

UCH-FC  
MA5-B  
R 741r  
C.1

**Regeneración de *Guindilia trinervis* Gill. ex H. et A.  
(SAPINDACEAE), en el Matorral Esclerófilo Montano de  
Chile Central: Efecto de la Variación en el Tamaño de las  
Semillas.**

Tesis entregada a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para  
optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Botánica.

Facultad de Ciencias

por

Leonora Alejandra Rojas Salinas

Diciembre, 1997

Director de Tesis: Dr. Juan Armesto Z.

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE MAGISTER

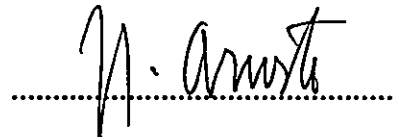
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata

LEONORA ALEJANDRA ROJAS SALINAS

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias con mención en Biología, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 13 de Noviembre de 1997.

Director de Tesis:

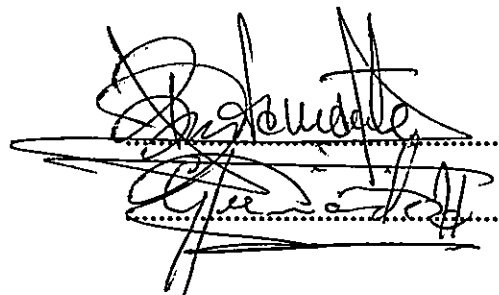
Dr. Juan Armesto Z.



Comisión de evaluación de la Tesis

Dr. Ramiro Bustamante (Presidente)

Dra. Gladys Fernandez



Pido a Dios no dejar de admirar las maravillas que encierra todo lo viviente, nuestros  
"hermanos de ADN" y dedico este trabajo

Al recuerdo de Edelmira, Ismael y Zunilda

La presencia y apoyo incondicional de Leonel, Joyce, Marcia y Carlos

Y la fresca alegría de Camila, Daniel y Francisca.

y a quienes con gran amor, generosa amistad y auténtico respeto han hecho de la mía una  
vida feliz.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco la valiosa ayuda de colegas botánicos y ecólogos, amigos y amigas que contribuyeron en todo momento crítica y generosamente a la realización de esta Tesis. De ustedes recibí comentarios constructivos y muchas manos extra en jornadas de provechoso trabajo en terreno, pero sobre todo, la grata experiencia de trabajar entre amigos.

Agradezco también al Dr. Juan Armesto y a los profesores de los Laboratorios de Botánica y Ecología que contribuyeron a mi formación. A la Corporación Nacional Forestal (CONAF) por facilitarme el acceso al Santuario de la Naturaleza Yerba Loca

Este trabajo de Tesis fue financiado por el Proyecto FONDECYT 1950461 y el Departamento de Postgrado y Postítulo-U. De Chile Beca PG-050 95. La impresión de este trabajo se realizó gracias a la colaboración del Instituto de Investigaciones Ecológicas Chiloé (IIECh).

## INDICE DE MATERIAS

LISTA DE TABLAS .....	vii
LISTA DE FIGURAS .....	viii
RESUMEN .....	x
INTRODUCCION .....	1
Objetivo .....	4
Objetivos Específicos .....	8
Área de estudio .....	9
Sistema experimental .....	10
MATERIALES Y METODOS.	
1. CARACTERIZACION DE LA MASA DE FRUTOS Y SEMILLAS .....	13
2. CARACTERIZACION DE LOS MICROAMBIENTES.....	14
Contenido hídrico del suelo .....	15
Radiación fotosintéticamente activa (P.A.R.) .....	16
3. MEDICIONES DE LA DENSIDAD DE CAPSULAS Y PLANTULAS .....	16

#### 4. EXPERIMENTOS DE LABORATORIO

Tasa y porcentaje acumulado de germinación .....	17
Producción de biomasa de raíces y vástagos .....	18

#### 5. EXPERIMENTOS DE TERRENO

Banco de semillas experimental .....	19
Germinación y remoción de semillas por granívoros .....	20

### RESULTADOS

#### 1. CARACTERIZACION DE LA MASA DE FRUTOS Y SEMILLAS .....

22

#### 2. CARACTERIZACION DE MICROAMBIENTES

Contenido hídrico del suelo .....	26
Radiación fotosintéticamente activa .....	29
Densidad de frutos (cápsulas) .....	30
Densidad de plántulas .....	31

