

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

**EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA Y PROFUNDIDAD DE
HOJARASCA SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y SUPERVIVENCIA
Y CRECIMIENTO INICIAL DE PLANTAS DE REGENERACIÓN DE
BEILSCHMIEDIA MIERSII (GAY) KOSTERM, EN LA QUEBRADA DEL ÁRBOL,
REGIÓN METROPOLITANA**

KLAUS NICOLÁS KREMER RAMÍREZ

SANTIAGO - CHILE

2014

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

**EFEECTO DE LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA Y PROFUNDIDAD DE
HOJARASCA SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y SUPERVIVENCIA
Y CRECIMIENTO INICIAL DE PLANTAS DE REGENERACIÓN DE
BEILSCHMIEDIA MIERSII(GAY) KOSTERM, EN LA QUEBRADA DEL ÁRBOL,
REGIÓN METROPOLITANA**

**EFFECTS OF WATER AVAILABILITY AND LITTER DEPTH ON SEED
GERMINATION, SEEDLING SURVIVORSHIP AND EARLY GROWTH OF
BEILSCHMIEDIA MIERSII (GAY) KOSTERM, IN QUEBRADA DEL ÁRBOL,
REGIÓN METROPOLITANA**

KLAUS NICOLÁS KREMER RAMÍREZ

Santiago, Chile

2014

UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA Y PROFUNDIDAD DE HOJARASCA SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO INICIAL DE PLANTAS DE REGENERACIÓN DE *BEILSCHMIEDIA MIERSII* (GAY) KOSTERM, EN LA QUEBRADA DEL ÁRBOL, REGIÓN METROPOLITANA

Memoria para optar al título profesional de:
Ingeniero en Recursos Naturales Renovables

KLAUS NICOLÁS KREMER RAMÍREZ

	Calificaciones
Profesor Guía	
Sr. Álvaro Promis B. Ingeniero Forestal, Dr. rer. nat.	7,0
Profesor Patrocinante	
Sr. Rodrigo Fuster Ingeniero Agrónomo, M.S.	
Profesores Evaluadores	
Sr. Máximo Alonso V. Ingeniero Agrónomo, Ph. D.	7,0
Sr. Alejandro León S. Ingeniero Agrónomo, Ph. D.	6,0
Colaborador	
Sr. Gabriel Mancilla E. Ingeniero Forestal, Ph. D.	

Santiago, Chile – 2014

A mis padres.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mis padres, por su apoyo incondicional, y por dar siempre lo mejor de sí mismos por mí. Todo lo logrado hasta aquí y en adelante, será gracias a ellos.

Agradezco también a mi profesor guía, Álvaro Promis, por todo lo enseñado, su paciencia, apoyo y comprensión, y por introducirme en el apasionante mundo de la investigación forestal. Al Laboratorio de Ecología y Manejo de la Vegetación, y a los profesores Gabriel Mancilla, Carlos Magni, Horacio Bown, Iván Grez, Máximo Alonso, Sergio Durán, Luis González, Jorge Pérez y Juan Pablo Fuentes, por sus valiosos consejos y/o el apoyo logístico brindado. A mis compañeros de terreno Christian Barra, Haroldo Silva, Fernando Sánchez, Paola Poch, Betsabé Abarca, Carla Jara, Nicole Galindo, por sus consejos, compañía y simpatía, y al personal del departamento de Silvicultura, Vladimir Chávez, Laurelina Troncoso, Fernanda Mondaca y Verónica Ovalle. A mis amigos Fernando Medrano, por sus buenos consejos y apoyo, Felipe Aguirre, por su compañía y ayuda en terreno, y Patricia Salvo, por su gran ayuda al encontrarme lejos de Santiago. A las secretarías de la Facultad de Ciencias Agronómicas, Alessandra Fuentealba y Oriana Díaz, por su comprensión y excelente disposición en todo momento.

Agradezco a todos mis grandes amigos, y a mis compañeros, profesores y funcionarios de la universidad, que hicieron de éste un lugar inolvidable y una gratísima etapa en mi vida, llena de recuerdos y aprendizajes invaluable. Agradezco a la facultad y a la Universidad de Chile, por recibirme como un estudiante más en sus aulas, y formarme bajo sus valores.

Por último, agradezco también a la Corporación Nacional Forestal, la cual a través del Fondo de Investigación de Bosque Nativo, proveyó de los recursos necesarios para financiar el desarrollo de ésta y otras memorias del proyecto “Permanencia de Bosques de *Beilschmiedia miersii*. Regeneración según contenido de humedad del suelo y presencia de hojarasca”, así como a don Helios Murialdo, quien desinteresadamente facilitó su predio para llevar a cabo la investigación.

ÍNDICE

RESUMEN	7
ABSTRACT	8
INTRODUCCIÓN	9
HIPÓTESIS.....	12
OBJETIVO GENERAL.....	12
METODOLOGÍA	13
LUGAR DE ESTUDIO.....	13
MÉTODOS.....	15
<i>Colecta de semillas</i>	15
<i>Caracterización del ambiente de luz al interior de las comunidades vegetales</i>	16
<i>Diseño del experimento de germinación de semillas</i>	16
<i>Estimación de las diferencias de humedad del sustrato</i>	21
<i>Evaluación de supervivencia y muestreo sobre plantas de regeneración</i>	21
ANÁLISIS DE DATOS.....	22
<i>Radiación solar incidente</i>	22
<i>Humedad del sustrato</i>	22
<i>Efecto sobre la germinación de semillas y supervivencia de plantas de regeneración</i>	23
<i>Efecto sobre el crecimiento inicial</i>	23
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	24
RADIACIÓN SOLAR INCIDENTE.....	24
HUMEDAD DEL SUSTRATO.....	25
EFECTO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y SUPERVIVENCIA DE PLANTAS DE REGENERACIÓN.....	27
<i>Sitio “bosque”</i>	28
<i>Germinación de semillas</i>	28
<i>Supervivencia de plantas de regeneración</i>	28
<i>Sitio “interfase”</i>	29
<i>Germinación de semillas</i>	29
<i>Supervivencia de plantas de regeneración</i>	30
<i>Sitio “matorral”</i>	30
<i>Germinación de semillas</i>	30
<i>Supervivencia de plantas de regeneración</i>	31
EFECTO SOBRE EL CRECIMIENTO INICIAL.....	35
CONCLUSIONES	38
BIBLIOGRAFÍA	40
APÉNDICES	52

RESUMEN

El belloto del norte (*Beilschmiedia miersii* (Gay) Kosterm) es un árbol endémico de la zona central de Chile, en categoría de conservación vulnerable. La sequía, su principal amenaza, impide su regeneración debido a sus altos requerimientos hídricos, por lo que sus poblaciones se encuentran fragmentadas y limitadas a quebradas de la Cordillera de la Costa. De acuerdo con antecedentes disponibles, es posible que en tales sitios la humedad del sustrato esté mediada por la hojarasca, capaz de reducir la evaporación del suelo.

Se evaluó la germinación de semillas, y la supervivencia y el crecimiento inicial de plantas de regeneración¹, bajo dos niveles de disponibilidad hídrica (alta y baja), y tres niveles de profundidad de hojarasca (0, 5 y 12 cm), en tres sitios de distinta cobertura y estructura arbórea de la Quebrada del Árbol (R.M.): un bosque denso de *B. miersii*, un sector de matorral esclerófilo, y un sitio representativo del ecotono entre ambos. En abril de 2013, se instalaron 24 parcelas en cada uno, todas ellas con 30 semillas. A cada parcela se le asignó un tratamiento, que fue replicado cuatro veces por sitio.

Las parcelas con disponibilidad hídrica alta fueron regadas durante un año, mientras que aquellas con disponibilidad hídrica baja no fueron regadas. El porcentaje de germinación se evaluó en octubre (luego de 180 días aproximadamente), y el de supervivencia, en abril (luego de un año). El crecimiento inicial se evaluó solamente en el bosque denso, dada la escasa supervivencia en los otros sitios.

La disponibilidad hídrica afectó positivamente el porcentaje de germinación de semillas solamente en el bosque de *B. miersii*, es decir, el sitio con mayor cobertura arbórea, mientras que en ningún sitio afectó la supervivencia. En todos los sitios, la presencia de hojarasca produjo un aumento de la germinación y supervivencia, al proteger contra la desecación y depredación, sin importar su profundidad (5 ó 12 cm). En ningún caso hubo interacción entre la disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca.

El crecimiento de raíces en relación con los tejidos superficiales de las plantas de regeneración, parece aumentar conforme la disponibilidad hídrica es menor, mientras que ocurre lo contrario cuando la radiación solar es obstruida por la hojarasca. Ello sugiere que el crecimiento de los distintos tejidos se rige por los recursos más limitantes (en este caso agua y luz), mostrando un comportamiento acorde a la teoría de optimización de recursos.

Palabras clave: *Beilschmiedia miersii*, disponibilidad hídrica, hojarasca, germinación, supervivencia, crecimiento inicial.

¹Para efectos de esta investigación se usará el término “plantas de regeneración” para referirse a ejemplares de *B. miersii*, desde el momento en que la semilla germina, hasta previo a su establecimiento definitivo. A diferencia de este término, el concepto de plántula, más comúnmente usado, se refiere a la planta en el estado inmediatamente posterior a la germinación, es decir, cuando aún posee cotiledones (Leck et al., 2008).

ABSTRACT

Beilschmiedia miersii (Gay) Kosterm is an endemic and vulnerable tree species of central Chile. Because of its high water requirements, it is thought that drought hinders its regeneration, fragmenting its populations and restricting them to ravines of the Coastal Mountain Range. In such sites, water availability might be regulated by litter, which can reduce soil evaporation rates.

Survivorship and early growth of seedlings was evaluated under two levels of water availability (high and low) and three litter depths (0, 5 and 12 cm), on three sites with different canopy cover and forest structure. 24 plots with 30 seeds (experimental units) were set up on each site, where every treatment was replicated four times.

High water availability increased germination in the most shaded site, while it didn't affect survivorship. At both depths (5 and 12 cm), leaf litter coverage caused an increase on seed germination and survivorship rates, by protecting seeds against desiccation and predation. No interaction was found between water availability and litter.

Initial growth of roots and above-ground tissues seems to be guided by the limiting resources water and solar radiation, suggesting that the root-shoot ratio in the seedlings of *B. miersii* would respond according to the optimal partitioning theory.

Keywords: *Beilschmiedia miersii*, precipitation, litter, germination, survival, early growth.

INTRODUCCIÓN

Beilschmiedia miersii (Gay) Kosterm (belloto del norte) es una especie arbórea siempreverde endémica de Chile, perteneciente a la familia Lauraceae. Es dominante en las comunidades relictuales de las que forma parte, que según se presume, con anterioridad se extendieron ampliamente por el hemisferio sur gondwánico (Serra et al., 1986). Debido a sus altos requerimientos hídricos, hoy se distribuye en forma fragmentada en ambientes higrófilos azonales, principalmente quebradas de la Cordillera de la Costa, así como en laderas y pequeños valles de exposición sur (Novoa 2004; Ramírez et al., 2004; Hechenleiter et al., 2005). Los límites norte y sur de su distribución, respectivamente, corresponden al Cerro Imán (Longotoma, Región de Valparaíso; 32°11'3"S; 71°18'1"O), y al Cerro Poqui (Doñihue, Región del Libertador Bernardo O'Higgins; 34°11'5,48"S; 71°3'13,20"O) (Novoa, 2004). A lo largo de esta distribución existen 182 localidades conocidas, abarcando una superficie total de 5.000 ha de bosque de *B. miersii*, en un tramo de 221 Km de norte a sur. Se estima que dicha superficie alberga un total de 180.000 individuos (Novoa, 2004).

B. miersii se encuentra formando parte de la región del Matorral y Bosque Esclerófilo, Sub-región del Bosque Esclerófilo Costero (Gajardo, 1994), en la cual dominan los inviernos fríos y lluviosos, sequías y altas temperaturas estivales (Di Castri y Hajek, 1976). Tiende a formar pequeños bosquetes, constituyendo la comunidad descrita con el nombre de *Beilschmiedietum miersii* (Schmithüsen, 1954), donde suele asociarse con *Cryptocarya alba* (peumo), *Crinodendron patagua* (patagua), *Drymis winteri* (canelo), *Persea lingue* (lingue), *Escallonia spp.* y varias mirtáceas y especies higrófilas (Gajardo 1994; Novoa 2004).

Las poblaciones de *B. miersii* enfrentan múltiples amenazas, entre ellas la expansión de la actividad agrícola, la habilitación de terrenos para parcelas de agrado, el pisoteo, ramoneo y consumo de frutos por parte del ganado y de roedores (incluso en áreas protegidas), proyectos de desarrollo minero, la alta frecuencia de incendios, y la escasez de humedad (Gajardo et al., 1987; Benoit, 1989; Henríquez y Simonetti, 2001; Novoa, 2004; Hechenleiter et al., 2005). Ello ha llevado a que actualmente la especie presente serios problemas de conservación, siendo declarada vulnerable según el Reglamento para la Clasificación de Especies Silvestres (RCE) (DS N°50/2008), y Monumento Natural, de acuerdo con la definición de la Convención para la Protección de la Flora, la Fauna y las Bellezas Escénicas Naturales de América (D N°13/1995). Novoa (2004), en tanto, si bien considera que no existe información observada, estimada o inferida sobre una disminución de sus poblaciones, señala que parte importante de la regeneración podría verse interrumpida por la escasez de humedad, dado que los altos requerimientos hídricos de la especie no son satisfechos por las precipitaciones, destacando este hecho como la principal causa de amenaza. En la misma línea, modelaciones de la distribución futura de la especie realizadas por Plischoff y Fuentes (2011) predicen una reducción de la distribución potencial

actual de la especie de 820.100 ha, hasta una superficie de 200.700 ha, en un periodo de 50 años, siendo la temperatura y la precipitación las principales variables que explicarían dicha reducción.

La humedad es un recuso crítico en el éxito reproductivo de plantas, tanto para asegurar la viabilidad de las semillas y la germinación (Evans y Etherington, 1990; Fenner y Thompson, 2005), como para la supervivencia y establecimiento de las plantas de regeneración (Wellington y Noble, 1985; Sacchi y Price, 1992). Sobre todo las plantas con semillas grandes, inicialmente requieren de una alta disponibilidad de agua para imbibirse y activar el desarrollo del embrión (Wilson y Witkowski, 1998; Kikuzawa y Koyama, 1999). *B. miersii*, al igual que otras lauráceas y especies del bosque esclerófilo, tiene semillas que, además de grandes, son de corta vida o recalcitrantes, sólo capaces de germinar mientras se mantengan abundantemente hidratadas, por lo que son altamente sensibles a la desecación (Murdoch y Ellis, 2000; Kermodé y Finch-Savage, 2002). Es posible que incluso el contacto momentáneo con abundante agua determine una mayor tasa de germinación: plantas de climas xéricos suelen tener adaptaciones morfológicas o fisiológicas que previenen la germinación en ausencia de humedad cuando ésta no es suficiente para la supervivencia de las plántulas (Hunter y Erickson, 1952; Bradford, 1995; Facelli, 2008), latencia que se ve interrumpida cuando las semillas entran en contacto momentáneo con agua (Facelli, 2008). Podría ser el caso de *B. miersii*, cuyas semillas, además de recalcitrantes, poseen una cubierta rígida, posiblemente capaz de prevenir la germinación en ausencia de abundante humedad (Fuentes et al., 1984).

