
3	1.5-4.5	0	0	0	0	0	1	1
6	4.5- 7.5	0	0	0	0	0	0	0
9	7.5- 10.5	0	0	1	0	0	0	1
12	10.5 - 13.5	0	0	0	0	0	0	0
15	13.5 - 16.5	1	1	0	1	0	0	3
18	16.5 - 19.5	0	0	0	0	0	0	0
21	19.5 - 22.5	0	0	0	0	1	1	2
24	22.5 - 25.5	0	0	0	0	0	0	0
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	0	0	0
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	2	0	0	0	0	0	2
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 43.5	4	7	9	3	8	0	31
Lados		2	6	0	1	5	5	19
Tot		13	15	11	10	14	8	71

Nassauvia pinnigera

distancia		replicas						Total
marca de clase	rango cm	H	I	J	K	L	M	
-3	> -1,5	0	0	0	0	1	0	1
0	-1.5- +1,5	16	7	20	0	12	0	55
3	1.5-4.5	6	14	3	20	7	9	59
6	4.5- 7.5	0	0	0	1	1	2	4
9	7.5- 10.5	1	0	0	0	0	1	2

12	10.5 - 13.5	1	1	0	0	0	1	3
15	13.5 - 16.5	0	0	0	0	0	0	0
18	16.5 - 19.5	0	0	0	0	0	1	1
21	19.5 - 22.5	0	0	0	0	0	0	0
24	22.5 - 25.5	0	0	0	0	0	0	0
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	0	0	0
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	0	0	0	0	0	0	0
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 43.5	0	1	1	0	0	0	2
Lados		0	0	0	0	0	0	0
Tot		24	23	24	21	21	14	127

Nassauvia pyramidalis

distancia		replicas						Total
marca de clase	rango cm	H	I	J	K	L	M	
-3	> -1,5	0	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	18	7	19	0	6	0	50
3	1.5-4.5	5	9	4	13	6	2	39
6	4.5- 7.5	0	5	0	7	2	0	14
9	7.5- 10.5	0	0	0	1	0	0	1
12	10.5 - 13.5	1	1	0	0	0	0	2
15	13.5 - 16.5	0	2	0	0	0	0	2
18	16.5 - 19.5	0	2	0	0	0	0	2
21	19.5 - 22.5	1	0	0	0	0	0	1
24	22.5 - 25.5	0	0	0	0	0	0	0
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	0	0	0
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	0	0	0	0	0	0	0
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Lados		0	0	0	0	0	0	0
Tot		25	26	23	21	14	2	111

Madia sativa

distancia		replicas						Total
marca de clase	rango cm	H	I	J	K	L	M	
-3	> -1,5	0	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	14	8	19	0	4	0	45
3	1.5-4.5	5	13	4	24	4	18	68
6	4.5- 7.5	2	3	0	0	1	3	9
9	7.5- 10.5	1	0	1	0	0	0	2
12	10.5 - 13.5	0	0	0	0	0	1	1
15	13.5 - 16.5	0	1	0	0	0	0	1
18	16.5 - 19.5	0	0	0	0	0	1	1
21	19.5 - 22.5	0	0	0	0	0	1	1
24	22.5 - 25.5	0	0	0	0	1	0	1
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	0	0	0
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	0	0	0	0	0	0	0
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0	0

Inf.	> 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Lados		0	0	0	0	0	0	0
Tot		22	25	24	24	10	24	129

Senecio davilae

distancia		replicas						Total
marca de clase	rango cm	H	I	J	K	L	M	
-3	> -1,5	0	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	15	5	14	0	10	1	45
3	1.5-4.5	3	13	3	20	9	14	62
6	4.5- 7.5	1	4	0	4	2	5	16
9	7.5- 10.5	1	0	1	0	0	2	4
12	10.5 - 13.5	1	2	1	0	0	0	4
15	13.5 - 16.5	0	0	0	0	0	1	1
18	16.5 - 19.5	0	0	0	0	0	1	1
21	19.5 - 22.5	0	0	0	0	0	0	0
24	22.5 - 25.5	0	0	0	0	0	0	0
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	0	0	0
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	0	0	1	0	0	0	1
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Lados		0	0	0	0	0	0	0
Tot		21	24	20	24	21	24	134

Senecio erucaeformis

distancia		replicas						Total
marca de clase	rango cm	H	I	J	K	L	M	
-3	> -1,5	0	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	0	0	0	0	0	0	0
3	1.5-4.5	0	0	0	0	0	1	1
6	4.5-7.5	0	0	0	1	0	0	1
9	7.5- 10.5	0	1	0	0	0	0	1
12	10.5 - 13.5	0	0	0	0	0	0	0
15	13.5 - 16.5	0	0	0	0	0	0	0
18	16.5 - 19.5	0	0	0	0	0	0	0
21	19.5 - 22.5	0	0	0	0	0	0	0
24	22.5 - 25.5	0	0	0	0	0	0	0
27	25.5 - 28.5	1	0	0	0	0	0	1
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	0	0	0	0	0	0	0
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 43.5	0	0	0	0	1	1	2
Lados		0	0	0	0	0	0	0
Tot		1	1	0	1	1	2	6

Anexo V

Experimento de arrastre en pendiente de propágulos sin estructuras para la dispersión en otoño (1 mes).