#### 3. EXPERIMENTOS DE LABORATORIO

Tasas de germinación .....	32
Porcentajes acumulados de germinación .....	33
Producción de biomasa de raíces .....	34
Producción de la biomasa de vástagos .....	34

#### 4. EXPERIMENTOS DE TERRENO

Banco de semillas experimental .....	36
Semillas viables .....	38
Germinación de semillas .....	38
Remoción de semillas .....	40

#### DISCUSIÓN

CARACTERIZACIÓN DEL PESO DE FRUTOS Y SEMILLAS .....	42
MICROAMBIENTES, DENSIDAD DE CAPSULAS Y PLANTULAS ...	42
EXPERIMENTOS DE LABORATORIO .....	44
BANCO DE SEMILLAS .....	45
GERMINACIÓN DE SEMILLAS EN TRES MICROAMBIENTES .....	46
REMOCIÓN DE SEMILLAS POR GRANIVOROS .....	47

CONCLUSIONES .....	50
--------------------	----

ANEXO .....	41
-------------	----

BIBLIOGRAFIA .....	56
--------------------	----

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Viabilidad de las semillas de *Guindilia trinervis* agrupadas en tres categorías de masa.

Tabla 2. Promedio $\pm$ 2E.E. de la radiación fotosintéticamente activa en los meses de Septiembre y Noviembre de 1996 en tres microambientes (BAJO, BORDE y FUERA) alrededor de los arbustos de *G. trinervis*. Letras distintas indican diferencias significativas entre microambientes de acuerdo a la Prueba de Tukey ( $p < 0,001$ ).

Tabla 3. Tasas de germinación (promedio $\pm$ 2E.E.) de semillas de *G. trinervis* de tres clases de tamaño a los 18, 36 54 y 72 días desde el inicio del ensayo de la germinación en laboratorio.

Tabla 4. Porcentajes de germinación acumulado (promedio $\pm$ 2E.E.) de semillas de tres clases de tamaño de *G. trinervis* a los 18, 36, 54 y 72 días desde el inicio del ensayo de germinación en laboratorio.

Tabla 5. Porcentaje de viabilidad (promedio $\pm$ 2E.E.) en las semillas de *G. trinervis* remanentes en el banco de semillas experimental entre Abril de 1996 y Enero de 1997 a 276 días del entierro.



## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. En este dibujo se muestra de izquierda a derecha, cómo la variación en el tamaño de las semillas y la variación microambiental pueden modificar la dispersión de semillas, su incorporación al banco de semillas, el consumo por los granívoros, la germinación y el establecimiento de plántulas en el matorral esclerófilo montano de Chile Central, modificando así el patrón de regeneración de las plantas.

Figura 2. Hábito de *Guindilia trinervis* y ubicación espacial de los microambientes definidos en este estudio.

Figura 3. Distribución de frecuencias de peso de los frutos de una población de 70 individuos de *Guindilia trinervis*. Esta distribución no difiere significativamente de una distribución normal (Prueba de Liliefors,  $p=0,19$ ).

Figura 4. Distribución de frecuencias de peso de las semillas de una población de 70 individuos de *Guindilia trinervis*. Esta distribución no difiere significativamente de una distribución normal (Prueba de Liliefors,  $p=0,32$ ).

Figura 5. Regresión lineal entre el peso de la semilla y el peso del fruto de *Guindilia trinervis*.

Figura 6. Contenido hídrico del suelo de tres microambientes (BAJO, BORDE Y FUERA) alrededor de los arbustos de *G. trinervis* entre Septiembre de 1996 y Febrero de 1997. Se muestra el promedio  $\pm$  2EE. Letras distintas para cada fecha indican diferencias significativas entre microambientes de acuerdo a la Prueba de Tukey ( $p<0,05$ ).

Figura 7. Densidad de cápsulas de *Guindilia trinervis* en tres microambientes alrededor de la planta parental. Se muestra el promedio  $\pm$  2EE. Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la Prueba de Tukey ( $p<0,0001$ ).