Otro factor de amenaza sobre las poblaciones de *B. miersii* está dado por la degradación y/o pérdida del manto de hojarasca sobre el suelo, producto de la presencia de ganado, la recurrencia de incendios, y particularmente, de la extracción directa para su comercialización (Flores y Krogh, 1994; Jorquera, 1998). Esta última se desarrolla hasta el momento sin ningún tipo de regulación (Ramírez et al., 2007), y se ha vuelto especialmente intensa en el piedemonte y quebradas de la Cordillera de la Costa de la Región Metropolitana, desde donde ya en 1994 se extraían $40.620 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$, principalmente para abastecer la construcción y mantención de áreas verdes en Santiago (Flores y Krogh, 1994; Gatica, 2011).

Por un lado, se ha indicado que la presencia de hojarasca sobre el suelo tiene un efecto negativo sobre la germinación, emergencia y supervivencia de plantas de regeneración (Sydes y Grime, 1981; Xiong y Nilsson, 1999), el cual es mayor en la medida que es más profunda (Facelli y Pickett, 1991) o abundante (Sydes y Grime, 1981; Hamrick y Lee, 1987; Loyd et al., 2012). Esto se debe a que reduce las fluctuaciones de temperatura que interrumpen la latencia (Grime et al., 1981; Fenner y Thompson, 2005), limita la radiación solar incidente (Vázquez-Yanes et al., 1990), impide físicamente la emergencia de plántulas (Peterson y Facelli, 1992), y puede liberar sustancias con efectos alelopáticos sobre las semillas (Bosy y Reader, 1995; Olson y Wallander, 2002). Además, un manto de hojarasca demasiado denso o profundo puede retardar o impedir la penetración de las raíces en el sustrato mineral, dificultando de esta manera la obtención de agua y nutrientes (Lusk, 1995; Tozer y Bradstock, 1997; Caccia y Ballare, 1998; Facelli, 2008), o bien, cuando la semilla

se encuentra cubierta, puede retrasar la emergencia del tallo, comprometiendo la supervivencia de plántulas (Sydes y Grime 1981; Bosy y Reader, 1995; Rotundo y Aguiar, 2005).

Por otro lado, la hojarasca también puede tener efectos positivos sobre la regeneración de plantas leñosas. Es sabido que en sistemas con restricciones hídricas, donde la regeneración se ve limitada por la humedad, la presencia de hojarasca suele tener un efecto positivo sobre la germinación y supervivencia de plantas de regeneración, debido a que al reducir la evaporación del agua contenida en el suelo, permite mantener la humedad durante períodos secos (Glendening, 1942; Fowler, 1986; Everham et al., 1996; Facelli y Ladd, 1996; Xiong y Nilsson, 1999; Loydi et al., 2012). Otro efecto positivo del manto de hojarasca está dado por su capacidad de actuar como una barrera protectora contra la depredación de semillas, al reducir la probabilidad de que éstas sean detectadas por roedores y depredadores en general (Myster y Pickett, 1993; Cintra, 1997).

Cabe señalar además, que plantas con semillas grandes como las de *B. miersii* por lo general son menos vulnerables a los efectos negativos de la profundidad de hojarasca, ya sea en la etapa germinativa, o durante el establecimiento y crecimiento inicial (Molofsky y Augspurger, 1992; Peterson y Facelli, 1992; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1992; Everham et al., 1996; Metcalfe y Grubb, 1997; Moles y Westoby, 2004), ya que en general una mayor disponibilidad de reservas le confiere a la planta una mayor independencia, reduciendo su vulnerabilidad a las condiciones limitantes de luz y nutrientes (Saverimuttu y Westoby, 1996; Walters y Reich, 2000; Moles y Westoby, 2004).

Becerra et al. (2004), a partir de ensayos de germinación de semillas de *B. miersii* en laboratorio, en los cuales manipularon la disponibilidad hídrica (a través de la irrigación) y la presencia de hojarasca, verificaron un efecto positivo sobre el tiempo y el porcentaje de germinación de semillas, especialmente a bajas condiciones de humedad. No obstante, se ha visto que el efecto de la hojarasca sobre la germinación y establecimiento de plántulas depende en gran medida del contexto ambiental, habiéndose obtenido resultados divergentes en condiciones de laboratorio, y en terreno (Ruprecht et al., 2010; Loydi et al., 2012). Por lo tanto, cabe preguntarse sobre la capacidad efectiva de regeneración de *B. miersii* en el campo, donde además de manipularse variables como la humedad y la presencia de hojarasca, actúen otros factores no controlables a los que normalmente se encuentran sometidas las semillas y plántulas de la especie, como la estructura de las comunidades de que forma parte, o la exposición a la radiación solar. Particularmente, la respuesta de las semillas y plantas de regeneración a la disponibilidad de luz es trascendental para la regeneración, y varía ostensiblemente según las adaptaciones que cada especie posee (Fenner y Thompson, 2005; Facelli, 2008). Especies con semillas grandes generalmente exhiben mayores tasas de supervivencia de plántulas en condiciones sombrías, que especies con semillas pequeñas, pues su mayor disponibilidad de reservas les permite sobrevivir más tiempo antes de alcanzar independencia energética (Leishman y Westoby, 1994; Fenner y Thompson, 2005; Farnsworth, 2008). Al respecto, Donoso (1974) señala que si bien *B. miersii* es una especie tolerante a la sombra, también es capaz de crecer en lugares abiertos, siempre y cuando disponga de suficiente humedad.

Una respuesta fisiológica común de plántulas frente a situaciones de estrés consiste en variar el nivel de crecimiento y distribución de biomasa hacia los distintos tejidos, en función de los estímulos que reciben de los factores ambientales que limitan su desarrollo, como la disponibilidad de agua y nutrientes, y la exposición a la radiación solar (Lovett Doust, 1989; Reich, 2002; Facelli, 2008). Particularmente, la teoría de la optimización propone que las plantas distribuyen la biomasa que producen, privilegiando el crecimiento de aquellos tejidos encargados de adquirir los recursos más limitantes para el desarrollo de la planta, sean éstos luz, agua o nutrientes (Bloom et al., 1985; Wilson, 1988; Thornley, 1998). Es así como frente a la escasez hídrica, se activa la producción y/o el transporte de auxinas que favorecen el crecimiento radicular por sobre el de tejidos aéreos, para promover una mayor capacidad de absorción de agua (Reader et al.; 1993; Firnet al., 2000; Eapenet al., 2005; Tealeet al., 2005). En tanto, una estrategia habitual en dicotiledóneas bajo presencia de hojarasca, y en general en condiciones de sombra, consiste en favorecer el crecimiento del tallo y de las hojas por sobre el crecimiento radical a través de la producción de etileno y/o giberelinas, hasta alcanzar una mayor exposición a la radiación solar (Peterson y Facelli, 1992; Givnish, 1998; Poorter y Nagel, 2000; García-Martínez y Gil, 2002; Vandebussche et al., 2004; Facelli, 2008). En caso de que *B. miersii* mostrase un comportamiento acorde con la teoría, el crecimiento diferencial de los tejidos de sus plantas de regeneración, que no ha sido evaluado para la especie, bien podría actuar como indicador de los factores limitantes en su hábitat.

Hipótesis

H1: De acuerdo con los antecedentes expuestos, se plantea como hipótesis que los porcentajes de germinación de semillas y de supervivencia de plantas de regeneración de *B. miersii*, así como el crecimiento inicial de estas últimas, están mediados por la humedad del sustrato y por la profundidad de hojarasca sobre el suelo. En la medida en que aumentan la humedad del sustrato y la profundidad de hojarasca, la germinación de semillas y la supervivencia de las plantas de regeneración de *B. miersii* hacen lo propio.

H2: La escasez hídrica debería favorecer el crecimiento de la raíz, con respecto a la parte aérea (tallo y hojas), mientras que, conforme mayor es la profundidad de la hojarasca, y por tanto, el nivel de sombra sobre las semillas, debería observarse un mayor crecimiento en los tejidos aéreos de las plantas de regeneración, en relación con la raíz.

Objetivo general

El objetivo de este estudio consiste en evaluar la respuesta de la germinación de semillas, supervivencia y crecimiento inicial de plantas de regeneración de *B. miersii* a la

disponibilidad hídrica y a la profundidad de hojarasca sobre el suelo, a partir de un experimento manipulativo de campo. Esto, bajo tres condiciones ambientales de distinta densidad, cobertura y composición de la comunidad vegetal, de tal manera de capturar la heterogeneidad debida a factores ambientales no controlables.

METODOLOGÍA

Lugar de estudio

El experimento se llevó a cabo en la Quebrada del Árbol ($33^{\circ}51'1''\text{S}$; $71^{\circ}0'28''\text{O}$), provincia de Melipilla, Región Metropolitana (Figura 1), la cual alberga una de las poblaciones remanentes de *B. miersii*. La quebrada forma parte del Cordón Altos de Cantillana, sitio prioritario para la conservación en Chile debido a su alto valor ecológico, dado por la presencia de ecosistemas únicos y por un alto endemismo, sumado a una constante presión antrópica (Muñoz et al., 1996; CONAMA, 2005; Castillo, 2007). Se escogió este lugar para el estudio, debido a la presencia en ella de bosques de *B. miersii* en variadas condiciones ambientales y topográficas, y a la abundante producción de semillas de los árboles, necesaria para llevar a cabo el experimento.

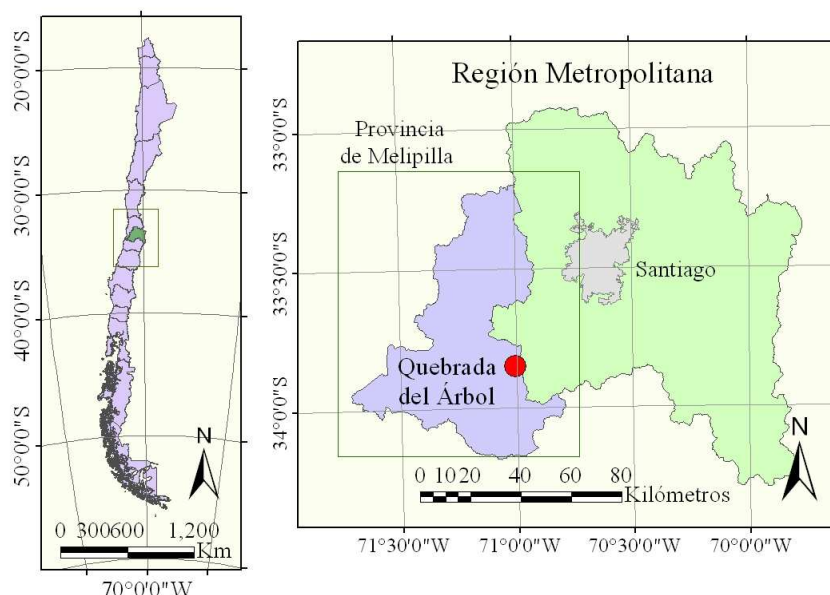


Figura 1. Ubicación del área de estudio, correspondiente a la Quebrada del Árbol (en rojo).

La quebrada presenta exposición noreste, formando parte de la vertiente occidental de la Cordillera de la Costa. Posee un clima templado cálido, con una estación seca prolongada

de entre 6 y 8 meses (CONAMA, 2007). Al igual que el resto de la reserva de Altos de Cantillana, se caracteriza por una fuerte influencia costera, que genera un aumento en las precipitaciones, cuyo monto medio anual asciende a 501,8 mm, en tanto que las temperaturas medias mensuales varían entre 8 y 18,1°C (CONAMA, 2007; Uribe et al., 2012). Se encuentra inserta en la Región del Matorral y del Bosque Esclerófilo, componiendo la Sub-Región del Matorral Espinoso de la Cordillera de la Costa (Gajardo, 1994).

La quebrada se encuentra próxima a la laguna de Aculeo, en cuyos alrededores se ha dado una intensa extracción de hojarasca, actividad en la que se desempeñan principalmente campesinos de bajos ingresos y de pocas alternativas económicas y laborales (Flores y Krögh, 1994). Si bien el carácter abrupto y de difícil acceso de las quebradas de la zona han limitado la actividad en comparación con el piedemonte y quebradas vecinas a la ciudad de Santiago, la expansión de ésta y la creciente demanda por hojarasca han ido forzando la búsqueda de nuevas áreas de extracción hacia el sur, particularmente hacia la Cordillera de la Costa, con lo que el sector de Aculeo se ha ido constituyendo como uno de los principales proveedores de tierra de hojas para la ciudad de Santiago (Flores y Krögh, 1994; Muñoz 2010).

Para la instalación del experimento, de la Quebrada del Árbol se seleccionaron a priori tres sitios en los cuales *B. miersii* estaba presente, cada uno de diferentes características ambientales, dadas principalmente por la densidad y cobertura vegetal: a) Un bosque dominado por *B. miersii*, de alta densidad y cobertura (en adelante, “bosque”); b) un sector representativo del ecotono entre dicho bosque y el matorral esclerófilo, de menor densidad y cobertura (en adelante, “interfase”); y c) un sector dominado por matorral esclerófilo abierto (en adelante, “matorral”).

La distribución de los árboles a través de las categorías de diámetro a la altura del pecho (DAP), o bien a 1,3 m sobre el nivel del suelo, revela una estructura monoestratificada del sitio “bosque” (Figura 2a), mientras que en los sectores “interfase” y “matorral”, ésta es de tipo multiestratificada; es decir, con una mayor proporción de árboles de menor diámetro, y una disminución gradual en la densidad a medida que este último aumenta (Donoso, 1993; Bettinger et al., 2009; Nowak et al., 2011) (Figuras 2b y 2c). En los apéndices I, II y III se presentan las respectivas tablas de rodal.

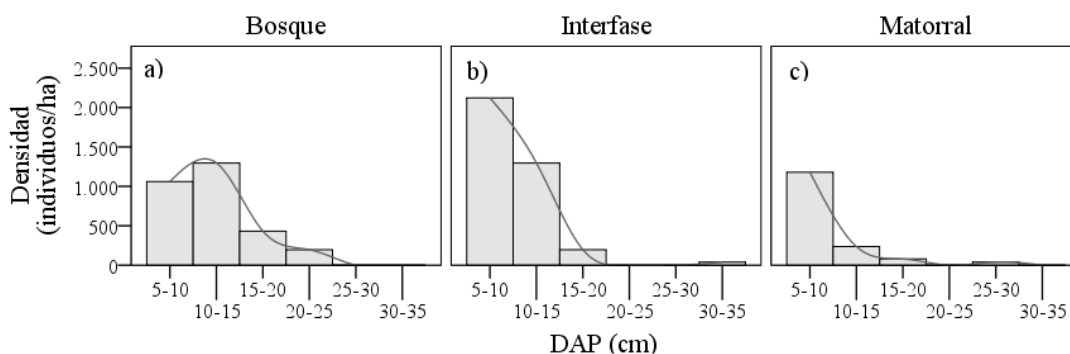


Figura 2. Distribución del DAP (diámetro a la altura del pecho, 1,3 m sobre el nivel del suelo) de los árboles de más de 5 cm de DAP, en las tres comunidades arbóreas utilizadas para el montaje del experimento: a) “bosque”; b) “interfase”; y c) “matorral”.

Métodos

Colecta de semillas

Durante la última semana del mes de febrero de 2013, se recolectaron semillas de *B. miersii* en la Quebrada del Árbol y sus alrededores, encontrándose éstas en pleno proceso de maduración y dispersión (Donoso y Cabello, 1978; Cabello, 1987). Las semillas fueron extraídas ya sea desde los árboles, o directamente del suelo (Figura 3). En total, se recolectaron 4.300 semillas, que fueron mezcladas y almacenadas en el Centro de Semillas y Árboles Forestales de la Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza de la Universidad de Chile, hasta el momento de sembrarlas. Las semillas presentaron una viabilidad de 89% (determinada a través de la prueba de flotación), y un peso medio de 66 semillas por kilogramo; ambos medidos sobre una muestra de 1.459 semillas, proveniente del total extraído.