Número de propágulos sembrados por especie, por réplica y por franja de suelo. El número de propágulos sembrado por especie por cada réplica es 25. Ver metodología Capítulo 3.

Astroemeria pallida

Distancia marca de clase	rango cm	réplicas			Total
		507	508	509	
-3	-4,5- -1,5	0	0	1	1
0	-1,5- +1,5	1	2	0	3
3	1,5-4,5	12	4	4	20
6	4,5- 7,5	1	5	2	8
9	7,5- 10,5	11	0	4	15
12	10,5 - 13,5	0	11	3	14
15	13,5 - 16,5	0	2	2	4
18	16,5 - 19,5	0	0	2	2
21	19,5 - 22,5	0	1	1	2
24	22,5 - 25,5	0	0	2	2
27	25,5 - 28,5	0	0	1	1
30	28,5 - 31,5	0	0	1	1
33	31,5 - 34,5	0	0	0	0
36	34,5 - 37,5	0	0	0	0
39	37,5 - 40,5	0	0	0	0
42	40,5 - 43,5	0	0	0	0
Tot		25	25	23	73

Astragalus arnottianus

distancia marca de clase	rango cm	réplicas			Total
		507	508	509	
-3	-4,5- -1,5	0	0	0	0
0	-1,5- +1,5	1	5	0	6
3	1,5-4,5	16	9	10	35
6	4,5- 7,5	8	9	3	20
9	7,5- 10,5	0	1	4	5
12	10,5 - 13,5	0	0	1	1
15	13,5 - 16,5	0	0	4	4
18	16,5 - 19,5	0	0	0	0
21	19,5 - 22,5	0	0	0	0
24	22,5 - 25,5	0	0	0	0
27	25,5 - 28,5	0	0	0	0
30	28,5 - 31,5	0	0	1	1
33	31,5 - 34,5	0	0	0	0
36	34,5 - 37,5	0	0	0	0
39	37,5 - 40,5	0	0	0	0
42	40,5 - 43,5	0	0	0	0
Tot		25	24	23	72

Convolvulus demeissus

distancia Marca de clase	rango cm	réplicas			Total
		507	508	509	
-3	-4,5- -1,5	0	0	0	0
0	-1,5- +1,5	0	3	0	3
3	1,5-4,5	8	3	2	13
6	4,5- 7,5	10	6	2	18
9	7,5- 10,5	7	3	7	17
12	10,5 - 13,5	0	7	0	7

15	13,5 - 16,5	0	1	6	7
18	16,5 - 19,5	0	0	2	2
21	19,5 - 22,5	0	0	0	0
24	22,5 - 25,5	0	1	1	2
27	25,5 - 28,5	0	0	2	2
30	28,5 - 31,5	0	0	1	1
33	31,5 - 34,5	0	0	2	2
36	34,5 - 37,5	0	0	0	0
39	37,5 - 40,5	0	0	0	0
42	40,5 - 43,5	0	0	0	0
Tot		25	24	25	74

Madia sativa

marca de clase	distancia rango cm	réplicas			Total
		507	508	509	
-3	-4,5- -1,5	0	0	1	1
0	-1,5- +1,5	2	3	0	5
3	1,5-4,5	18	9	0	27
6	4,5- 7,5	3	9	0	12
9	7,5- 10,5	0	3	0	3
12	10,5 - 13,5	1	0	0	1
15	13,5 - 16,5	0	0	0	0
18	16,5 - 19,5	0	0	0	0
21	19,5 - 22,5	0	0	0	0
24	22,5 - 25,5	0	0	0	0
27	25,5 - 28,5	0	0	0	0
30	28,5 - 31,5	0	0	0	0
33	31,5 - 34,5	0	0	0	0
36	34,5 - 37,5	0	0	0	0
39	37,5 - 40,5	0	0	0	0
42	40,5 - 43,5	0	0	0	0
Tot		24	24	1	47

Nassauvia pinnigera

marca de clase	distancia rango cm	réplicas			Total
		507	508	509	
-3	-4,5- -1,5	0	0	0	0
0	-1,5- +1,5	3	5	0	8
3	1,5-4,5	16	16	0	32
6	4,5- 7,5	4	3	0	7
9	7,5- 10,5	1	1	0	2
12	10,5 - 13,5	0	0	0	0
15	13,5 - 16,5	0	0	0	0
18	16,5 - 19,5	0	0	0	0
21	19,5 - 22,5	0	0	0	0
24	22,5 - 25,5	0	0	0	0
27	25,5 - 28,5	0	0	0	0
30	28,5 - 31,5	0	0	0	0
33	31,5 - 34,5	0	0	0	0
36	34,5 - 37,5	0	0	0	0
39	37,5 - 40,5	0	0	0	0
42	40,5 - 43,5	0	0	0	0
Tot		24	25	0	49

Pooza coriacea

marca de clase	distancia rango cm	réplicas			Total
		507	508	509	
-3	-4,5- -1,5	0	0	1	1
0	-1,5- +1,5	0	5	0	5
3	1,5-4,5	14	7	0	21
6	4,5- 7,5	9	3	2	14
9	7,5- 10,5	2	4	4	10