Figura 8. Densidad de plántulas de *Guindilia trinervis* en tres microambientes alrededor de la planta parental y en dos fechas de muestreo. Se muestra el promedio  $\pm 2EE$ . Letras distintas para cada fecha indican diferencias significativas entre microambientes de acuerdo a la Prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Figura 9. Biomasa de raíces y vástagos (promedio  $\pm 2EE$ ) en plantas juveniles de *G. trinervis* de 35 (A), 80 (B) y 125 (C) días crecidas en laboratorio. No se encontraron diferencias significativas entre clases de tamaño de semillas en plantas de 35 días. Letras distintas indican diferencias significativas entre clases de tamaños de semilla (Prueba de Tukey  $p < 0,05$ ) para raíces o vástagos.

Figura 10. Porcentaje de semillas Pequeñas (A), Medianas (B) y Grandes (C) de *G. trinervis* germinadas, no viables y viables en el banco de semillas experimental a los 77, 138 y 276 días de entierro en el terreno.

Figura 11. Porcentaje de semillas de *G. trinervis* germinadas en terreno, según clase de tamaño y microambientes (BAJO, BORDE y FUERA) alrededor de los arbustos. Se muestra el promedio  $\pm 2EE$ .

Figura 12. Porcentaje de semillas de *G. trinervis* de tres clases de tamaño removidas por granívoros en tres microambientes alrededor de los arbustos. Los valores de  $\pm 2EE$  son bajos por lo que no aparecen en el gráfico. Letras diferentes muestran diferencias significativas con  $p < 0,05$ .

## RESUMEN

Numerosos estudios de los factores ambientales que afectan el éxito en la regeneración de las plantas en ambientes mediterráneos de Chile Central, han señalado que entre los factores ambientales más importantes se encuentran el estrés producido por la sequía de verano y la granivoría. En una escala microespacial ( $<1\text{m}^2$ ), la variación de estos factores puede afectar la probabilidad de establecimiento en distintos microambientes. Sin embargo, características intrínsecas de la planta, como el tamaño de la semilla también pueden ser fuente importante de variación en la capacidad de regeneración de las plantas. El tamaño de la semilla depende directamente del contenido de nutrientes del endosperma, varía con la historia de vida de la planta y determina en gran medida su capacidad de responder a la variabilidad microambiental y temporal en las condiciones de germinación y establecimiento.

En este trabajo se evaluó, en una población del arbusto *Guindilia trinervis* (SAPINDACEAE), cómo la variación de peso de las semillas interactúa con la heterogeneidad microambiental en la vecindad de la planta parental, afectando su germinación y establecimiento en el matorral esclerófilo montano de Chile central. En una población de esta especie se encontró una variación de hasta diecinueve veces en el peso de las semillas, lo que permitió establecer tres grupos experimentales. Se distinguieron

semillas Pequeñas ( $0,14 \text{ g} < x$ ), Medianas ( $0,15 \text{ g} < x < 0,23 \text{ g}$ ) y Grandes ( $x > 0,24 \text{ g}$ ). Con respecto a la heterogeneidad microambiental se distinguieron tres situaciones BAJO, BORDE y FUERA en relación con el dosel de la planta parental. Estos microambientes difirieron en humedad del suelo y radiación fotosintéticamente activa. Los valores más altos de humedad del suelo y los menores valores de radiación se registraron en el microambiente BAJO el dosel (protegido), en tanto que el menor contenido de humedad y la mayor radiación correspondieron al microambiente FUERA del dosel (abierto). La probabilidad de regeneración de semillas de cada una de las tres clases de tamaño se estimó midiendo la tasa de germinación, la producción de biomasa, la sobrevivencia de plántulas, la longevidad de las semillas en el suelo y la remoción de semillas por granívoros para cada clase de tamaño de semilla en ensayos de laboratorio y en terreno.

Los resultados de los experimentos de laboratorio indican que el tamaño de las semillas no fue importante en las primeras etapas del desarrollo de las plántulas. Sin embargo, en etapas posteriores, después de ocurrida la germinación, la producción de biomasa en las semillas Grandes fue 4 veces superior a la producción de las semillas Pequeñas, lo que podría conducir a un establecimiento más exitoso de las plántulas que provienen de la clase de semillas Grandes.