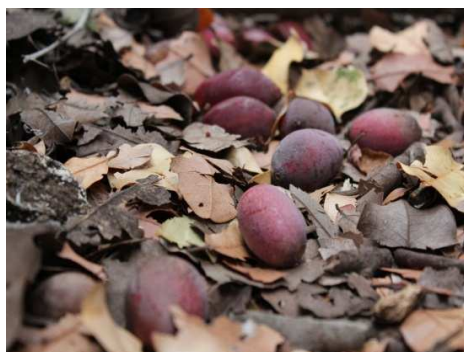


Figura 3. Semillas de *B. miersii* sobre la hojarasca, posterior a la dispersión.

Caracterización del ambiente de luz al interior de las comunidades vegetales

Con el fin de tener en cuenta la posible influencia de la radiación solar sobre las variables de interés (porcentajes de germinación y supervivencia, y crecimiento inicial), previo a la siembra se estimó la radiación solar incidente bajo el dosel arbóreo en cada sitio, tomando fotografías hemisféricas en un total de 12 puntos distribuidos sistemáticamente dentro de ellos. Las fotografías hemisféricas consisten en imágenes capturadas con una cámara digital orientada en forma vertical hacia el dosel arbóreo, empleando un lente ojo de pez, que consta de un campo de visión de 180°. La imagen resultante constituye un registro de las coordenadas angulares de todas las aberturas del dosel, con la posición de la cámara como centro esférico (Rich, 1990; Promis y Cruz, 2009; Chianucci y Cutini, 2012) (Figura 4). A partir de dicha información, mediante el software Hemiview (versión 2.1) para análisis de fotografías hemisféricas, se estimaron las proporciones medias de cielo visible y de transmisión de radiación solar global incidente para cada sitio (Rich, 1990; Gendron et al., 1998; Promis y Cruz, 2009; Chianucci y Cutini, 2012; Promis et al., 2012).

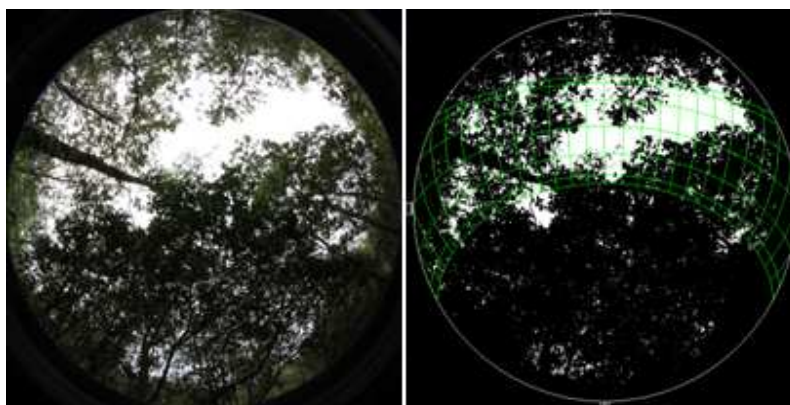


Figura 4. Fotografía hemisférica del dosel arbóreo obtenida con un lente ojo de pez (izquierda), posteriormente analizada para estimar proporción de cielo visible y la fracción de radiación solar global incidente (derecha).

Diseño del experimento de germinación de semillas

Para el montaje del experimento, realizado durante la primera semana de abril de 2013, se aplicó un diseño estadístico factorial completamente aleatorizado, estableciendo en cada sitio un total de 6 tratamientos, resultantes de la combinación de dos niveles de disponibilidad hídrica (alta y baja), y de tres niveles de profundidad de hojarasca (0, 5 y 12 cm) (Cuadro 1). Cada tratamiento fue replicado 4 veces en cada sitio; es decir, se implementó un total de 24 unidades experimentales por sitio. Éstas consistieron en parcelas de 42 por 49 cm, distribuidas en forma sistemática dentro cada sitio, en cada una de las cuales se sembraron 30 semillas.

Cuadro 1. Tratamientos del experimento.

Tratamiento	Factores	
	Profundidad de hojarasca	Disponibilidad hídrica
	cm	Nivel ²
Tratamiento 1	0	Baja
Tratamiento 2	0	Alta
Tratamiento 3	5	Baja
Tratamiento 4	5	Alta
Tratamiento 5	12	Baja
Tratamiento 6	12	Alta

La determinación de los niveles de 5 y 12 cm de profundidad de hojarasca se obtuvo del promedio de los menores y mayores valores de profundidad de hojarasca medidos en terreno. Para ello, en forma sistemática se distribuyeron 21 puntos de medición de profundidad de hojarasca en tres situaciones de alta, media y baja cobertura arbórea, a lo largo de la quebrada.

Se sabe que en general el establecimiento es más exitoso cuando las semillas se ubican directamente sobre el suelo, sin la hojarasca de por medio, debido a la dificultad de las raíces para obtener agua y nutrientes desde encima de ésta (Facelli, 2008). Por otro lado, en visitas previas al sitio de estudio se observó que la germinación natural de las semillas de *B. miersii* ocurría casi siempre cuando éstas se ubican entre el límite inferior del manto de hojarasca, y el horizonte orgánico del suelo inmediatamente debajo de él (Figura 5a). Por lo tanto, con el objeto de simular dicha situación, previo a la siembra se extrajo toda la hojarasca presente en cada parcela (Figura 5b), para luego disponer las 30 semillas sobre el horizonte orgánico ubicado debajo de la hojarasca. Si bien es sabido que parte importante de la mortalidad de semillas y plántulas puede ser causada por la competencia entre ellas (Lewis, 1987; Loiselle, 1990; Silva Matos y Watkinson, 1998; Taylor y Aarssen, 1989), no se dispuso de antecedentes al respecto para *B. miersii* u otras especies del género, por lo que se optó por distribuir las en forma homogénea, separadas 5 cm entre sí, para luego cubrirlas con hojarasca, o dejarlas descubiertas, según el tratamiento asignado (Figura 5c).

² La categoría de disponibilidad hídrica “alta” implicó aplicación de riego en volúmenes mensualmente variables que serán explicados más adelante, en tanto que disponibilidad hídrica “baja” implicó ausencia de riego.



Figura 5. (a) Germinación natural de semillas de *B. miersii*; (b) despeje de la hojarasca de la parcela, previo a la siembra; (c) disposición de las semillas en la parcela, sobre el horizonte orgánico del suelo, y separadas 5 cm entre sí.

Para cubrir las semillas en aquellas parcelas en que el tratamiento lo indicara, se empleó una mezcla homogénea de hojarasca³, procedente de los distintos sitios en que se estableció el experimento (“bosque”, “interfase” y “matorral”) en proporciones iguales. Una vez hecho esto, las parcelas fueron protegidas con domos de malla metálica, que fueron fijados al suelo mediante estacas (Figura 6). Éstos cumplieron la doble función de evitar la acumulación de una mayor cantidad de hojarasca que la dispuesta originalmente sobre las semillas, y de impedir la depredación de semillas y la herbivoría sobre las plantas por parte de roedores, cánidos, lagomorfos y/o ganado (Henríquez y Simonetti, 2001).

Durante todo el período de germinación, a las parcelas con tratamientos de disponibilidad hídrica alta se les suministró agua en volúmenes tales que duplicaran la precipitación natural, según la media mensual estimada por Uribe et al. (2012) para el sector (Cuadro 2). El monto mensual a aportar se distribuyó en dos dosis, aplicadas cada dos semanas, criterio que previamente ha sido aplicado en experimentos similares (Morris et al., 1999; McLaren y MacDonald, 2003; Engelbrecht et al., 2005).

³ Distintos tipos de hojarasca pueden tener distintos efectos, debido a las diferencias en la calidad e intensidad de la radiación solar que son capaces de filtrar (Facelli y Pickett, 1991; Xiong y Nilsson, 1999; Ruprecht et al., 2010).

Cuadro 2. Volúmenes del riego aplicado a las parcelas con tratamiento de disponibilidad hídrica alta, en función de las precipitaciones naturales del sector.

Mes	Precipitación media mensual	Volumen de riego asignado
	mm	L
Abril	31,0	3,2
Mayo	71,7	7,4
Junio	121,2	12,5
Julio	126,0	13,0
Agosto	79,1	8,1
Septiembre	35,3	3,6
Octubre	13,3	1,4

Fuente: Elaboración propia, en base a Uribe et al.(2012).

Posterior al término el período de germinación, es decir, desde noviembre en adelante, se prosiguió suministrando riego en parcelas con tratamientos de disponibilidad hídrica alta hasta el término del primer período de crecimiento vegetativo, es decir, abril de 2014, con el objeto de evaluar el efecto de la disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca sobre la supervivencia y crecimiento inicial. No obstante, debido a las bajas precipitaciones naturales esperadas a partir de noviembre, desde ese momento en adelante se suministraron 5 litros mensuales de agua a cada parcela con tratamiento de disponibilidad hídrica alta⁴, hasta el último mes previo al término del experimento (marzo de 2014).

⁴Grez, I. 2013. Volumen de riego mensual requerido para la supervivencia de plántulas de *B. miersii* en terreno, en período estival. [Entrevista personal]. Departamento de Silvicultura y Conservación de la Naturaleza, Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile.



Figura 6. (a) Parcela sin cubierta de hojarasca; (b) parcela con cubierta de 12 cm de hojarasca; (c): disposición de las parcelas en el sitio “matorral”.

Según Cabello (1987), sembrando a comienzos del otoño, la mayoría de las semillas de *B. miersii* se encuentran germinadas entre mediados y fines de invierno. No obstante, para determinar de manera exacta la fecha del fin del período de germinación en el área de estudio, se registró semana por medio el número de semillas germinadas en aquellas parcelas sin cubierta de hojarasca, que fueron las únicas en que las semillas quedaron a la vista. Una semilla se consideró germinada una vez que, habiéndose fracturado la testa, la radícula emergía de ella⁵ (Figuroa et al., 1996; Becerra et al., 2004; Fenner y Thompson, 2005; Kollman, 2008). A fines de octubre, cuando la cantidad de semillas germinadas en las parcelas sin hojarasca dejó de aumentar, se consideró concluido el período de germinación, y se procedió a realizar la evaluación general de semillas germinadas en la totalidad de las parcelas (porcentaje de semillas germinadas por parcela, en relación con el total de semillas presentes al momento de la evaluación). Para ello, en el caso de las parcelas cubiertas con hojarasca, ésta fue removida cuidadosamente, para luego, después de contar las semillas germinadas, reubicarla en su posición original.

⁵Indicador empleado por Becerra et al. (2004) para ensayos de regeneración de *B. miersii* en laboratorio.

Estimación de las diferencias humedad del sustrato

Con el objeto de dimensionar las eventuales diferencias en la humedad del sustrato entre los distintos sitios, y a la vez entre los tratamientos dentro de cada sitio, ya sea por efecto de la irrigación o de la profundidad de hojarasca, se extrajeron muestras de suelo para medir el contenido gravimétrico de humedad de éste. No obstante, para evitar intervenir las parcelas en observación, se instalaron parcelas adicionales específicamente destinadas a este propósito. En cada sitio se instaló una quinta réplica de cada tratamiento, es decir, un total de seis parcelas adicionales con distintas profundidades de hojarasca y con riego diferenciado, pero sin semillas. Una vez al mes durante todo el período de germinación, previo al riego, se extrajeron muestras del horizonte orgánico superficial de cada una de estas parcelas (primeros 5 cm de suelo bajo la hojarasca), para determinar su contenido gravimétrico de humedad (Borken et al., 2003; Barrientos, 2012). Cabe señalar que dicho valor constituye tan sólo una estimación de la humedad efectiva a la que se encontraban sometidas las semillas en las parcelas análogas, puesto que en realidad sobre ellas actuó no sólo la humedad del suelo orgánico sobre el cual se encontraban insertas, sino también la humedad de la hojarasca situada sobre ellas, y la de la atmósfera inmediata que las rodeaba, factores de los que el método gravimétrico no da cuenta. No obstante lo anterior, el valor resultante puede ser empleado como referencia, tanto para dimensionar las diferencias de humedad del sustrato entre sitios, como para verificar que la aplicación de riego efectivamente generó un cambio en la humedad disponible en el sustrato (Levings, 1984; Hatton et al., 1988; Borken et al., 2003).

Evaluación de supervivencia y muestreo sobre plantas de regeneración

En abril de 2014, después de transcurrido el primer período de crecimiento vegetativo de las plantas provenientes de la germinación de semillas, se realizó la evaluación de supervivencia de plantas de regeneración en la totalidad de las parcelas del ensayo (porcentaje de plantas sobrevivientes, en relación con la cantidad inicial de semillas en las parcelas). En caso de observarse depredación de semillas, se registró también la magnitud de ésta, tomándose en cuenta si la totalidad de las semillas de la parcela fueron depredadas, o sólo parte de ellas. Una vez hecho esto, se extrajeron muestras de plantas de regeneración para medir atributos morfológicos indicadores de crecimiento: superficie foliar, longitud del tallo, diámetro a la altura del cuello (DAC), y biomasa del tallo, hojas y raíces. Este muestreo estuvo limitado al sector “bosque”, específicamente a las parcelas con profundidades de hojarasca de 5 y 12 cm, puesto que en el resto de ellas, es decir, en aquellas con ausencia de hojarasca del mismo sitio, como también en las parcelas de los sitios “interfase” y “matorral”, el número de plántulas sobrevivientes no resultó suficiente para un análisis comparativo. Por lo tanto, se extrajeron las 3 plantas de mayor tamaño y mejor estado fitosanitario de los tratamientos considerados, independientemente de la parcela a la cual éstas pertenecieran.

Previo a su análisis en laboratorio, las plantas extraídas fueron limpiadas completamente. Se midió la longitud total del tallo y el DAC, y se extrajo la totalidad de las hojas de cada

una de ellas, para luego digitalizarlas mediante un escáner de escritorio. A partir de las imágenes resultantes, se calculó el área foliar de cada planta, empleando el software libre ImageJ (Lallana, 1999; Figura 7). En tanto, para medir la biomasa del tallo, de las hojas y de la raíz, las partes aéreas y subterráneas fueron separadas mediante un corte a la altura del cuello, tomando como referencia un punto ubicado 5 mm por sobre la inserción de la semilla, previa extracción de ésta, que aún se encontraba ligada al hipocótilo. Las distintas partes, incluidas las hojas, fueron almacenadas por separado en bolsas de papel, y secadas en una estufa a 65°C hasta peso constante, para posteriormente ser pesadas en una balanza de precisión (Thompson, 1985).



Figura 7. Digitalización de la hojas de las plantas de *B. miersii* extraídas para la estimación de la superficie foliar.

Análisis de datos

Radiación solar incidente

Se comparó entre los distintos sitios la proporción de cielo visible y la proporción de radiación solar global incidente bajo el dosel. En vista de la heterocedasticidad de los datos obtenidos para estas variables, incluso después de múltiples transformaciones estadísticas, la significancia de las diferencias entre sitios se determinó mediante la prueba no paramétrica “U” de Mann-Whitney.

Humedad del sustrato

Por medio de análisis gráficos, se compararon los valores medios del contenido gravimétrico de humedad del sustrato de los distintos sitios, estimados a partir de las muestras extraídas de aquellas parcelas destinadas a su medición. De la misma manera, para explorar el eventual efecto que la irrigación tuvo sobre la humedad del sustrato, se comparó la humedad del sustrato de aquellas parcelas con disponibilidad hídrica alta, con la de aquellas con disponibilidad hídrica baja, según el sitio y la profundidad de hojarasca a la que estuvieran sometidas.