12	10,5 - 13,5	0	2	5	7
15	13,5 - 16,5	0	0	2	2
18	16,5 - 19,5	0	0	1	1
21	19,5 - 22,5	0	0	0	0
24	22,5 - 25,5	0	0	1	1
27	25,5 - 28,5	0	0	0	0
30	28,5 - 31,5	0	0	0	0
33	31,5 - 34,5	0	0	0	0
36	34,5 - 37,5	0	0	0	0
39	37,5 - 40,5	0	0	0	0
42	40,5 - 43,5	0	0	0	0
Tot		25	21	16	62

Schizantus hookerii

distancia		réplicas			Total
marca de clase	rango cm	507	508	509	
-3	-4,5- -1,5	0	0	0	0
0	-1,5- +1,5	1	2	1	4
3	1,5-4,5	15	10	3	28
6	4,5- 7,5	4	6	3	13
9	7,5- 10,5	2	4	2	8
12	10,5 - 13,5	0	0	2	2
15	13,5 - 16,5	0	0	0	0
18	16,5 - 19,5	0	0	1	1
21	19,5 - 22,5	0	0	2	2
24	22,5 - 25,5	0	0	1	1
27	25,5 - 28,5	0	0	1	1
30	28,5 - 31,5	0	0	0	0
33	31,5 - 34,5	0	0	0	0
36	34,5 - 37,5	0	0	0	0
39	37,5 - 40,5	0	0	0	0
42	40,5 - 43,5	0	0	0	0
Tot		22	22	16	60

Senecio erucaeformis

distancia		réplicas			Total
marca de clase	rango cm	507	508	509	
-3	-4,5- -1,5	1	0	0	1
0	-1,5- +1,5	5	6	0	11
3	1,5-4,5	12	8	1	21
6	4,5- 7,5	4	1	1	6
9	7,5- 10,5	1	1	0	2
12	10,5 - 13,5	2	0	0	2
15	13,5 - 16,5	1	0	0	1
18	16,5 - 19,5	0	0	0	0
21	19,5 - 22,5	0	0	0	0
24	22,5 - 25,5	0	0	0	0
27	25,5 - 28,5	0	0	0	0
30	28,5 - 31,5	0	0	0	0
33	31,5 - 34,5	0	0	0	0
36	34,5 - 37,5	0	0	0	0
39	37,5 - 40,5	0	0	0	0
42	40,5 - 43,5	0	0	0	0
Tot		26	16	2	44

Silene chilensis

distancia		réplicas			Total
marca de clase	rango cm	507	508	509	
-3	-4,5- -1,5	0	0	0	0
0	-1,5- +1,5	1	9	0	10
3	1,5-4,5	9	7	0	16
6	4,5- 7,5	1	2	0	3

9	7,5- 10,5	0	0	0	0
12	10,5 - 13,5	0	0	0	0
15	13,5 - 16,5	0	0	0	0
18	16,5 - 19,5	0	0	0	0
21	19,5 - 22,5	0	0	0	0
24	22,5 - 25,5	0	0	0	0
27	25,5 - 28,5	0	0	0	0
30	28,5 - 31,5	0	0	0	0
33	31,5 - 34,5	0	0	0	0
36	34,5 - 37,5	0	0	0	0
39	37,5 - 40,5	0	0	0	0
42	40,5 - 43,5	0	0	0	0
Tot		11	18	0	29

Sisyrinchium striatum

distancia		réplicas			Total
marca de clase	rango cm	507	508	509	
-3	-4,5- -1,5	0	0	0	0
0	-1,5- +1,5	0	5	3	8
3	1,5-4,5	13	10	7	30
6	4,5- 7,5	8	6	3	17
9	7,5- 10,5	4	4	5	13
12	10,5 - 13,5	0	0	1	1
15	13,5 - 16,5	0	0	0	0
18	16,5 - 19,5	0	0	1	1
21	19,5 - 22,5	0	0	0	0
24	22,5 - 25,5	0	0	0	0
27	25,5 - 28,5	0	0	0	0
30	28,5 - 31,5	0	0	0	0
33	31,5 - 34,5	0	0	0	0
36	34,5 - 37,5	0	0	0	0
39	37,5 - 40,5	0	0	0	0
42	40,5 - 43,5	0	0	0	0
Tot		25	25	20	70

Stachys philippiana

distancia		réplicas			Total
marca de clase	rango cm	507	508	509	
-3	-4,5- -1,5	0	0	1	1
0	-1,5- +1,5	0	2	1	3
3	1,5-4,5	13	11	5	29
6	4,5- 7,5	7	4	3	14
9	7,5- 10,5	2	4	2	8
12	10,5 - 13,5	1	2	2	5
15	13,5 - 16,5	0	0	0	0
18	16,5 - 19,5	0	1	1	2
21	19,5 - 22,5	0	0	0	0
24	22,5 - 25,5	0	0	0	0
27	25,5 - 28,5	0	0	0	0
30	28,5 - 31,5	0	0	0	0
33	31,5 - 34,5	0	0	0	0
36	34,5 - 37,5	0	0	0	0
39	37,5 - 40,5	0	0	0	0
42	40,5 - 43,5	0	0	0	0
Tot		23	24	15	62

Anexo VI

Experimento de arrastre en pendiente de propágulos sin estructuras para la dispersión en primavera.