La dinámica de un banco experimental de semillas en el suelo mostró que, contrariamente a lo esperado, las semillas Medianas (73%) germinaron en mayor proporción que las semillas Pequeñas (64%) y Grandes (34%) durante los primeros 77 días de entierro. Todas las semillas germinaron o perdieron su viabilidad en los primeros

dos meses en el banco. Por otra parte, la germinación de las semillas en la superficie del suelo fue menor (10 a 13%) .

La germinación en los microambientes desfavorables FUERA del dosel fue mayor en las semillas Grandes. En microambientes más favorables bajo los arbustos, el tamaño de las semillas no tuvo efecto significativo sobre la probabilidad de establecimiento de las plántulas.

Se registró un alto porcentaje de remoción de semillas por granívoros bajo los arbustos (>90%), en un período de nueve meses, pero su efecto sobre la regeneración debe ser confirmado.

## INTRODUCCIÓN

La mayoría de los estudios de regeneración de arbustos por medio de semillas en la región de clima mediterráneo de Chile Central han analizado el papel de los factores ambientales, de carácter extrínseco a la planta, que limitan el éxito de la germinación y el establecimiento. En particular, en el matorral esclerófilo montano, los factores más relevantes son el estrés producido por la sequía de verano y el efecto de los granívoros. Sin embargo, a escala espacial pequeña ( $<1 \text{ m}^2$ ), relevante si consideramos el pequeño tamaño de las semillas, estas características ambientales pueden ser muy variables. Una de las variables microambientales más importantes es el efecto protector del dosel de las plantas. En el matorral chileno los sectores cubiertos por el dosel de las plantas pueden presentar menor estrés hídrico que los espacios abiertos entre arbustos y favorecer así la germinación de semillas y establecimiento de plántulas en la vecindad de las plantas madre (Fuentes y col. 1986).

Entre los factores bióticos que contribuyen a la heterogeneidad a pequeña escala espacial está la probabilidad de depredación de semillas por granívoros. En el matorral de Chile central los granívoros son más activos bajo el dosel de las plantas que en los espacios abiertos, (Bustamante y Vásquez 1995) contribuyendo a modificar la sobrevivencia de semillas entre microambientes.

Existen también factores intrínsecos de la planta cuya variabilidad afecta el éxito de la regeneración. Uno de estos factores es el peso de la semilla, que es un indicador de la cantidad de nutrientes almacenados en el endosperma (Leishman y Westoby 1994, Harper 1977, Winn 1985, Keddy y Constabel 1986, Wulf 1986a, 1986b). Esta característica está correlacionada con la historia de vida de la planta y presenta variación tanto entre especies como dentro de una especie (Venable y Brown 1988, Hammond y Brown 1995). Las consecuencias de la variación del peso y tamaño de la semilla pueden ser importantes en la regeneración de poblaciones de plantas (Winn 1985, Wulff 1986a, 1986b) ya que el tamaño puede determinar distintas probabilidades de establecimiento a través de su interacción con la heterogeneidad microambiental (Venable y Brown, 1988).

Así, la variación intraespecífica del peso de las semillas puede afectar tanto la probabilidad de germinación como la sobrevivencia y la habilidad competitiva de las plántulas en los primeros estadios de desarrollo (Hendrix 1984). Es razonable predecir que una semilla grande, con mayor cantidad de sustancias de reserva, puede tener una mayor tasa de germinación y mayor producción de biomasa que semillas pequeñas. La germinación sería más rápida en las semillas grandes porque la fuerza mecánica generada por la expansión celular durante el crecimiento del embrión y que finalmente determina la emergencia de la radícula, depende de los recursos energéticos contenidos en el endosperma. Estas reservas son proporcionadas por la planta materna durante la maduración de la semilla. (Roach y Wulff 1987, Platenkamp y Shaw 1993, Cook 1980).