Efecto sobre la germinación de semillas y supervivencia de plantas de regeneración

Para determinar el efecto que la disponibilidad hídrica y la profundidad del manto de hojarasca tuvieron sobre la proporción de semillas germinadas en los distintos sitios, se realizó un ANOVA bifactorial para cada uno de ellos. El primer factor, correspondiente a la disponibilidad hídrica, contempló los dos niveles empleados: alta y baja (Cuadros 1 y 2). El segundo factor, correspondiente a la profundidad de hojarasca, incluyó los tres niveles de profundidad establecidos, es decir, 0, 5 y 12 cm (Cuadro 1). En forma independiente para cada sitio, se realizaron las pruebas de Shapiro-Wilks y de Kolmogorov-Smirnov para analizar la normalidad de la variable respuesta, y la prueba de Levene para la homogeneidad de varianzas. Las dos primeras pruebas también se emplearon para analizar la normalidad de los residuos, mientras que para determinar la independencia del error se usó la prueba de rachas. Para dar cumplimiento al supuesto de homocedasticidad, fue necesario transformar la variable respuesta, mediante la función arcoseno de la raíz cuadrada. En caso de encontrarse un efecto significativo de alguna de las variables explicatorias, posterior a los ANOVA se realizaron comparaciones múltiples mediante pruebas de mínima diferencia significativa (LSD), de manera de detectar las eventuales diferencias provocadas por los distintos niveles de los factores.

En cuanto a la supervivencia de plantas de regeneración, aún después de múltiples transformaciones, el supuesto de homogeneidad de varianzas sólo se cumplió en el sitio “matorral”. Por lo tanto, para identificar el efecto de la disponibilidad hídrica y de la profundidad de hojarasca sobre dicha variable en los tres sitios, en lugar de análisis de varianza de doble vía se empleó la prueba de Scheirer-Ray-Hare para cada uno de ellos, que consiste en una extensión de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, para análisis de más de un factor (Dytham, 2011; Sokal y Rohlf, 2012). En este caso, como pruebas a posteriori para comparaciones múltiples, se empleó la prueba “U” de Mann-Whitney, análoga a la prueba LSD empleada en el caso de la germinación (Sokal y Rohlf, 2012).

Efecto sobre el crecimiento inicial

Con el objeto de identificar patrones de crecimiento en las plantas de regeneración por efecto de la disponibilidad hídrica y la profundidad de la hojarasca, se realizaron distintos análisis de varianza bifactoriales, cada uno de ellos con una de las variables de crecimiento como variable respuesta, y la disponibilidad hídrica y profundidad de hojarasca como variables independientes en cada caso. Se realizó el mismo análisis para determinar la influencia de la disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca, sobre la relación entre la biomasa subterránea o de la raíz, y la biomasa aérea.

Puesto que no todas las variables de crecimiento cumplieron con los supuestos de homocedasticidad y de normalidad, se aplicaron distintas transformaciones a varias de ellas (Cuadro 3).

Cuadro 3. Resumen de las transformaciones aplicadas a las variables de crecimiento.

Variable	Transformación aplicada
Longitud del tallo	Ninguna
Diámetro a la altura del cuello (DAC)	Arcoseno del inverso multiplicativo
Superficie foliar	Logaritmo natural
Peso aéreo	Ninguna
Peso raíz	Logaritmo natural
Biomasa subterránea/biomasa aérea	Logaritmo natural

Los análisis se realizaron con el programa estadístico SPSS (versión 19), utilizando en todos ellos un nivel de significancia de 0,05.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Radiación solar incidente

Tanto la proporción de cielo visible como la proporción de radiación solar global incidente bajo el dosel, resultaron ser significativamente diferentes entre los distintos sitios, con los menores valores en el sitio “bosque” (promedios de 1,8% y 2,7%, respectivamente), seguido en orden creciente por los sitios “interfase” (promedios de 3,5% y 5,0%) y “matorral” (promedios de 9,8% y 16,3%), lo que probablemente se explica por el nivel de cobertura del dosel arbóreo (Figura 8). Cabe señalar que el nivel de cobertura del dosel en el sitio “bosque” (1,8% de cielo visible) es propio de ambientes de extrema limitación de luz creados por un dosel arbóreo denso, definidos en la literatura como ambientes de hasta menos de un 3% de radiación solar incidente (Facelli, 2008).

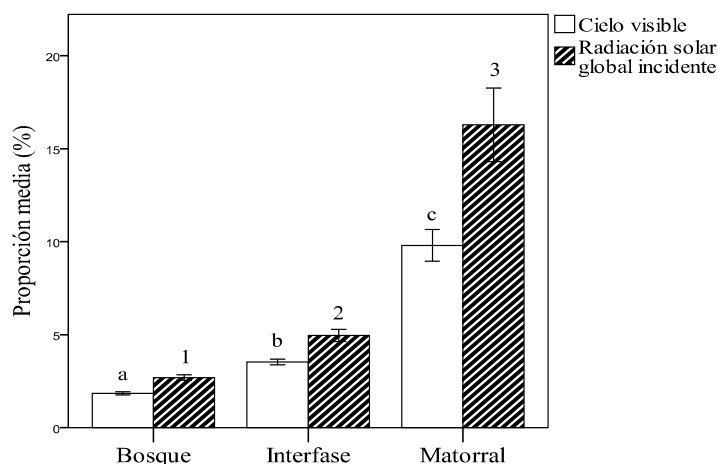


Figura 8. Proporción de cielo visible desde el interior de las formaciones vegetales de los sitios estudiados, y proporción de radiación solar global incidente al interior de las formaciones presentes en ellos, con respecto a la que llega sobre el dosel arbóreo. Los valores van de 0 a 100%, donde 0% representa una obstrucción total del cielo o de la radiación solar, mientras que 100% representa un cielo totalmente abierto, o bien una transmisión absoluta de radiación solar global. Siglas distintas (a, b y c) indican diferencias significativas en la proporción de cielo visible entre los distintos sitios ($p < 0,05$), mientras que números distintos (1, 2 y 3) indican diferencias significativas en la proporción de radiación solar global ($p < 0,05$). Barras de error indican (+/-) un error estándar.

Humedad del sustrato

El contenido gravimétrico medio de humedad del sustrato de todas las parcelas destinadas a la medición de esta variable, fue mayor en el sitio “bosque” (30,5%), que en los sitios “interfase” (18,2%) y “matorral” (20,3%). Este patrón se registró tanto en parcelas con disponibilidad hídrica alta (es decir, con irrigación), como en aquellas con disponibilidad hídrica baja (sin irrigación). Por otro lado, en el sitio “bosque” y en el “matorral” las parcelas sometidas a riego mostraron un mayor contenido gravimétrico de humedad del sustrato (33,4% en “bosque” y 22,9% en “matorral”), que aquellas en que no se regó (27,7% en “bosque” y 17,9% en “matorral”). En general, en el sitio “interfase”, la irrigación aparentemente no generó un aumento en la humedad del sustrato, y de hecho, en promedio ésta resultó levemente mayor en las parcelas no sometidas a riego (18,4%), que en aquellas en que sí se aplicó riego (18,0%) (Figura 9).

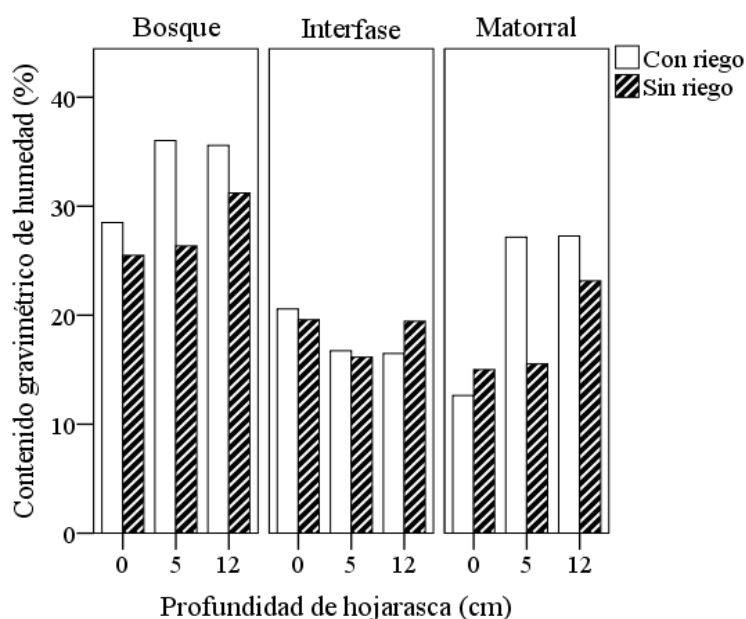


Figura 9. Contenido gravimétrico de humedad del sustrato en los distintos sitios, según el nivel de disponibilidad hídrica, y de profundidad del manto de hojarasca.

El menor contenido de humedad del sustrato en los sitios “interfase” y “matorral” en general, se explicaría por la menor cobertura vegetal. La consecuente mayor exposición a la radiación solar, al aumentar la temperatura del suelo, sería responsable de una alta tasa evaporativa, resultando en suelos más secos, probablemente incapaces de retener el agua provista dos semanas previo al muestreo (Huixiao, 1997; Hillel, 2007; Sauer et al., 2007; Novak, 2012), si bien debe tenerse en cuenta que además de la radiación solar, inciden en la tasa de evaporación del agua del suelo la temperatura, la humedad del aire, y la velocidad del viento, entre otros factores (Novak, 2012). Por otro lado, en el sitio “interfase”, el nulo efecto de la irrigación sobre la humedad del sustrato, podría deberse a que en dicho sitio la tasa de evaporación haya resultado demasiado alta como para retener el agua provista de manera artificial, débase esto a la temperatura del aire, a su humedad, a la velocidad del viento, o bien a la topografía y/o propiedades del suelo (textura, profundidad, contenido de materia orgánica y actividad biológica, entre otros) (Smith y Mullins, 2000; Novak, 2012). Lo anterior sugiere que, si bien la irrigación en general permitiría generar un aumento en la disponibilidad hídrica del sustrato en que se encuentran las semillas de *B. miersii*, ésta no siempre resultaría efectiva, dependiendo de la manera y la periodicidad con que es suministrada, así como de las condiciones ambientales del sitio.

La presencia de hojarasca tuvo un efecto positivo en la humedad del sustrato, como pudo observarse en los sitios “bosque” y “matorral”, donde el nivel de humedad aumentó gradualmente en la medida en que la profundidad de hojarasca hizo lo propio, lo que no obstante no ocurrió en el sitio “interfase”. En este sitio, el mayor nivel de humedad se observó en las parcelas sin cubierta de hojarasca (Figura 9).

Efecto sobre la germinación de semillas y supervivencia de plantas de regeneración

Los resultados de la proporción de semillas germinadas, son muy similares entre los distintos sitios (si bien no es el objeto de este estudio el determinar las diferencias de germinación y supervivencia entre sitios). La mayor proporción de semillas germinadas se registró en el sitio “interfase”, con un promedio general de 70,5%, seguido por el “matorral” (66,5%) y el “bosque” (66,4%), sucesivamente (Figuras 10a y 11). La similitud de dichos valores sugiere que, al menos en la etapa de germinación, la cobertura vegetal y la consecuente exposición a la radiación solar aparentemente no tienen mayor influencia. La supervivencia, por su parte, mostró resultados más disímiles entre los distintos sitios. En el sitio “bosque”, el promedio de plantas que sobrevivieron al finalizar el primer período de crecimiento vegetativo de todas las parcelas (21,8%) resultó considerablemente superior al de la “interfase” (7,7%) y al del “matorral” (0,9%) (Figuras 10b y 11), decreciendo notoriamente conforme disminuyó la cobertura vegetal, y aumentó la exposición a la radiación solar. La diferencia entre los distintos sitios, en contraste con los resultados de la germinación, es esperable puesto que en general, los factores determinantes de la germinación de semillas, son distintos de aquellos que condicionan el rendimiento y la supervivencia posteriores (Figueroa y Lusk, 2001).

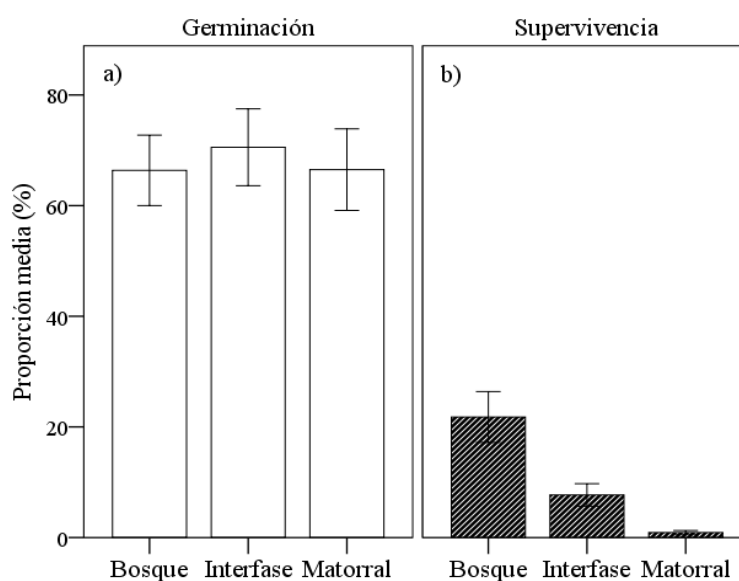


Figura 10. (a) Porcentaje de semillas de *B. miersii* germinadas al término del periodo de germinación; (b) Porcentaje de plántulas sobrevivientes al cabo de un año, en los distintos sitios. Barras de error indican (+/-) un error estándar.



Figura 11. Semillas germinadas al término del período de germinación (izquierda), y plantas sobrevivientes al cabo de un año, al término del experimento (derecha).

A continuación, se describen los resultados obtenidos para cada sitio en particular.

Sitio “bosque”

Germinación de semillas. Los máximos porcentajes de germinación de semillas del sitio “bosque” se dieron en las parcelas con presencia de hojarasca, y con disponibilidad hídrica alta (con riego). Es así como las semillas en parcelas con 12 cm de hojarasca bajo riego, germinaron en un 89,3%, y en aquellas con 5 cm, en un 88,2%. Por el contrario, el menor promedio de semillas germinadas se registró en parcelas sin hojarasca y con disponibilidad hídrica baja (sin riego), con un 14%. La disponibilidad hídrica tuvo un efecto positivo sobre la germinación, no obstante dicha diferencia solamente se manifestó estadísticamente en las parcelas con ausencia de hojarasca ($p = 0,019$; $\eta^2 = 0,271$). La profundidad de hojarasca también tuvo un efecto positivo ($p < 0,001$; $\eta^2 = 0,822$). La proporción de semillas germinadas de las parcelas con 12 y 5 cm de hojarasca, fue significativamente superior a la de aquellas sin cubierta de hojarasca ($p < 0,001$), mientras que entre las dos primeras la diferencia no fue significativa ($p = 0,528$) (Figura 12). La interacción entre la disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca, por su parte, no tuvo un efecto significativo.

Supervivencia de plantas de regeneración. En cuanto a la supervivencia, los mayores porcentajes también se obtuvieron en las parcelas con presencia de hojarasca, y con disponibilidad hídrica alta (con riego): las parcelas con semillas bajo 12 y 5 cm de hojarasca y sometidas a riego mostraron promedios de supervivencia de 45,2% y 32,9%, respectivamente. En tanto, el menor valor se registró en las parcelas con ausencia de hojarasca y de riego, donde ninguna semilla germinó. Se desprende del análisis de Scheirer-Ray-Hare, que la disponibilidad hídrica no tuvo un efecto significativo sobre la supervivencia, mientras que la hojarasca tuvo un efecto positivo ($p < 0,001$). Al igual que en el caso de la germinación, la diferencia generada por la hojarasca se produjo entre las parcelas con 12 y 0 cm de profundidad, y entre aquellas con 5 y 0 cm de profundidad ($p <$

0,001), mientras que entre aquellas con 12 y 5 cm, no se produjeron diferencias significativas. Tampoco hubo un efecto significativo de la interacción entre la disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca (Figura 12).