Número de propágulos sembrados por especie, por réplica y por franja de suelo. El número de propágulos sembrado por especie por cada réplica es 25. Ver metodología Capítulo 3.

Leyenda:

42 - Inf.: son propágulos recuperadas desde la faja con marca de clase 42 hasta la zona de trampa de semillas (Vea Fig. 3.2).

Alstroemeria pallida

distancia marca de clase	rango cm	Datos brutos replicas					Total
		A	B	C	D	E	
-3	> -1.5	0	0	2	0	0	2
0	-1.5- +1,5	5	12	0	5	4	26
3	1.5-4.5	1	1	4	1	0	7
6	4.5- 7.5	1	1	9	0	3	14
9	7.5- 10.5	1	3	3	1	4	12
12	10.5 - 13.5	5	1	2	0	0	8
15	13.5 - 16.5	0	2	0	0	1	3
18	16.5 - 19.5	0	0	1	1	1	3
21	19.5 - 22.5	4	1	2	0	1	8
24	22.5 - 25.5	2	0	0	0	4	6
27	25.5 - 28.5	1	0	0	1	2	4
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	0	1	1	0	2	4
36	34.5 - 37.5	0	0	0	3	0	3
39	37.5 - 40.5	0	0	0	1	0	1
42	40.5 - 43.5	0	0	0	3	0	3
45	43,5 - 46,5	0	1	0	1	0	2
Inf.	> 46,5	4	1	0	6	0	11
Tot		24	24	24	23	22	117

Astragalus arnotianus

distancia marca de clase	rango cm	Datos brutos replicas					Total
		A	B	C	D	E	
-3	> -1.5	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	7	11	5	8	3	34
3	1.5-4.5	3	2	9	2	1	17
6	4.5- 7.5	2	1	6	4	4	17
9	7.5- 10.5	2	7	3	1	6	19
12	10.5 - 13.5	4	1	1	1	2	9
15	13.5 - 16.5	1	2	0	4	0	7
18	16.5 - 19.5	0	0	0	1	4	5
21	19.5 - 22.5	4	0	0	2	1	7
24	22.5 - 25.5	0	0	0	0	1	1
27	25.5 - 28.5	0	0	0	1	0	1
30	28.5 - 31.5	0	0	1	0	0	1
33	31.5 - 34.5	0	0	0	0	0	0
36	34.5 - 37.5	1	0	0	0	0	1
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	1	1	2
45	43,5 - 46,5	0	0	0	0	0	0

Inf.	> 46,5	1	0	0	0	0	1
Tot		25	24	25	25	23	122

Azorella madreporica

		Datos brutos replicas					
distancia marca de clase	rango cm	A	B	C	D	E	Total
-3	> -1,5	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	7	8	4	6	0	25
3	1.5-4.5	4	0	6	0	0	10
6	4.5- 7.5	5	3	6	1	5	20
9	7.5- 10.5	3	5	2	5	2	17
12	10.5 - 13.5	2	1	0	0	3	6
15	13.5 - 16.5	0	1	1	0	3	5
18	16.5 - 19.5	1	0	3	1	3	8
21	19.5 - 22.5	0	0	0	2	0	2
24	22.5 - 25.5	0	0	1	0	2	3
27	25.5 - 28.5	0	0	0	1	0	1
30	28.5 - 31.5	0	1	0	0	0	1
33	31.5 - 34.5	0	0	0	0	0	0
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0
45	43,5 - 46,5	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 46,5	0	0	0	0	0	0
Tot		22	19	23	16	18	98

Convolvulus demissus

		Datos brutos replicas					
distancia marca de clase	rango cm	A	B	C	D	E	Total
-3	> -1,5	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	6	19	2	9	7	43
3	1.5-4.5	0	0	3	1	0	4
6	4.5- 7.5	2	0	8	0	8	18
9	7.5- 10.5	0	1	3	0	3	7
12	10.5 - 13.5	1	1	0	0	0	2
15	13.5 - 16.5	0	1	1	0	0	2
18	16.5 - 19.5	0	0	2	0	2	4
21	19.5 - 22.5	4	0	3	0	0	7
24	22.5 - 25.5	2	0	2	0	0	4
27	25.5 - 28.5	2	0	0	0	1	3
30	28.5 - 31.5	1	0	1	0	1	3
33	31.5 - 34.5	1	1	0	1	0	3
36	34.5 - 37.5	0	0	0	1	0	1
39	37.5 - 40.5	1	0	0	2	0	3
42	40.5 - 43.5	0	0	0	5	1	6
45	43,5 - 46,5	1	0	0	3	1	5
Inf.	> 46,5	3	0	0	3	0	6
Tot		24	23	25	25	24	121

Madia sativa

		Datos brutos replicas					
distancia marca de clase	rango cm	A	B	C	D	E	Total
-3	> -1,5	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	2	7	1	0	0	10
3	1.5-4.5	0	0	0	0	0	0
6	4.5- 7.5	0	0	0	0	0	0
9	7.5- 10.5	0	3	0	0	0	3