Venable y Brown (1988) establecieron un modelo para explicar el éxito en el establecimiento de las plántulas relacionando el peso de las semillas con la heterogeneidad

microambiental. Cuando las condiciones ambientales son desfavorables para el establecimiento de las plántulas, el desarrollo inicial depende de la cantidad de endosperma, por lo cual las semillas más grandes, presentarían una ventaja inicial. La extensión radicular más rápida y profunda en las semillas más grandes disminuiría la mortalidad de las plántulas por desecación y facilitaría la explotación de sitios más pobres que plantas de semillas más pequeñas. Por el contrario, en condiciones ambientales favorables para el establecimiento, las semillas pequeñas tendrían probabilidades de establecimiento similares a las semillas grandes debido a que la producción de biomasa no estaría limitada por ningún factor externo. Incluso las semillas pequeñas podrían tener ventaja sobre las grandes ya que al producir menos biomasa de raíces destinarían más recursos a la producción de área foliar para la fotosíntesis incrementando sus tasas de crecimiento de biomasa aérea (Venable y Brown 1988, Venable 1989).

En el matorral de Chile central, la presencia en el suelo de un banco de semillas capaces de germinar, podría ser importante en el proceso de regeneración debido a que las condiciones favorables para la germinación de las semillas varían entre años. A la latitud de Santiago la precipitación en la zona cordillerana ha registrado variaciones anuales entre 270 (Rozzi 1990) y 1052 mm (Kalin et al. 1981) en las últimas dos décadas. Se ha observado que la precipitación en Santiago puede variar de menos de 100 mm a más de 500 mm entre años (J. Armesto, comunicación personal) y se podría esperar que durante los períodos de sequía las semillas puedan sobrevivir en el banco de semillas.

Las semillas pequeñas se entierran más fácilmente en el suelo que las grandes, escapando así a la depredación de vertebrados, mientras que las semillas grandes



probablemente quedan más expuestas en la superficie del suelo (Crawley 1992, Harper 1977). Así, en ambientes donde se producen fluctuaciones interanuales, el almacenamiento de semillas ocurriría probablemente a través de semillas pequeñas, que mantendrían su viabilidad por más tiempo que las semillas grandes (Thompson y Grime 1979, Leck 1989, Thompson et al. 1993).

En el matorral esclerófilo montano de Chile Central, la interacción entre el tamaño de las semillas y la heterogeneidad microambiental, podría ser determinante para la regeneración de las plantas. En la Figura 1, se esquematizan los eventos post-dispersión que podrían afectar a semillas dispersadas en el matorral esclerófilo de montaña. La dispersión ocurre en la temporada seca y las semillas podrían, dependiendo de su tamaño, incorporarse al banco de semillas o quedar expuestas y ser consumidas por los granívoros. Las semillas que escapen a la depredación podrían germinar en la siguiente temporada de primavera. Tanto la germinación como el establecimiento de plántulas dependerá del tamaño de las semillas y de las características de los microambientes hacia los que se hayan dispersado.

### Objetivo

Pocas especies leñosas alcanzan la elevada cobertura de *Guindilia trinervis* en sectores del matorral esclerófilo montano en la región de Chile Central, donde forma comunidades puras por sobre los 1800 m. Esta especie es adecuada para este estudio porque presenta un amplio rango de variación en el peso de sus semillas (0,005 g-0,45 g).

Cabe preguntarse entonces, ¿Cuál es el efecto de la variación del tamaño de las semillas en la probabilidad de regeneración de *G. trinervis* en distintos microambientes?. En este trabajo se evaluará el efecto de la variación en el peso de las semillas sobre la tasa de germinación, la producción de biomasa de plántulas, la sobrevivencia de plántulas, la longevidad de las semillas en el suelo y la remoción de semillas por granívoros en tres microambientes en la vecindad de las plantas parentales de *G. trinervis*. Debido a que las semillas de *G. trinervis* se dispersan a corta distancia y a que las condiciones favorables para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas estarían restringidas al período de primavera, la heterogeneidad microambiental relevante para la regeneración de esta especie es la que ocurre en la vecindad de la planta madre.