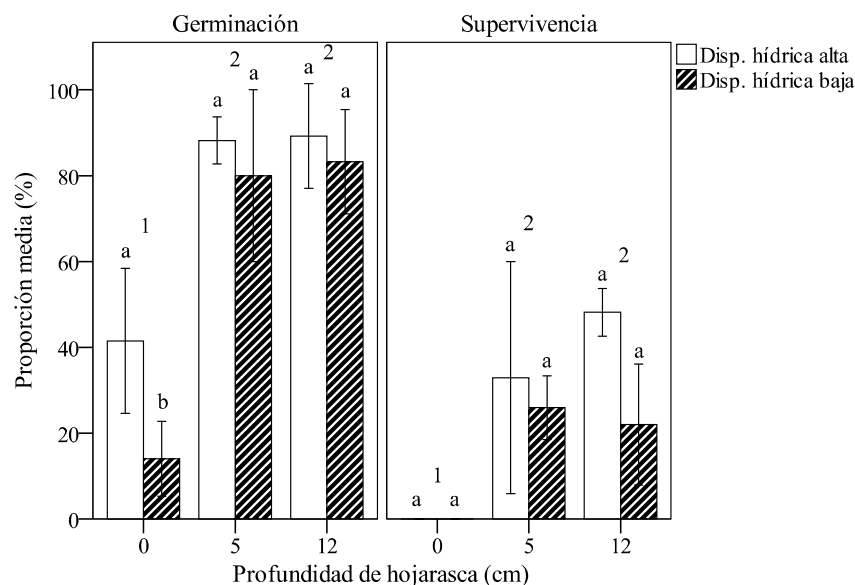


Figura 12. Proporción de semillas germinadas y de plantas sobrevivientes en el sitio “bosque”, según el nivel de disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca. Siglas distintas (a y b) indican diferencias significativas por efecto de la disponibilidad hídrica, entre parcelas sometidas a una misma profundidad de hojarasca ($p < 0,05$). Números distintos (1 y 2) indican diferencias significativas entre parcelas sometidas a distintos niveles de profundidad de hojarasca ($p < 0,05$). Barras de error indican (+/-) un error estándar.

Sitio “interfase”

Germinación de semillas. En este sitio, los mayores porcentajes de germinación también se registraron en el caso de las parcelas con presencia de hojarasca, y con disponibilidad hídrica alta (con riego), obteniéndose un promedio de 98% de germinación en las parcelas con 12 cm de hojarasca y sometidas a riego, y de 90% en aquellas con la misma profundidad de hojarasca, y sin riego. El menor promedio de germinación se obtuvo en las parcelas sin cubierta de hojarasca y sometidas a riego (26%). Estadísticamente, la proporción de semillas germinadas tampoco se vio afectada por la disponibilidad hídrica, y en cambio, sí estuvo influida por la profundidad de hojarasca ($p = 1,130 \cdot 10^{-8}$; $\eta^2 = 0,869$), la cual tuvo un efecto positivo. De las pruebas de comparación múltiple, se extrajo que la media de germinación de las parcelas con 12 y 5 cm de hojarasca fue significativamente superior a la de las parcelas sin hojarasca ($p < 0,001$). En este caso, la diferencia entre las primeras (12 y 5 cm) también fue significativa ($p = 0,045$). No hubo un efecto significativo de la interacción entre la disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca (Figura 13).

Supervivencia de plantas de regeneración. La supervivencia de plantas de regeneración en este sitio fue notoriamente inferior a la registrada en el sitio “bosque”. El mayor promedio registrado fue de un 21%, que se obtuvo en las parcelas con 5 cm de hojarasca, y con disponibilidad hídrica alta (con riego), mientras que en las parcelas sin riego y sin hojarasca, no hubo semillas germinadas. La supervivencia de plantas de regeneración después del primer año de crecimiento vegetativo tampoco se vio afectada significativamente por la disponibilidad hídrica en este sitio, no obstante al menos gráficamente sí se observa un efecto positivo de ésta. La profundidad de hojarasca, por su parte, tuvo un efecto positivo ($p = 0,042$), aunque en las comparaciones múltiples no se encontraron diferencias significativas en la respuesta a sus distintos niveles. La interacción entre las variables no tuvo un efecto estadísticamente significativo (Figura 13).

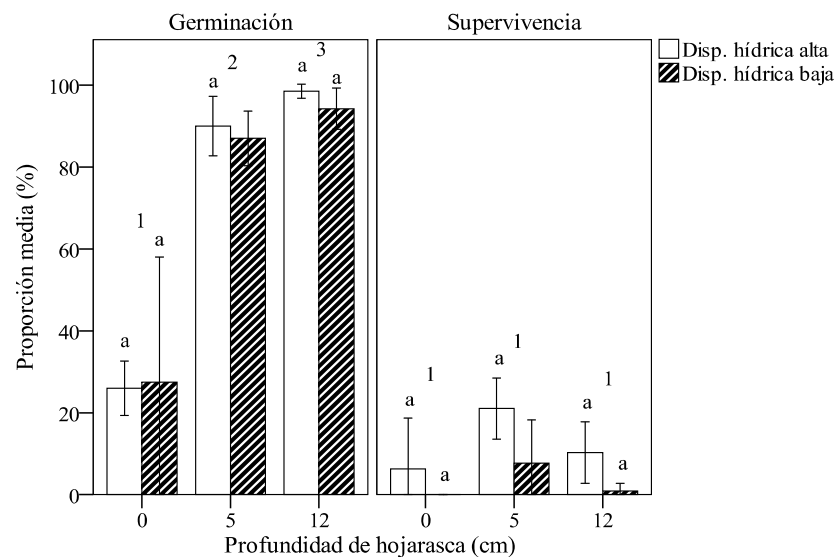


Figura 13. Proporción de semillas germinadas y de plántulas sobrevivientes en el sitio “interfase”, según el nivel de disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca. Siglas iguales (a) indican ausencia de diferencias significativas por efecto de la disponibilidad hídrica, entre parcelas sometidas a una misma profundidad de hojarasca ($p < 0,05$). Números distintos (1, 2 y 3) indican diferencias significativas entre parcelas sometidas a distintos niveles de profundidad de hojarasca ($p < 0,05$). Barras de error indican (+/-) un error estándar.

Sitio “matorral”

Germinación de semillas. En el sitio “matorral”, los mayores valores de germinación también se registraron en las parcelas con presencia de hojarasca, y con disponibilidad hídrica alta (con riego), con un promedio de 95% de semillas germinadas en las parcelas con 12 cm de hojarasca y con riego, y de 91% en aquellas con 5 cm de hojarasca y con riego. El menor promedio (15,8%) se obtuvo en las parcelas con ausencia de hojarasca, y sin riego. Los resultados generales del ANOVA de dos vías son similares a los de la

“interfase”, indicando que la disponibilidad hídrica no afectó significativamente a la proporción de semillas germinadas, mientras que sí lo hizo la profundidad de hojarasca ($p < 0,001$; $\eta^2 = 0,904$). Por otro lado, al igual que en el sitio “bosque”, las parcelas con 12 y 5 cm de hojarasca mostraron una germinación significativamente mayor que las parcelas sin hojarasca, en tanto que no mostraron diferencias estadísticamente relevantes entre sí. No hubo un efecto significativo de la interacción entre la disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca (Figura 14).

Supervivencia de plantas de regeneración. Los porcentajes de supervivencia en el “matorral” fueron los más bajos de todo el ensayo, alcanzando un promedio de apenas 2,6% en las parcelas con 12 cm de hojarasca, y con disponibilidad hídrica alta (con riego). En tanto, en todas las parcelas con ausencia de hojarasca, la supervivencia fue nula. Al igual que en el sitio “interfase”, tan sólo la hojarasca tuvo un efecto positivo sobre la supervivencia ($p = 0,009$), y no se encontraron diferencias estadísticamente apreciables entre las parcelas sometidas a los distintos niveles de dicha variable, como resultado de las pruebas de comparación múltiple. La interacción entre la disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca tampoco tuvo un efecto significativo (Figura 14).

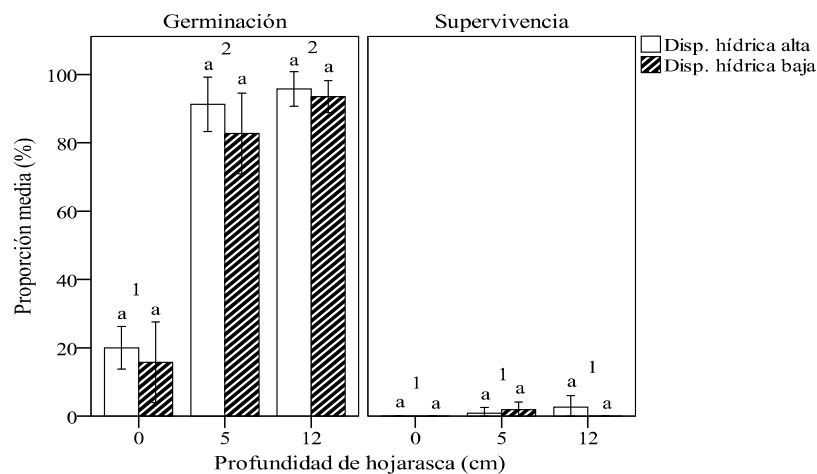


Figura 14. Proporción de semillas germinadas y de plántulas sobrevivientes en el sitio “matorral”, según el nivel de disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca. Siglas iguales (a) indican ausencia de diferencias significativas por efecto de la disponibilidad hídrica, entre parcelas sometidas a una misma profundidad de hojarasca ($p < 0,05$), en tanto que números distintos (1 y 2) indican diferencias significativas entre parcelas sometidas a distintos niveles de profundidad de hojarasca ($p < 0,05$). Barras de error indican (+/-) un error estándar.

Que el porcentaje de germinación no se haya visto afectado por la disponibilidad hídrica en el sitio “interfase”, se explica posiblemente por el hecho de que en dicho sitio, la irrigación aparentemente no generó un incremento sobre la humedad del sustrato (Figura 9). Por otro lado, el nulo efecto del mayor contenido de humedad en el sustrato de las parcelas

sometidas a riego del sitio “matorral” (Figuras 9 y 14), indica que en tales condiciones, dicha variable no sería limitante para la germinación de semillas. El hecho de que sólo en el sitio “bosque”, la mayor disponibilidad hídrica haya generado un aumento en el porcentaje de germinación (Figura 9), indicaría que en condiciones más sombrías y de una mayor cobertura vegetal, las semillas de *B. miersii* tendrían una mayor capacidad para absorber la humedad que las rodea e imbibirse, condición básica para la activación del desarrollo del embrión (Wilson y Witkowski, 1998; Kikuzawa y Koyama, 1999). Lo anterior contradice los resultados de Becerra et al.(2004), en cuyo experimento la disponibilidad hídrica no influyó sobre el porcentaje de germinación de semillas de *B. miersii*. Es posible que la diferencia con sus resultados se deba a la homogeneidad de variables ambientales bajo las cuales se evaluó el efecto de la humedad, las cuales no serían representativas del gradiente de condiciones en que se desarrolla *B. miersii*.

La disponibilidad de hojarasca sobre el suelo tuvo un efecto positivo en todos los sitios, tanto sobre la germinación, como sobre la supervivencia de plantas de regeneración, nuevamente en contraposición a los resultados obtenidos en laboratorio por Becerra et al.(2004), quienes no detectaron un efecto significativo ni del riego, ni de la presencia de hojarasca sobre la supervivencia de plantas. Es decir, en este caso, aparentemente las semillas y plantas de regeneración de *B. miersii* no experimentaron los efectos perjudiciales por parte de la presencia de hojarasca (obstrucción de la radiación solar, menor variabilidad térmica, obstrucción de la emergencia de plantas de regeneración, alelopatía), o bien si lo hicieron, el daño se vio compensado por los efectos positivos de ésta, como puede ser la protección ante la desecación y la depredación.

Por otro lado, se observó que en la mayoría de las parcelas sin cubierta de hojarasca, las semillas terminaron por secarse antes de octubre, ya sea que se encontraran germinadas o no. Además, posterior a la evaluación de germinación de semillas, algunas parcelas presentaron signos de depredación por parte de roedores (Figura 15), los cuales fueron menos frecuentes en aquellas parcelas donde las semillas se encontraron bajo hojarasca (Figura 16). Es decir, la hojarasca efectivamente habría actuado como un manto protector de las semillas de *B. miersii* frente a la depredación y la desecación. Es posible también, que la menor humedad del sustrato (débase ésta al no haber recibido irrigación, a la menor profundidad de hojarasca, o a cualquier otro factor no controlado), haya contribuido a aumentar la probabilidad de depredación. Esto, ya que en la medida que la planta se desarrolla, por lo general resulta cada vez menos vulnerable frente a herbívoros, de manera que la rapidez de crecimiento representa un modo de escape a la depredación (Fenner y Thompson, 2005). Por lo tanto, condiciones de sequía, al retardar el crecimiento del epicótilo y extender así la duración de la etapa juvenil (Achard et al. 2006), pueden prolongar el período durante el cual ésta es más susceptible de depredación.



Figura 15. Izquierda: semillas remanentes en una parcela sin cubierta de hojarasca, después de ser extraídas por roedores. Derecha: comedero de roedores en el área de estudio, con restos de semillas de *B. miersii*.

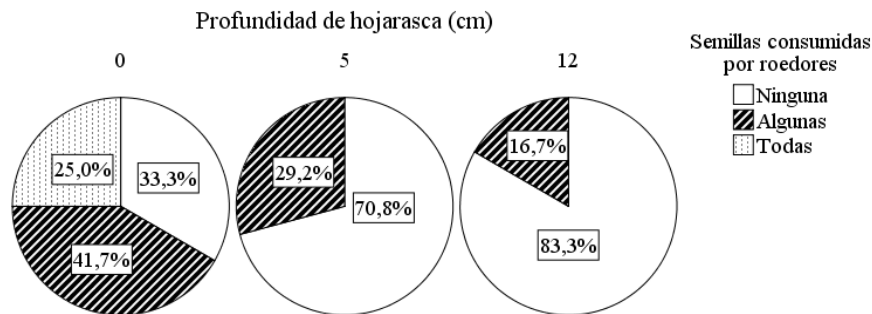


Figura 16. Nivel de depredación de semillas de las parcelas por parte de roedores, según la profundidad de hojarasca presente en ellas.

Como se ha podido ver, tanto en el sitio “bosque”, como en el “matorral”, las diferencias de germinación de semillas y supervivencia de plantas generadas por la hojarasca estuvieron dadas fundamentalmente por la presencia o ausencia de ésta, sin importar su profundidad (Figuras 12, 13 y 14). Tan sólo en la interfase hubo diferencias significativas de germinación condicionadas por la profundidad de hojarasca en todos sus niveles. Aun así, en dicho sitio el nivel de significancia de la diferencia de germinación entre las parcelas con 12 cm de hojarasca, y aquellas con 5 cm, es bajo ($p = 0,45$) en relación con el obtenido al comparar respectivamente estas mismas parcelas (con 5 y 12 cm de hojarasca), con aquellas sin hojarasca, del mismo sitio ($p < 0,001$). Ello sugiere que un nivel intermedio de profundidad de hojarasca; es decir, no mayor de 5 cm, sería suficiente para asegurar la persistencia de la regeneración de *B. miersii*. Acumulaciones de hojarasca por sobre dicho nivel, permitirían por ende sustentar un uso productivo de la hojarasca, basado en la extracción controlada del recurso. Es importante, sin embargo, tener en cuenta el efecto que dicha profundidad del manto de hojarasca puede tener sobre otras especies de la comunidad vegetal. Al respecto, Loydi et al. (2012), concluyeron por medio de un metanálisis que para sistemas con restricciones hídricas, una mayor profundidad de hojarasca suele ser positiva para la emergencia y supervivencia de plantas de regeneración. Sin embargo,

acumulaciones por sobre 500 g m^{-2} afectarían negativamente la emergencia. Por lo tanto, resulta necesario conocer el efecto de la hojarasca sobre otras especies de la comunidad de ecosistemas esclerófilos, de manera de poder hacer recomendaciones más exactas sobre el manejo de este recurso en los bosques de *B. miersii*.