12	10.5 - 13.5	0	0	1	0	1	2
15	13.5 - 16.5	0	0	1	0	0	1
18	16.5 - 19.5	0	0	2	0	0	2
21	19.5 - 22.5	0	0	0	0	0	0
24	22.5 - 25.5	0	0	0	0	0	0
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	0	0
30	28.5 - 31.5	1	0	0	0	0	1
33	31.5 - 34.5	0	1	0	0	0	1
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	1	0	0	0	1
45	43.5 - 46.5	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 46,5	0	0	0	0	0	0
Tot		3	12	5	0	1	21

Nassauvia pinnigera

distancia	rango cm	Datos brutos replicas					Total
		A	B	C	D	E	
s	> -1,5	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	2	7	0	0	2	11
1	1.5-4.5	4	0	0	0	0	4
2	4.5- 7.5	3	3	2	0	0	8
3	7.5- 10.5	1	6	0	4	2	13
4	10.5 - 13.5	1	2	0	3	0	6
5	13.5 - 16.5	0	1	0	0	0	1
6	16.5 - 19.5	2	1	0	2	0	5
7	19.5 - 22.5	2	0	0	3	0	5
8	22.5 - 25.5	0	0	0	0	1	1
9	25.5 - 28.5	1	0	0	0	0	1
10	28.5 - 31.5	0	0	0	1	0	1
11	31.5 - 34.5	0	0	0	1	0	1
12	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0
13	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0
14	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0
15	43.5 - 46,5	0	0	0	1	0	1
Inf.	> 46,5	0	0	0	0	0	0
Tot		16	20	2	15	5	58

Pozoa coriacea

distancia marca de clase	rango cm	Datos brutos replicas					Total
		A	B	C	D	E	
-3	> -1,5	0	0	1	0	0	1
0	-1.5- +1,5	9	11	2	4	5	31
3	1.5-4.5	0	1	7	0	0	8
6	4.5- 7.5	5	1	9	0	4	19
9	7.5- 10.5	3	4	3	4	3	17
12	10.5 - 13.5	3	3	1	6	2	15
15	13.5 - 16.5	0	2	1	1	3	7
18	16.5 - 19.5	0	1	0	2	3	6
21	19.5 - 22.5	1	0	0	2	2	5
24	22.5 - 25.5	1	0	0	0	1	2
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	0	0
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	0	0	0	3	0	3
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0
45	43,5 - 46,5	0	0	0	0	0	0

Inf.	> 46,5	0	0	0	2	0	2
Tot		22	23	24	24	23	116

Schizantus hookerii

distancia		Datos brutos					Total
marca de clase	rango cm	replicas					
		A	B	C	D	E	
-3	> -1,5	0	0	0	1	0	1
0	-1.5- +1,5	6	12	1	7	5	31
3	1.5-4.5	1	1	7	2	0	11
6	4.5- 7.5	4	4	8	2	7	25
9	7.5- 10.5	5	2	3	3	1	14
12	10.5 - 13.5	2	3	1	2	5	13
15	13.5 - 16.5	1	0	0	0	1	2
18	16.5 - 19.5	1	0	0	3	2	6
21	19.5 - 22.5	0	1	0	1	0	2
24	22.5 - 25.5	0	1	1	0	1	3
27	25.5 - 28.5	0	0	0	1	1	2
30	28.5 - 31.5	0	0	1	0	0	1
33	31.5 - 34.5	0	0	1	1	0	2
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0
45	43,5 - 46,5	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 46,5	0	0	0	0	0	0
Tot		20	24	23	23	23	113

Senecio erucaeformis

distancia		Datos brutos					Total
marca de clase	rango cm	replicas					
		A	B	C	D	E	
-3	> -1,5	0	0	0	0	0	0
0	-1.5- +1,5	3	9	0	0	0	12
3	1.5-4.5	0	0	0	0	0	0
6	4.5- 7.5	0	0	0	0	2	2
9	7.5- 10.5	0	0	0	0	0	0
12	10.5 - 13.5	0	0	0	0	0	0
15	13.5 - 16.5	0	0	0	0	0	0
18	16.5 - 19.5	0	0	0	0	0	0
21	19.5 - 22.5	0	0	0	0	0	0
24	22.5 - 25.5	1	0	0	0	0	1
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	0	0
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	0	0	0	0	0	0
36	34.5 - 37.5	0	0	0	0	0	0
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	0	0	0
45	43,5 - 46,5	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 46,5	0	0	0	0	0	0
Tot		4	9	0	0	2	15

Sisyrinchium striatum

distancia		Datos brutos					Total
marca de clase	rango cm	replicas					
		A	B	C	D	E	
-3	> -1,5	1	0	0	0	0	1
0	-1.5- +1,5	12	10	10	10	2	44
3	1.5-4.5	2	0	7	5	2	16
6	4.5- 7.5	2	4	2	0	7	15
9	7.5- 10.5	3	6	1	0	8	18