De acuerdo con la literatura citada, el efecto de la hojarasca sobre la germinación de semillas debería haber sido mayor en condiciones de disponibilidad hídrica limitada, es decir, en las parcelas con ausencia de riego (Glendening, 1942; Fowler, 1986; Everhamet al., 1996; Facelli y Ladd, 1996; Xiong y Nilsson, 1999; Loyd et al., 2012). En este caso, como se ha visto, en ningún sitio la interacción entre disponibilidad hídrica y hojarasca tuvo un efecto significativo, tanto sobre la germinación de semillas, como sobre la supervivencia de plantas. Cabe señalar, sin embargo, que en el sitio “bosque”, la diferencia de medias de germinación entre las parcelas con presencia de hojarasca (sea ésta de 12 o 5 cm de profundidad) y ausencia de ésta, fue mayor cuando éstas no recibieron riego, que cuando sí lo hicieron (Cuadro 4). Ello sugiere una leve interacción entre las variables, por lo que para descartarla completamente, es necesario un análisis a posteriori con un mayor tamaño muestral, el cual faculte para el uso de estadística paramétrica, de por sí más exacta que la no paramétrica.

Cuadro 4. Diferencia de medias de germinación entre parcelas con distintas profundidades de hojarasca, con y sin riego, en el sitio “bosque”. El valor a la derecha de cada porcentaje corresponde a la desviación estándar.

Sitio	Profundidad de hojarasca		Diferencia con riego	Diferencia sin riego
	cm	cm	%	%
Bosque	12	0	$60,5 \pm 12,5$	$81,0 \pm 12,5$
	12	5	$6,7 \pm 11,53$	$4,5 \pm 13,12$
	5	0	$53,8 \pm 11,53$	$76,5 \pm 13,12$
Interfase	12	0	$95,0 \pm 12,24$	$84,3 \pm 12,24$
	12	5	$21,5 \pm 12,24$	$15,8 \pm 12,24$
	5	0	$73,5 \pm 12,24$	$68,5 \pm 12,24$
Matorral	12	0	$96,8 \pm 11,31$	$96,0 \pm 11,31$
	12	5	$11,3 \pm 11,31$	$18,0 \pm 11,31$
	5	0	$85,5 \pm 11,31$	$78,0 \pm 11,31$

Por lo anterior, y considerando la alta variabilidad de la germinación en el sitio (Figura 13), sólo podría descartarse el efecto de la interacción entre los factores, para los sitios “interfase” y “matorral”.

En vista de los resultados expuestos hasta aquí, la divergencia con las conclusiones de Becerra et al. (2004) respecto al efecto positivo de la hojarasca sobre la supervivencia, posiblemente sea atribuible a la mortalidad generada por la depredación. Dicha amenaza sólo se encuentra presente en el campo, y pudo haber sido prevenida por la presencia de un manto de hojarasca. También es posible que en el experimento en laboratorio de Becerra et al. (2004) no se haya empleado un manto de hojarasca lo suficientemente profundo como

para generar una diferencia relevante sobre la germinación y supervivencia (Hovstad y Olson, 2008). Por otra parte, las discrepancias tanto en relación con el efecto de la profundidad de la hojarasca, como de la disponibilidad hídrica, también podrían deberse a eventuales diferencias en las características del sustrato. Becerra et al. (2004) emplearon como sustrato suelos superficiales del Parque Nacional La Campana, donde al igual que en la Quebrada del Árbol, domina el grupo taxonómico Haploxeralf (serie Lo Vásquez), por lo que posiblemente comparten propiedades físicas y químicas similares con los suelos del área de estudio (Luzio et al., 2010). No obstante, en dicho experimento el sustrato fue mezclado con arena, por lo que más allá de las diferencias debidas a la ubicación geográfica, los sustratos empleados en ambos experimentos podrían diferir notoriamente en su composición y estructura, variando por tanto las condiciones físicas y químicas a las que estuvieron sometidas las plantas regeneradas de semillas.

Efecto sobre el crecimiento inicial

El crecimiento absoluto de los distintos órganos pesados se vio afectado significativamente, ya sea por la profundidad del manto de hojarasca, o por la disponibilidad hídrica. Es el caso de la longitud del tallo, sobre la cual ambas variables tuvieron un efecto positivo ($p = 0,013$; $\eta^2 = 0,610$ y $p = 0,020$; $\eta^2 = 0,560$, respectivamente). En tanto, sobre el diámetro a la altura del cuello hubo un efecto positivo por parte de la hojarasca ($p = 0,006$; $\eta^2 = 0,690$). Cabe señalar que este último normalmente se correlaciona en forma positiva con la longitud del tallo (Mexal y Landis, 1990). La superficie foliar también se vio afectada positivamente por la disponibilidad hídrica ($p = 0,028$; $\eta^2 = 0,522$), al igual que el peso aéreo de las plantas de regeneración ($p = 0,020$, $\eta^2 = 0,565$). Por último, el peso subterráneo no se vio afectado por ninguna de las variables manipuladas, no pudiéndose afirmar, por ende, que hubiera un crecimiento generalizado de la planta (es decir, tanto de tejidos superficiales como subterráneos), como resultado de condiciones más favorables en general (Myers y Landsberg, 1989; Villagra y Cavagnaro, 2006; Blouinet et al., 2008) (Figura 17).

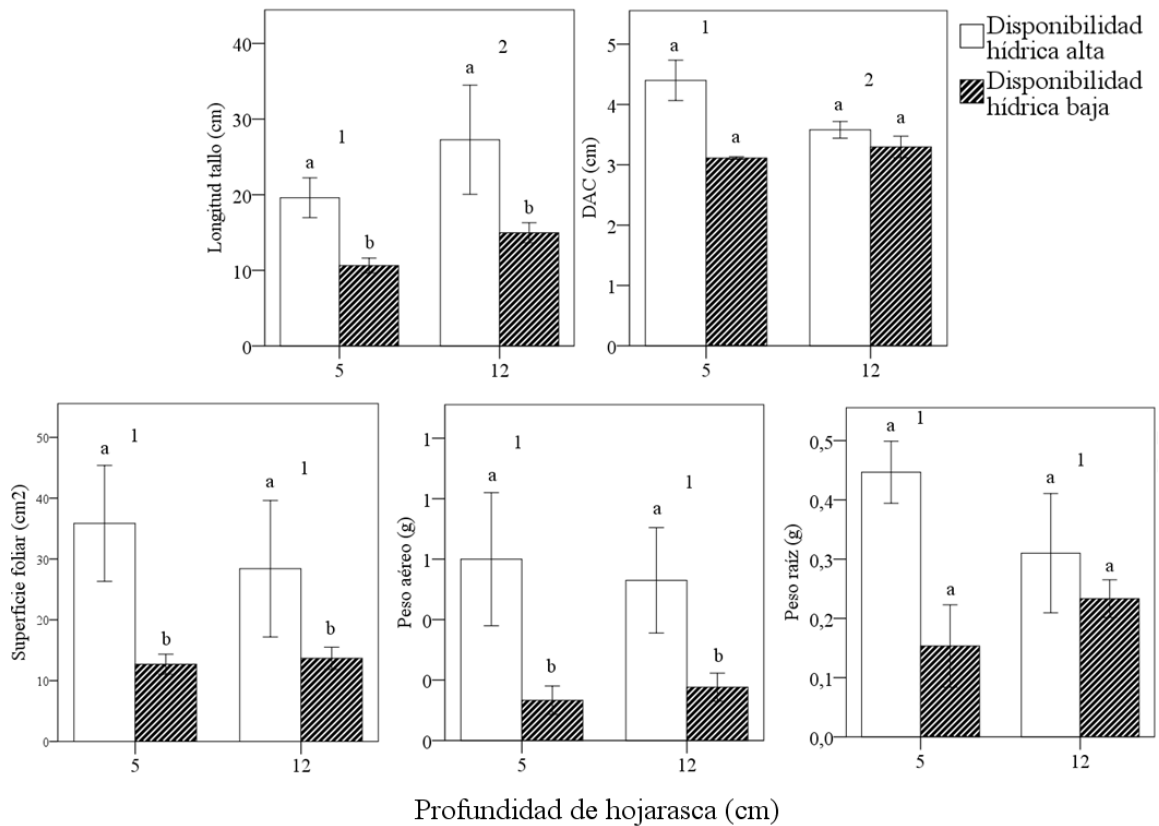


Figura 17. Efecto de la disponibilidad hídrica y de la profundidad de hojarasca sobre las variables de crecimiento, en las plantas de regeneración del sitio “bosque”. Siglas diferentes (a y b) indican diferencias significativas por efecto de la disponibilidad hídrica, bajo una misma profundidad de hojarasca ($p < 0,05$), en tanto que números diferentes (1 y 2) indican diferencias significativas debidas a la profundidad de hojarasca ($p < 0,05$). Barras de error indican (+/-) un error estándar.

Por lo tanto, es posible que diferencias en el desarrollo de los distintos tejidos, como resultado de distintos niveles de disponibilidad hídrica y de profundidad de hojarasca o luminosidad, se deban más bien a diferencias en las tasas de fijación de biomasa hacia los distintos tejidos de la planta, dadas por la escasez hídrica y lumínica. Esto, porque si bien no pudo comprobarse estadísticamente, al menos gráficamente se apreció una clara tendencia, de acuerdo con la cual la relación entre la biomasa de las raíces de las plantas del sitio “bosque”, y su biomasa superficial, fue mayor en condiciones de baja disponibilidad hídrica, o bien en ausencia de riego (2,136), que en presencia de éste (0,754). Del mismo modo, dicha proporción fue menor bajo la presencia de un manto de hojarasca profundo, es decir, de 12 cm (1,125), que bajo un manto de profundidad intermedia, o bien de 5 cm (1,765). Es decir, en la medida en que hubo una menor disponibilidad hídrica efectiva, se dio un mayor crecimiento de los tejidos subterráneos en relación con los superficiales, mientras que a menor exposición a la radiación solar (en este caso, debido a la mayor profundidad de hojarasca), se dio un mayor desarrollo de los tejidos aéreos, en comparación

con los subterráneos. Ello indicaría que las plantas de regeneración de *B. miersii*, al priorizar el crecimiento de los tejidos encargados de adquirir los recursos más limitantes (agua y luz en este caso), exhiben un desarrollo acorde con la teoría de la optimización (Figura 18) (Bloom et al., 1985; Wilson, 1988; Thornley, 1998).

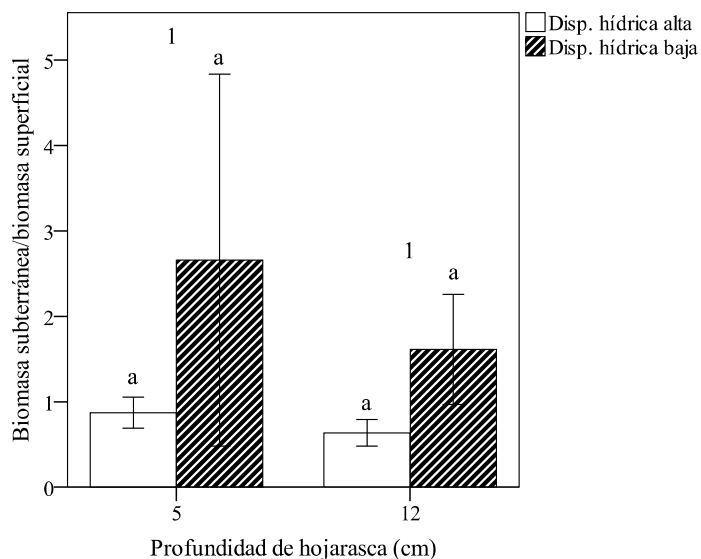


Figura 18. Relación entre la biomasa subterránea y la biomasa superficial, según el nivel de disponibilidad hídrica y profundidad de hojarasca en el sitio “bosque”. Siglas iguales (a) indican ausencia de diferencias significativas por efecto de la disponibilidad hídrica, bajo una misma profundidad de hojarasca ($p < 0,05$), en tanto que números iguales (1) indican ausencia de diferencias significativas producto de la profundidad de hojarasca ($p < 0,05$). Barras de error indican (+/-) un error estándar.

La asignación diferenciada de biomasa hacia los distintos tejidos, en función de la disponibilidad de humedad, y de la profundidad de hojarasca, sugeriría que tales variables serían factores limitantes para la supervivencia y establecimiento de plantas de regeneración de *B. miersii*. En cuanto a la profundidad de hojarasca, se confirmaría lo señalado anteriormente: la especie efectivamente se vería limitada por la falta de radiación solar, la cual se vuelve más escasa conforme aumenta la profundidad del manto de hojarasca. No obstante, los efectos positivos de la hojarasca, como ya se ha señalado, compensarían dicha limitación, ya sea reteniendo la humedad o protegiendo de la depredación, lo que en definitiva se traduciría en una mayor supervivencia, como se ha podido ver.

A pesar de lo anterior, es importante tener en cuenta que la teoría de la optimización se sustenta mayoritariamente en estudios que, si bien la han validado experimentalmente, no han considerado la influencia de la ontogenia sobre el crecimiento de los tejidos subterráneos y superficiales. Y es que las diferencias en las fechas de germinación, en la tasa de crecimiento previa a los muestreos, y en el tamaño y las relaciones alométricas de

las plantas al momento de muestrear, pueden implicar diferencias morfológicas, químicas y metabólicas en raíces, tallos y hojas, capaces incluso de ejercer una mayor influencia sobre los niveles de fijación de biomasa hacia los distintos tejidos, que el grado de exposición a la radiación solar, y la disponibilidad de agua y nutrientes (Evans, 1972; Coleman et al., 1994, Lutze y Gifford, 1998; Reich, 2002). En este estudio tampoco se tomaron en cuenta tales diferencias de crecimiento entre las plántulas previas al muestreo, y de sus relaciones alométricas y tamaño específico al momento de muestrear, siendo que el desfase en la fecha de germinación de cada semilla, ya por sí solo le atribuye mayor importancia al factor ontogénico. Por lo tanto, los resultados obtenidos tan solo reflejan una tendencia en el comportamiento de *B. miersii* en su hábitat, que amerita ser corroborada mediante futuras investigaciones.

Cabe señalar que condiciones muy limitantes de luminosidad, propias de una hojarasca demasiado profunda, pueden ralentizar en forma generalizada el crecimiento de plántulas, y perjudicar el rendimiento de la fotosíntesis (García-Martínez y Gil, 2002; Dodd et al., 2005). De hecho, la capacidad para detectar y anticipar correctamente la alternancia entre períodos de luz y sombra, es determinante de la eficiencia en la fijación de carbono y el crecimiento, lo que en definitiva influye en la probabilidad de supervivencia (Green et al., 2002; Dodd et al., 2005). En vista de aquello, las plántulas de *B. miersii*, que incluso bajo la sombra de una hojarasca profunda (12 cm) no vieron comprometido su desarrollo, sino que por el contrario, incrementaron el crecimiento de sus tejidos superficiales, parecen estar especialmente adaptadas a la sombra.

CONCLUSIONES

Los resultados de esta investigación permiten concluir que un aumento efectivo en la disponibilidad hídrica en el sustrato a través de la irrigación, afecta positivamente a la tasa de germinación de semillas de *B. miersii*, bajo las condiciones sombrías propias de bosques dominados por dicha especie (Apéndice 1). En sitios de menor cobertura y mayor exposición, la disponibilidad hídrica no genera dicho efecto, posiblemente debido a que en ellos las semillas no son capaces de absorber la humedad de su entorno, aun cuando ésta pueda ser abundante, lo que produciría su deshidratación. Por otro lado, el aumento de la disponibilidad hídrica del sustrato no tiene efectos sobre la supervivencia de las plantas de regeneración de *B. miersii*, por lo que la irrigación sólo sería una medida eficaz como medida de protección de los bosques de *B. miersii* durante la etapa de germinación, y bajo el dosel de un bosque continuo dominado por dicha especie.

La presencia de hojarasca sobre el suelo del bosque es fundamental para la regeneración de *B. miersii*, al generar un aumento en las tasas de germinación y supervivencia de las plantas de regeneración de la especie, ya sea en sitios con una alta cobertura vegetal, o en sitios con una mayor exposición, debido a la protección que ejerce contra la desecación, y contra la depredación post-germinación. Pese a ello, más allá de los 5 cm de profundidad, el manto

no genera efectos sustanciales sobre la germinación de semillas y la supervivencia de plantas de regeneración, por lo que tal profundidad sería suficiente para mantener la dinámica de regeneración, al menos durante el primer período de crecimiento vegetativo de las plantas.

En vista del uso económico que los productores dan a la hojarasca y de la falta de otras alternativas laborales, sectores con un nivel de acumulación por sobre los 5 cm de profundidad, podrían aprovecharse para la extracción del recurso. Esto, siempre y cuando dicha actividad se enmarque en planes de manejo adecuados, que establezcan una tasa máxima de extracción sostenible basada en la productividad a nivel local, y que cuenten con un marco normativo apropiado. Aun así, resulta imperioso realizar nuevas investigaciones que permitan evaluar el efecto de la hojarasca sobre el desarrollo de otras especies de la comunidad, que faculten para hacer recomendaciones más específicas sobre su manejo, y la profundidad o cantidad idónea para conservar los ecosistemas en juego.

La divergencia de los resultados de este experimento con los de experiencias llevadas a cabo en laboratorio, en cuanto al efecto de variables como la disponibilidad hídrica y la profundidad de hojarasca sobre la germinación y supervivencia, posiblemente se deba en buena parte a que la homogeneidad de condiciones ambientales del laboratorio no sea representativa del gradiente de condiciones en que se desarrolla *B. miersii*. Ello pone de manifiesto la importancia de desarrollar este tipo de ensayos en terreno, capaces de capturar la amplia variabilidad de condiciones ambientales en que se desarrollan las especies arbóreas.

Tanto la estructura de la vegetación como la profundidad de hojarasca, al determinar la fracción de radiación solar que incide sobre las semillas y plantas de regeneración de *B. miersii*, influyen sobre la supervivencia y crecimiento inicial de esta especie. Ambos son mayores en ambientes con mayor nivel de cobertura o mayor nivel de sombra. Esto sugiere que se trataría más bien de una especie tolerante a la sombra, en oposición a lo que señalan otros autores. Por lo tanto, resulta de interés determinar través de nuevas investigaciones, el efecto concreto que la radiación solar tiene sobre la germinación de semillas, y supervivencia y crecimiento inicial de plántulas. De la misma manera, es necesario también conocer el efecto específico de la depredación sobre la supervivencia de las plantas de regeneración de *B. miersii*, ya que buena parte de la mortalidad pareciera estar moderada por dicho factor.

La distribución y fijación de biomasa hacia los tejidos subterráneos y superficiales de las plantas de regeneración, parecen estar reguladas por la disponibilidad hídrica y por la profundidad de hojarasca. La mayor disponibilidad hídrica conduce a un menor desarrollo de las raíces, en relación con el de tallos y hojas, en tanto que el manto de hojarasca, al bloquear la radiación solar incidente, genera el proceso inverso. Esto indica que ambos factores (la falta de agua y luz) limitan el desarrollo y supervivencia iniciales de *B. miersii*, si bien la especie es capaz de sobreponerse a ellos hasta cierto punto, mediante el crecimiento diferencial de sus tejidos. No obstante, para confirmar esta tendencia, se

requiere un estudio más acabado del crecimiento inicial de la especie, con un mayor tamaño de la muestra, y que además considere el tamaño de las plantas previo al muestreo.

BIBLIOGRAFÍA

Achard, P., H. Cheng, L. De Grauwe, J. Decat, H. Schoutteten, T. Moritz. et. al. 2006. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. Science, 311(5757): 91-94.

Barrientos, Z. 2012. Dynamics of leaf litter humidity, depth and quantity: two restoration strategies failed to mimic ground microhabitat conditions of a low montane and premontane forest in Costa Rica. Revista de Biología Tropical, 60(3): 1041-53.

Becerra, P., J.L. Celis & R. Bustamante. 2004. Effects of leaf litter and precipitation on germination and seedling survival of the endangered tree *Beilschmiedia miersii*. Applied Vegetation Science, 7(2): 253-257.

Benoit, I. 1989. Libro rojo de la flora terrestre chilena. Santiago, Chile: Corporación Nacional Forestal. 159 p.

Bettinger, P., K. Boston, J. P. Siry & D. L. Grebner. 2009. Forest management and planning. Burlington, EE.UU.: Academic Press. 360 p.

Bloom, A., F. Chapin & H. Mooney. 1985. Resource limitations in plants - an economic analogy. Annual Review of Ecology and Systematics, 16: 363-392.

Blouin, V. M., M. Schidt, C. Bulmer & M. Krzic. 2008. Effects of compaction and water content on lodgepole pine seedling growth. Forest Ecology and Management, 255: 2444-2452.

Borken, W., E. Davidson, K. Savage, J. Gaudinski & S. Trumbore. 2003. Drying and wetting effects on carbon dioxide release from organic soil. Science Society of America, 67: 1888-1896.

Bosy, J. & R. Reader. 1995. Mechanisms underlying the supresión of forb seedlings by grass (*Poa pratensis*). Funcional Ecology, 9(4): 635-639.

Bradford, K. 1995. Water relations in seed germination rates. (ch. 3, pp. 351-396). In: *Kigel & G. Galili (eds.)*. Seed Development and Germination. New York, Marcel Dekker. 872p.

- Cabello, A. 1987. Proyecto de protección y recuperación de especies arbóreas y arbustivas amenazadas de extinción. Parte I. (Doc. Tec. N°21), Corporación Nacional Forestal (CONAF). Santiago, Chile: Chile Forestal. 8 p.
- Caccia, F. & C. Ballare. 1998. Effects of tree cover, understory vegetation, and litter on regeneration of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) in south western Argentina. Canadian Journal of Forest Research, 28(5): 683-692.
- Carson, W. & C. Peterson. 1990. The role of litter in an old-field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. Oecología, 85: 8-13.
- Castillo, Y. 2007. Detección de cambios en la vegetación mediante percepción remota. Sitio Cordón de Cantillana, Región Metropolitana. Memoria Ingeniero en Recursos Naturales Renovables. Santiago, Chile: Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile. 60 p.
- Chianucci, F. & A. Cutini. 2012. Digital hemispherical photography for estimating forest canopy properties: current controversies and opportunities. Forest Biogeosciences and Forestry, 5: 290-295.
- Cintra, R. 1997. Litter effects on seeds and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology, 13(5): 709-725.
- Coleman, J. K. McConnaughay, D. Ackerly. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. Trends in Ecology and Evolution, 9(5): 187-191.
- CONAMA (Comisión Nacional del Medio Ambiente), Chile. 2005. Plan de acción “Cordón de Cantillana” 2005-2010 para la implementación de la estrategia para la conservación de la biodiversidad en la Región Metropolitana de Santiago. (Inf. Tec.), CONAMA. [En línea]. Santiago, Chile: CONAMA. 15p. Recuperado en: <http://www.sinia.cl/1292/articles-37027_PDA_cantillana.pdf> Consultado el: 23 de diciembre de 2013.
- CONAMA (Comisión Nacional del Medio Ambiente), Chile. 2007. Profundización de la línea de base ambiental y ecológica del sector de mayor valor ecológico del Cordón de Cantillana. (Inf. Tec.), CONAMA. [En línea]. Santiago, Chile: CONAMA. 257p. Recuperado en: <https://www.google.cl/interstitial?url=http://www.librorojo.cl/wp-content/uploads/sitiosprioritarios/Linea_base_ambiental_y_ecologica_Cantillana.pdf> Consultado el: 23 de noviembre de 2013.
- Decreto N° 13. Declara monumento natural las especies forestales queule, pitao, belloto del sur, belloto del norte y ruil. [En línea]. 14 de marzo de 1995. Santiago, Chile: 1995. Recuperado en: <<http://www.leychile.cl/Navegar?idNorma=19643>> Consultado el: 27 de diciembre de 2013.

Decreto Supremo N° 50. Aprueba y oficializa nómina para el segundo proceso de clasificación de especies según su estado de conservación. [En línea]. 24 de abril de 2008. Santiago, Chile: 30 de junio de 2008. Recuperado en: <<http://www.leychile.cl/Navegar?idNorma=273234>> Consultado el: 27 de diciembre de 2013.

Di Castri, F. y E. Hajek. 1976. Bioclimatología de Chile. Santiago, Chile: Imprenta Editorial Universidad Católica de Chile. 225 p.

Dodd A., N. Salathia, A. Hall, E. Kévei, R. Tóth, F. Nagy. et. al. 2005. Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. Science, 309(5734): 630–633.

Donoso, C. 1974. Dendrología, árboles y arbustos chilenos. Manual N° 2. Santiago, Chile: Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile. 142 p.

Donoso, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Santiago, Chile: Editorial Universitaria. 484 p.

Donoso, C. 2006. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. (pt. 2, pp. 181-186) 2a. ed. Valdivia, Chile: María Cuneo Ediciones. 678 p.

Donoso, C. y A. Cabello. 1978. Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. Ciencias Forestales, 1(2): 31-41.

Dytham, C. 2011. Choosing and using statistics: A biologist guide. 3d ed. West Sussex, UK: Wiley-Blackwell. 298 p.

Eapen, D. M. Barroso, G. Ponce, M. Campos & G. Cassab. 2005. Hydrotropism: root growth responses to water. Trends in Plant Science, 10(1): 44-50.

Engelbrecht, B., T. Kursar & M. Tyree. 2005. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. Trees, 2005(19): 312-321.

Evans, G. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Berkeley, EE.UU.: University of California Press. 734 p.

Evans, C. & J. Etherington. 1990. The effects of soil-water potential on seed germination of some British plants. New Phytologist, 115(3): 539-548.

Everham, E. M., W. R. W. Myster & E. Van De Genachte. 1996. Effects of light, moisture, temperature and litter on the regeneration of five tree species in the tropical montane forest of Puerto Rico. American Journal of Botany, 83(8): 1063-1068.

- Facelli, J. 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. Ecology, 75(6): 1727-1735.
- Facelli, J. & B. Ladd. 1996. Germination requirements and responses to leaf litter of four species of eucalypt. Oecologia, 107(4): 441-445.
- Facelli, J. 2008. Specialized strategies I: Seedlings in stressful environments. (ch. 3, pp. 56-79). In: *Leck, M. A., V. Parker & R. Simpson (eds.)*. Seedling Ecology and Evolution. New York, EE.UU.: Cambridge University Press. 514 p.
- Facelli, J. & S.T.A Picket. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. Botanical Review, 57(1): 1-32.
- Farnsworth, E. 2008. Physiological and morphological changes during early seedling growth: roles of phytohormones. (ch 7, pp. 150-171). In: *Leck, M.A., V. Parker & R. Simpson (eds.)*. Seedling Ecology and Evolution. New York, EE.UU.: Cambridge University Press. 514 p.
- Fenner, M. & K. Thompson. 2005. The ecology of seeds. Wallingford, UK: Cambridge University Press. 260 p.
- Figueroa, J. & C. Lusk. 2001. Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. New Phytologist, 152(3): 483-489.
- Figueroa, J., J. Armesto y J. F. Hernández. 1996. Estrategias de germinación y latencia de semillas en especies del bosque templado de Chiloé, Chile. Revista Chilena de Historia Natural, 69: 243-251.
- Firn, R., C. Wagstaff & J. Difby. 2000. The use of mutants to probe models of gravitropism. Journal of Experimental Botany, 51(349): 1323-1340.
- Fowler, N. L. 1986. Microsite requirement for germination and establishment of three grass species. American Midland Naturalist, 115(1): 131-145.
- Flores, E. y A. Krögh. 1994. Tierra de hojas. Características de la extracción y sus efectos ambientales. Revista Chile Hortofrutícola, 156:16-20.
- Fuentes, E., R. Otaiza, M. Alliende, A. Hoffmann & A. Poiani. 1984. Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. Oecologia, 62(3): 405-411.
- Gajardo, R. 1994. La vegetación natural de Chile. Santiago, Chile: Editorial Universitaria. 165 p.

Gajardo, R., Serra y M.T., Grez, I. 1987. Fichas técnicas de lugares específicos con presencia de especies leñosas amenazadas de extinción. Programa de Protección y recuperación de la flora nativa de Chile. (Doc. Tec.), Departamento de Áreas Silvestres Protegidas, Corporación Nacional Forestal (CONAF). Santiago, Chile: Departamento de Silvicultura, Universidad de Chile.

García-Martínez, J. & J. Gil. 2002. Light regulation of gibberellin biosynthesis and mode of action. Journal of Plant Growth Regulation, 20(4): 354-368.

Gatica, D. 2011. Efecto de la extracción de hojarasca en la respiración, temperatura y contenido de agua, de un suelo bajo un bosque de peumo (*Cryptocarya alba* (Molina) Looser) y boldo (*Peumus boldus* Molina) en la comuna de Alhué. Memoria Ingeniera Forestal. Santiago, Chile: Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile. 36 p.

Gendron, F., C. Messier & P. Comeau. 1998. Comparison of various methods for estimating the mean growing season percent photosynthetic photon flux density in forests. Agricultural and Forest Meteorology, 92(1998): 55-70.

Givnish, T. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. Australian Journal of Plant Physiology, 15(2): 63-92.

Glendening, G. E. 1942. Germination and emergence of some native grasses in relation to litter cover and soil moisture. American Society of Agronomy, 34(9): 797-804.

Green, R., S. Tingay, Z. Wang, & E. Tobin. 2002. Circadian rhythms confer a higher level of fitness to Arabidopsis plants. Plant Physiology, 129(2): 576-584.

Greenle, J. T. & R. Callaway. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. American Naturalist, 148(2): 386-396.

Grime, J., G. Mason, A. Curtis, J. Rodman & S. Band. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. Journal of Ecology, 69(3): 1017-1059.

Hamrick, J. & J. Lee. 1987. Effects of soil surface topography and litter cover on the germination, survival and growth of musk thistle (*Carduus nutans*). American Journal of Botany, 74(3): 451-457.

Hatton, T., N. Viney, E. Catchpole & N. De Mestre. 1988. The influence of soil moisture on eucalyptus leaf litter moisture. Forest Science, 34(2): 292-301.

Hechenleitner, P., M. Gardner, P. Thomas, C. Echeverría, B. Escobar, P. Brownless y C. Martínez. 2005. Plantas amenazadas del Centro-Sur de Chile. Distribución, conservación y propagación. Valdivia, Chile: Universidad Austral de Chile. Real Jardín Botánico de Edimburgo. 187 p.