12	10.5 - 13.5	4	0	1	2	2	9
15	13.5 - 16.5	0	2	0	0	0	2
18	16.5 - 19.5	0	0	0	0	0	0
21	19.5 - 22.5	0	1	1	1	0	3
24	22.5 - 25.5	0	1	0	0	0	1
27	25.5 - 28.5	0	0	0	0	1	1
30	28.5 - 31.5	0	0	0	0	0	0
33	31.5 - 34.5	0	0	1	2	0	3
36	34.5 - 37.5	0	1	0	0	0	1
39	37.5 - 40.5	0	0	0	0	0	0
42	40.5 - 43.5	0	0	0	1	0	1
45	43.5 - 46.5	0	0	0	0	0	0
Inf.	> 46,5	0	1	0	1	0	2
Tot		24	26	23	22	22	117

Stachys philippiana

distancia		Datos brutos					Total
marca de clase	rango cm	replicas					
		A	B	C	D	E	
-3	> -1,5		0		0	0	0
0	-1.5- +1,5		7		2	6	15
3	1.5-4.5		0		0	3	3
6	4.5- 7.5		0		3	2	5
9	7.5- 10.5		5		1	1	7
12	10.5 - 13.5		1		0	2	3
15	13.5 - 16.5		1		1	1	3
18	16.5 - 19.5		0		2	2	4
21	19.5 - 22.5		1		5	1	7
24	22.5 - 25.5		0		2	0	2
27	25.5 - 28.5		0		1	1	2
30	28.5 - 31.5		0		1	1	2
33	31.5 - 34.5		0		1	0	1
36	34.5 - 37.5		0		0	0	0
39	37.5 - 40.5		0		0	0	0
42	40.5 - 43.5		0		0	0	0
45	43.5 - 46.5		0		0	0	0
Inf.	> 46,5		0		1	0	1
Tot			15		20	20	55

Anexo VII

Experimento de incorporación al suelo de propágulos sin estructuras para la dispersión en otoño.

Número de propágulos por especie, por réplica y por franja de suelo en profundidad. El número de propágulos sembrado por especie por cada réplica es 25. Ver metodología Capítulo 4.

Leyenda:

Tratamiento 1: 1g:2a, suelo con una parte de grava por dos partes de arcilla.

Tratamiento 2: 1g:1a, suelo con una parte de grava por una parte de arcilla.

Tratamiento 3: 2g:1a, suelo con dos partes de grava por una parte de arcilla

Tratamiento 1: 1g:2a

Alstroemeria pallida

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		20	13	n	21	10	15	79
s - 1 cm		2	5	n	3	4	4	18
1 - 2 cm		0	0	n	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		22	18		24	14	19	97

Astragalus arnotianus

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		10	4	n	12	7	11	44
s - 1 cm		13	17	n	7	5	7	49
1 - 2 cm		0	0	n	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		23	21		19	12	18	93

Convolvulus demissus

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		21	9	n	16	13	7	66
s - 1 cm		0	11	n	4	2	9	26
1 - 2 cm		0	0	n	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		21	20		20	15	16	92

Madia sativa

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	0	n	0	1	0	1
s - 1 cm		0	0	n	0	0	0	0
1 - 2 cm		0	0	n	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		0	0		0	1	0	1

Nassauvia pinnigera

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		1	0	n	0	0	0	1
s - 1 cm		5	0	n	1	0	0	6
1 - 2 cm		0	0	n	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		6	0		1	0	0	7

Pozoa coreacea

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Profundidad		513	514	515	516	517	518	Total

Superficie	13	5	n	9	6	9	42	
s - 1 cm	7	11	n	8	5	8	39	
1 - 2 cm	0	0	n	0	0	0	0	
2 - 5 cm	0	0	n	0	0	0	0	
Total	20	16		17	11	17	81	
<i>Schizanthus hookerii</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		12	7	n	11	5	10	45
s - 1 cm		11	15	n	6	9	4	45
1 - 2 cm		0	0	n	1	0	0	1
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		23	22		18	14	14	91
<i>Senecio erucaeformis</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		7	0	n	5	2	8	22
s - 1 cm		4	2	n	4	0	5	15
1 - 2 cm		0	0	n	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		11	2		9	2	13	37
<i>Silene chilensis</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	3	n	6	4	2	15
s - 1 cm		0	4	n	7	4	3	18
1 - 2 cm		0	0	n	1	0	0	1
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		0	7		14	8	5	34
<i>Sisyrinchium striatum</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		6	4	n	10	8	11	39
s - 1 cm		15	14	n	7	3	7	46
1 - 2 cm		0	0	n	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		21	18		17	11	18	85
<i>Stachys philippiana</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		7	0	n	5	3	4	19
s - 1 cm		5	3	n	4	9	7	28
1 - 2 cm		0	0	n	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		12	3		9	12	11	47

Tratamiento 2: 1g:1a*Alstroemeria pallida*

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		19	9	6	14	8	21	77
s - 1 cm		1	7	11	7	6	0	32
1 - 2 cm		0	0	0	0	1	0	1
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0	0
Total		20	16	17	21	15	21	110

Astragalus arnottianus

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		15	2	2	14	11	10	54
s - 1 cm		8	15	14	6	11	9	63
1 - 2 cm		0	2	0	0	0	0	2
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0	0
Total		23	19	16	20	22	19	119