- Henríquez, C. & J. Simonetti. 2001. The effect of introduced herbivores upon an endangered tree (*Beilschmiedia miersii*, Lauraceae). Biological Conservation, 98(2001): 69-76.
- Hillel, D. 2007. Soil in the environment: Crucible of terrestrial life. Burlington, EE.UU.: Academic Press. 320 p.
- Hoffmann, W. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. Journal of Ecology, 84(3): 383-393.
- Hovstad, K. & M. Olson. 2008. Physical and Chemicals effects of litter on plant establishment in semi-natural grasslands. Plant Ecology, 196(2): 251-260.
- Huixiao, W. 1997. Measurement and simulation of evaporation from a bare soil. Journal of Environmental Sciences, 9(4): 446-453.
- Hunter, J. R. & A. E. Erickson. 1952. Relation of seed germination to soil moisture tension. Agronomy Journal, 44(3): 107-109.
- Iqbal, J., J. Thomasson, J. Jenkins, P. Owens & Frank Whisler. Spatial variability analysis of soil physical properties of alluvian soils. Soil Soicety of America Journal, 69(4): 1338-1350.
- Jorquera, C. 1997. Evaluación del impacto que produce la extracción de tierra de hojas sobre el suelo del bosque esclerófilo. Quebrada Alvarado. Olmué. Provincia secoestival nubosa. Memoria Ingeniera Agrónoma. Quillota, Chile: Facultad de Agronomía, Universidad Católica de Valparaíso. 71 p.
- Kermode, A. & B. Finch-Savage. 2002. Dessication sensitivity in orthodox and recalcitrant seeds in relation to development (ch. 4, pp. 137-148). *In: M. Black & H. Pritchard (eds.)*. Dessication and survival in plants: Drying without dying. Wallingford, U.K.: CABI Publishing. 416 p.
- Kikuzawa, K. & H. Koyama. 1999. Scaling of soil water absorption by seeds: an experiment using seed analogues. Seed Science Research, 9: 171-178.
- Kollmann, J. 2008. Spatial variation in seedling emergence and establishment - functional groups among and within habitats. (ch. 13, pp. 274-292). *In: Leck, M.A., V. Parker & R. Simpson (eds.)*. Seedling Ecology and Evolution. New York, : Cambridge University Press. 514 p.
- Lallana, V. 1999. Medición del área foliar mediante escáner y software IDRISI. Revista FAVE, 13(2): 27-33.

- Leck, M.A., R. Simpson. & T. Parker. 2008. Why seedlings? (ch.1, pp. 3-12). *In: Leck, M.A., V. Parker & R. Simpson (eds.)*. Seedling Ecology and Evolution. New York, : Cambridge University Press. 536 p.
- Leishman, M. & M. Wsetoby. 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. Functional Ecology, 8(2).
- Levings, S. 1984. Litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panamá. Biotropica, 16(2): 125-131.
- Lewis, D. M. 1987. Fruiting patterns, seed germination, and distribution of *Scelocarya caffra* in an elephant-inhabited woodland. Biotropica, 19(1): 50-56.
- Loiselle, B. A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. Oecologia, 82(4): 494-500.
- Lovett Doust, J. 1989. Plant reproductive strategies and resource allocation. Trends in Ecology and Evolution, 4(8): 230-234.
- Loydi, A., L. Eckstein, A. Otte & T. W. Donath. 2013. Effects of litter on seedling establishment in natural and semi-natural grasslands: a meta-analysis. Journal of Ecology, 101(2): 454-464.
- Lusk, C. 1995. Seed size, establishment sites and species coexistence in a Chilean rain forest. Journal of Vegetation Science, 6(2): 249-256.
- Lutze, J. & R. Gifford. 1998. Acquisition and allocation of carbon and nitrogen by *Danthonia richardsonii* in response to restricted nitrogen supply and CO₂ enrichment. Plant, Cell and Environment, 21(11): 1133: 1141.
- Luzio, W., O. Seguel y M. Casanova. 2010. Suelos de la zona mediterránea árida. *En: Luzio, W. (ed.)*. Suelos de Chile. Santiago, Chile: Universidad de Chile. 364p.
- McLaren, K. & M. McDonald. 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. Forest Ecology and Management, 193(2003):61-75.
- Metcalf, D. & P. Grubb. 1997. The responses to shade of seedlings of very small-seeded tree and shrub species from tropical rain forest in Singapore. Functional Ecology, 11(2): 215-221.
- Mexal, J. & T. Landis. 1990. Target seedling concepts: height and diameter. (ch. 3, pp. 17-35). *In: Rose, R., S. Campbell & T. Landis (eds.)*. Proceedings, combined meeting of

- Western Forest Nursery Associations. Roseburg, EE.UU.: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. 227 p.
- Moles, A. & M. Westoby. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. Journal of Ecology, 92(3): 372-383.
- Molofsky, J. & C. Augspurger. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. Ecology, 73(1): 68-77.
- Morris, M., P. Negreros-Castillo & C. Mize. 1999. Sowing date, shade, and irrigation affect big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King). Forest Ecology and Management, 132(2-3): 173-181.
- Muñoz, F. 2010. Efecto de la extracción de tierra de hojas en algunas propiedades químicas y biológicas del suelo bajo bosque esclerófilo en la Reserva Nacional Río Clarillo y en Laguna de Aculeo, Región Metropolitana, Chile. Memoria Ingeniero forestal. Santiago, Chile: Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile. 38h.
- Muñoz, M., H. Núñez y J. Yáñez. 1996. Libro rojo de los sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica. Santiago, Chile: Corporación Nacional Forestal. 203p.
- Murdoch, A. J. & Ellis, R. H. (2000). Dormancy, viability and longevity. (ch. 8, pp. 183-203). In: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Fenner, M. (ed.). Wallingford: CABI Publishing.
- Myers, B. & J. Landsberg. 1989. Water stress and seedling growth of two eucalypt species from contrasting habitats. Tree Physiology, 5(2): 207-218.
- Myster, R. & S. Pickett. 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation match type on postdispersal tree seed predation in old fields. OIKOS, 66(3): 381-388.
- Novak, V. 2012. Evapotranspiration in the soil-plant-atmosphere system. New York, EE.UU.: Springer Science and Buiseness Media. 269 p.
- Novoa, P. 2004. Determinación del grado de amenaza del belloto del norte (*Beilschmiedia miersii* Kosterm, Lauraceae), mediante el uso de la metodología UICN 2001 (versión 3.1). Revista Chilena de Flora y Vegetación, 7(2). Recuperado en: <<http://www.chlorischile.cl/bellotonovoa/bellotopaper.htm>> Consultado el: 13 de noviembre de 2013.
- Nowak, C., R. Germain & P. Drew. 2011. Timber harvesting, silviculture, and forest management: an axe does not a forester make. (ch. 8, pp. 247-276). In: *Castello, J. & S.*

- Teale (eds.)*. Forest health: an integrated perspective. New York, EE.UU.: Cambridge University Press. 404 p.
- Olson, B. & R. Wallander. 2002. Effects of invasive forb litter on seed germination, seedling growth and survival. Basic and Applied Ecology, 3(4): 309-317.
- Peterson, C. & J. Facelli. 1992. Contrasting germination and seedling growth of *Betulla alleghaniensis* and *Rhus typhina* subjected to various amounts and types of plants litter. American Journal of Botany, 79(11): 1209-1216.
- Pliscoff, L. y T. Fuentes. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. Revista de Geografía Norte Grande, 48: 61-79.
- Poorter, H. & O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response to plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. Australian Journal of Plant Physiology, 27(6): 595-607.
- Promis, A. y G. Cruz. 2009. Fotografías hemisféricas: un método para estimar estructuras de dosel arbóreo e iluminación en el interior del bosque. Revista Bosque Nativo 44: 12-15.
- Promis, A., J. Caldentey & G. Cruz. 2012. Evaluating the usefulness of hemispherical photographs as means to estimate photosynthetic photon flux density during a growing season in the understorey of *Nothofagus pumilio* forests. Plant Biosystems, 146(1): 237-243.
- Ramírez, C., C. San Martín, J. San Martín, J. y R. Villaseñor. 2004. Comparación fitosociológica de los bosques de Belloto (*Beilschmedia*, Lauraceae) en Chile Central. Bosque, 25: 69-85.
- Ramírez, J., A. Escobar, R. Farías, G. Girardi, J. Lobos, M. A. Núñez. et. al. 2007. Sobre extracción y protección de tierra de hoja. (Doc. Tec. N° 5570-12). Congreso de Chile. [En línea]. Valparaíso: Congreso de Chile. 3p. Recuperado en: <<http://beta.congresoabierto.cl/proyectos/5570-12>> Consultado el: 13 de enero de 2014.
- Reader, R., A. Jalili, J. Grime, R. Spencer, & N. Matthews. 1993. A comparative study of plasticity in seedling rooting depth in drying soil. Journal of Ecology, 81(3): 543-550.
- Reich, P. 2002. Root-shoot relations: Optimally in acclimation and adaptation or the "emperor's new clothes"? (ch. 12, pp. 205-220). In: *Waisel, Y., A. Eshel & U. Kafkafi (eds.)*. Plant roots: the hidden half. New York, Marcel Dekker. 1136 p.
- Rich, P. 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. Remote Sensing Reviews, 5(1): 13-29.

- Rich, P., D. Clark, D. Clark & S. Oberdauer. 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. Agricultural and Forest Meteorology, 65(1-2): 107-127.
- Rotundo, J. & M. Aguiar. 2005. Litter effects on plant regeneration in arid lands: a complex balance between seed retention, seed longevity and soil-seed contact. Journal of Ecology, 93(4): 829-838.
- Ruprecht, E., J. Józsa, T. B. Ölvedi & J. Simon. 2010. Differential effects of several "litter" types on the germination of dry grassland species. Journal of Vegetation Science, 21(6): 1069-1081.
- Sacchi, C. & P. Price. 1992. The relative roles of abiotic and biotic factors in seedling demography of Arroyo willow (*Salix lasiolepis*: Salicaceae). American Journal of Botany, 79(4), 395-405.
- Sauer, T., J. Singer, J. Prueger, T. DeSutter & J. Hattfield. 2007. Radiation balance and evaporation partitioning in a narrow-row soybean canopy. Agricultural and Forest Meteorology, 145: 206-214.
- Saverimuttu, T. & M. Westoby. 1996. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. Journal of Ecology, 84(5): 681-689.
- Schmithüsen, J. 1954. Waldgesellschaften des nördlichen Mittelchile. Vegetatio, 5-6(1): 479-486.
- Serra, M. T., R. Gajardo y A. Cabello. 1986. Programa de protección y recuperación de la flora nativa de Chile. Ficha técnica de especies amenazadas. *Beilschmiedia berteriana* Gay (Kostern) Belloto del Sur, Lauraceae. (Doc. Tec.), Facultad de ciencias Agrarias y Forestales, Departamento de Silvicultura y Manejo, Universidad de Chile. Santiago, Chile: CONAF (Corporación Nacional Forestal).
- Silva Matos, D. & A. Watkinson. 1998. The fecundity, seed and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in southeastern Brazil. Biotropica, 30(4): 595-603.
- Smith, K. & C. E. Mullins. 2000. Soil and environmental analysis: Physical methods, revised and expanded. New York, EE.UU.: Marcel Dekker. 656 p.
- Sokal, R. & J. Rohlf. 2012. Biometry: The principles and practices of statistic in biological research. 4th ed. New York, EE.UU.: W. H. Freeman and Company. 937 p.
- Sydes, C. & J. P. Grime. 1981. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in the deciduous woodlands. I. Field Investigations. Journal of Ecology, 69(1): 237-248.

- Taylor, K. & L. Aarssen. 1989. Neighbor effects in mast year seedlings of *Acer saccharum*. American Journal of Botany, 75: 1065-1073.
- Teale, W., I. Papanova, F. Ditengou & K. Palme. 2005. Auxin and the developing root of *Arabidopsis thaliana*. Physiologia Plantarum, 123(2): 130-138.
- Thompson, B. 1985. Seedling morphological evaluation – What you can tell by looking. (ch. 6, pp. 59-61). In: *Durvea, M. L. (ed.)*. Proceedings: Evaluating Seedling Quality: Principles, Procedures and Predictive Abilities of Major Tests. Oregon Forest Research Laboratory. 143p.
- Thornley, J. 1998. Modelling shoot:root relations: The only way forward? Annals of Botany, 81(2): 165-171.
- Tozer, M. & R. Bradstock. 1997. Factors influencing the establishment of seedlings in the mallee, *Eucalyptus luehmanniana* (Myrtaceae). Australian Journal of Botany, 45(6): 997-1008.
- Uribe, J., R. Cabrera, A. de la Fuente y M. Paneque. 2012. Atlas bioclimático de Chile. Santiago, Chile: Universidad de Chile. 232p.
- Vandenbussche, F. & D. Van Der Straeten. 2004. Shaping the shoot: a circuitry that integrates multiple signals. Trends in Plant Science, 9(10): 499-506.
- Vázquez-Yanez, C. & A. Orozco-Segovia. 1992. Effects of litter from a tropical rain forest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. Tree Physiology, 11(4): 391-400.
- Villagra, P. & J. Cavagnaro. 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. Journal of Arid Environments, 64(3): 390-400.
- Walters, M. & P. Reich. 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. Ecology, 81(7): 1887-1901.
- Wellington, A. & I. Noble. 1985. Post-fire recruitment and mortality in a population of the mallee *Eucalyptus incrassata* in semi-arid, south-eastern Australia. Journal of Ecology, 73(2), 645-56.
- Wilson, J. 1988. A review of evidence on the control of root:shoot ratio, in relation to models. Annals of Botany, 61(4): 433-449.
- Wilson, T. & E. Witkowsky. 1998. Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. Journal of Arid Environments, 38(4): 541-550.

Xiong, S. & C. Nilsson. 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. Journal of Ecology, 87(6): 984-994.

APÉNDICES

Apéndice I. Tabla de rodal del sitio “bosque”.

Dap	Especie							
	<i>C. alba</i>		<i>B. miersii</i>		<i>P. boldus</i>		Total	
cm	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹
5-10	12	472	7	275	8	314	27	1061
10-15	15	589	12	472	6	236	33	1297
15-20	3	118	7	275	1	39	11	432
20-25	1	39	4	157	0	0	5	196
25-30	0	0	0	0	0	0	0	0
30-35	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	31	1218	30	1179	15	589	76	2987

Apéndice II. Tabla de rodal del sitio “interfase”.

Dap	Especie											
	<i>C. alba</i>		<i>B. miersii</i>		<i>L. caustica</i>		<i>Q. saponaria</i>		<i>A. serrata</i>		Total	
cm	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹
5-10	29	1140	15	589	5	196	3	118	2	79	54	2122
10-15	22	865	11	432	0	0	0	0	0	0	33	1297
15-20	2	79	2	79	1	39	0	0	0	0	5	196
20-25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25-30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30-35	0	0	0	0	0	0	1	39	0	0	1	39
Total	53	2083	28	1100	6	236	4	157	2	79	93	3655

Apéndice III. Tabla de rodal del sitio “matorral”.

Dap	Especie											
	<i>C. alba</i>		<i>B. miersii</i>		<i>L. caustica</i>		<i>P. boldus</i>		<i>Q. saponaria</i>		Total	
cm	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹	n°·sitio ⁻¹	n°·ha ⁻¹
5-10	17	668	0	0	7	275	5	196	1	39	30	1179
10-15	3	118	0	0	0	0	2	79	1	39	6	236
15-20	1	39	0	0	0	0	1	39	0	0	2	79
20-25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25-30	0	0	0	0	0	0	0	0	1	39	1	39
30-35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	21	825	0	0	7	275	8	314	3	118	39	1533