Convolvulus demissus

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		16	6	3	15	17	18	75
s - 1 cm		1	15	8	4	0	2	30
1 - 2 cm		0	0	0	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0	0
Total		17	21	11	19	17	20	105

Madia sativa

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		2	1	0	0	0	0	3
1 - 2 cm		0	1	0	0	0	0	1
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0	0
Total		2	2	0	0	0	0	4

Nassauvia pinnigera

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		1	1	0	1	0	1	4
s - 1 cm		1	4	2	7	0	4	18
1 - 2 cm		1	0	0	0	1	1	3
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0	0
Total		3	5	2	8	1	6	25

Poa coreacea

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		11	2	1	13	13	13	53
s - 1 cm		8	11	16	9	7	5	56
1 - 2 cm		0	1	0	0	1	0	2
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0	0
Total		19	14	17	22	21	18	111

Schizanthus hookerii

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		7	0	1	7	5	8	28
s - 1 cm		18	12	18	10	18	8	84
1 - 2 cm		0	5	1	0	0	0	6
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0	0
Total		25	17	20	17	23	16	118

Senecio erucaeformis

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
-------------	----------	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-------

Superficie	3	0	0	4	1	8	16
s - 1 cm	5	3	0	2	1	8	19
1 - 2 cm	1	0	0	0	0	0	1
2 - 5 cm	0	0	0	0	0	0	0
Total	9	3	0	6	2	16	36

Silene chilensis

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		3	0	0	0	1	0	4
s - 1 cm		4	0	5	0	7	0	16
1 - 2 cm		2	1	0	0	0	0	3
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0	0
Total		9	1	5	0	8	0	23

Sisyrinchium striatum

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		9	1	0	8	7	7	32
s - 1 cm		12	14	16	11	14	14	81
1 - 2 cm		0	3	1	0	2	0	6
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0	0
Total		21	18	17	19	23	21	119

Stachys philippiana

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		4	1	0	0	2	5	12
s - 1 cm		9	11	2	8	10	6	46
1 - 2 cm		0	2	0	0	1	0	3
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0	0
Total		13	14	2	8	13	11	61

Tratamiento 3: 2g:1a

Alstroemeria pallida

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	11	n	0	16	0	27
s - 1 cm		23	8	n	17	5	18	71
1 - 2 cm		1	0	n	6	0	0	7
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		24	19		23	21	18	105

Astragalus arnotianus

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	6	n	0	8	0	14
s - 1 cm		18	11	n	10	12	22	73
1 - 2 cm		2	1	n	11	0	0	14
2 - 5 cm		1	0	n	0	0	0	1
Total		21	18		21	20	22	102

Convolvulus demissus

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	14	n	0	14	0	28
s - 1 cm		20	3	n	16	4	25	68
1 - 2 cm		0	0	n	2	0	0	2
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		20	17		18	18	25	98

Madia sativa

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	0	n	0	0	0	1

s - 1 cm	0	0	n	0	0	1	0	
1 - 2 cm	0	0	n	0	0	0	0	
2 - 5 cm	0	0	n	0	0	0	0	
Total	0	0		0	0	1	1	
<i>Nassauvia pinnigera</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	1	n	0	0	0	1
s - 1 cm		3	4	n	3	2	6	18
1 - 2 cm		2	1	n	3	0	5	11
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		5	6		6	2	11	30
<i>Pozoa coreacea</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	6	n	0	13	0	19
s - 1 cm		16	15	n	9	8	21	69
1 - 2 cm		1	0	n	12	1	2	16
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		17	21		21	22	23	104
<i>Schizanthus hookerii</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	5	n	0	9	0	14
s - 1 cm		16	14	n	5	13	22	70
1 - 2 cm		6	2	n	14	0	3	25
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		22	21		19	22	25	109
<i>Senecio erucaeformis</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	0	n	0	0	0	0
s - 1 cm		1	1	n	3	1	22	28
1 - 2 cm		1	0	n	2	1	3	7
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		2	1		5	2	25	35
<i>Silene chiensis</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	1	n	0	0	0	1
s - 1 cm		0	8	n	2	0	1	11
1 - 2 cm		1	1	n	12	1	0	15
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		1	10		14	1	1	27
<i>Sisyrinchium striatum</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	5	n	0	7	0	12
s - 1 cm		13	14	n	7	11	17	62
1 - 2 cm		7	0	n	14	2	1	24
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		20	19		21	20	18	98
<i>Stachys philippiana</i>								
Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	518	Total
Superficie		0	1	n	0	5	0	6
s - 1 cm		11	10	n	4	8	14	47
1 - 2 cm		2	1	n	13	3	3	22
2 - 5 cm		0	0	n	0	0	0	0
Total		13	12		17	16	17	75

Anexo VIII

Experimento de incorporación al suelo de propágulos sin estructuras para la dispersión en primavera.

Número de propágulos por especie, por réplica y por franja de suelo en profundidad. El número de propágulos sembrado por especie por cada réplica es 25. Ver metodología Capítulo 4.

Leyenda:

Tratamiento 1: 1g:2a, suelo con una parte de grava por dos partes de arcilla.

Tratamiento 3: 2g:1a, suelo con dos partes de grava por una parte de arcilla.

Tratamiento 1: 1g:2a

Alstroemeria pallida

Profundidad	replicas	513	514	516	517	518	Total
Superficie		17	16	19	15	20	87
s - 1 cm		0	3	4	0	1	8
1 - 2 cm		0	0	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		17	19	23	15	21	95

Astragalus arnotianus

Profundidad	replicas	513	514	516	517	518	Total
Superficie		21	13	23	18	17	92
s - 1 cm		0	4	0	1	5	10
1 - 2 cm		0	0	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		21	17	23	19	22	102

Azorella madreporica

Profundidad	replicas	513	514	516	517	518	Total
Superficie		15	18	20	12	17	82
s - 1 cm		2	1	2	2	6	13
1 - 2 cm		0	0	1	0	0	1
2 - 5 cm		0	2	0	0	0	2
Total		17	21	23	14	23	98

Convolvulus demissus

Profundidad	replicas	513	514	516	517	518	Total
Superficie		20	15	22	17	21	95
s - 1 cm		1	2	0	0	0	3
1 - 2 cm		0	0	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		21	17	22	17	21	98

Madia sativa

Profundidad	replicas	513	514	516	517	518	Total
Superficie		1	0	5	0	4	10
s - 1 cm		0	0	0	0	2	2
1 - 2 cm		0	0	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		1	0	5	0	6	12

Nassauvia pinnigera

Profundidad	replicas	513	514	516	517	518	Total
Superficie		7	5	12	1	10	35
s - 1 cm		2	1	4	0	1	8

1 - 2 cm	0	0	0	0	2	2
2 - 5 cm	0	0	0	0	0	0
Total	9	6	16	1	13	45

Pozoa coreacea

Profundidad	replicas	513	514	516	517	518	Total
Superficie		16	15	20	17	22	90
s - 1 cm		3	2	2	1	0	8
1 - 2 cm		0	0	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		19	17	22	18	22	98

Schizanthus hookerii

Profundidad	replicas	513	514	516	517	518	Total
Superficie		16	14	17	13	17	77
s - 1 cm		2	3	1	3	6	15
1 - 2 cm		0	0	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		18	17	18	16	23	92

Senecio erucaeformis

Profundidad	replicas	513	514	516	517	518	Total
Superficie		5	3	12	3	7	30
s - 1 cm		3	3	4	0	7	17
1 - 2 cm		1	1	0	0	0	2
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0

Sisyrinchium striatum

Profundidad	replicas	513	514	516	517	518	Total
Superficie		20	16	24	17	21	98
s - 1 cm		2	6	0	4	4	16
1 - 2 cm		0	0	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		22	22	24	21	25	114

Stachys philippiana

Profundidad	replicas	513	514	516	517	518	Total
Superficie		0	0	20	0	0	20
s - 1 cm		0	0	4	0	0	4
1 - 2 cm		0	0	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		0	0	24	0	0	24

Tratamiento 3: 2g:1*Alstroemeria pallida*

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		17	21	17	12	21	88
1 - 2 cm		1	0	0	0	0	1
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		18	21	17	12	21	89

Astragalus arnottianus

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		19	15	17	13	20	84
1 - 2 cm		3	0	1	1	0	5
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		22	15	18	14	20	89

Azorella madreporica

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		14	19	15	10	20	78
1 - 2 cm		5	2	2	2	0	11
2 - 5 cm		1	0	0	0	0	1
Total		20	21	17	12	20	90

Convolvulus demissus

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		19	19	18	14	14	84
1 - 2 cm		0	1	0	0	0	1
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		19	20	18	14	14	85

Madia sativa

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		0	0	0	3	4	7
1 - 2 cm		0	0	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	0	0	1	1
Total		0	0	0	3	5	8

Nassauvia pinnigera

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		0	15	7	9	13	44
1 - 2 cm		4	1	1	4	2	12
2 - 5 cm		1	0	1	0	1	3
Total		5	16	9	13	16	59

Poa coreacea

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		14	14	14	15	16	73
1 - 2 cm		3	0	3	3	0	9
2 - 5 cm		0	1	0	0	0	1
Total		17	15	17	18	16	83

Schizanthus hookerii

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		11	20	19	8	20	78
1 - 2 cm		4	2	1	4	0	11
2 - 5 cm		2	0	0	0	1	3
Total		17	22	20	12	21	92

Senecio erucaeformis

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		5	8	2	8	13	36
1 - 2 cm		3	0	1	0	0	4
2 - 5 cm		1	0	0	0	2	3
Total		9	8	3	8	15	43

Sisyrinchium striatum

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		15	16	21	12	23	87
1 - 2 cm		3	1	2	4	1	11

2 - 5 cm	2	0	1	0	1	4
Total	20	17	24	16	25	102

Stachys philippiana

Profundidad	replicas	513	514	515	516	517	Total
Superficie		0	0	0	0	0	0
s - 1 cm		0	0	0	0	0	0
1 - 2 cm		0	0	0	0	0	0
2 - 5 cm		0	0	0	0	0	0
Total		0	0	0	0	0	0