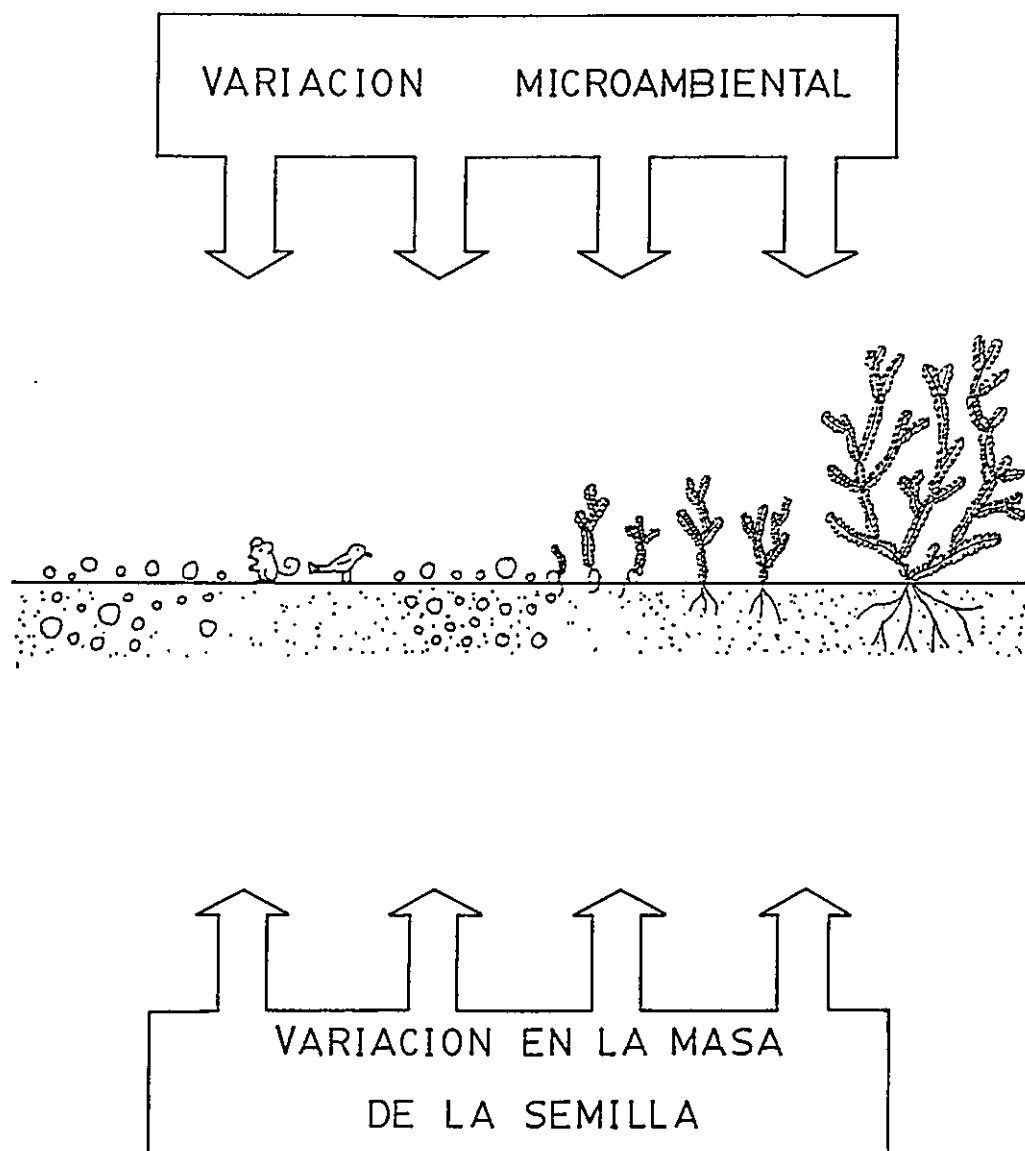


Figura 1. En este dibujo se muestra de izquierda a derecha, cómo la variación en el tamaño de las semillas y la variación microambiental pueden modificar la dispersión de semillas, su incorporación al banco de semillas, el consumo por los granívoros, la germinación y el establecimiento de plántulas en el matorral esclerófilo montano de Chile Central, modificando así el patrón de regeneración de las plantas.

### Hipótesis de trabajo

1. Si las reservas nutritivas almacenadas en el endosperma constituyen la principal fuente energética durante la germinación de semillas y determinan el crecimiento inicial de la plántula de *G. trinervis*, entonces:
  - a. las semillas más pesadas, que contienen más reservas nutritivas en el endosperma, germinarán más rápido que las semillas livianas, que tienen menos reservas nutritivas.
  - b. las semillas con mayor masa y por lo tanto, con mayor contenido de reservas nutritivas en el endosperma, producirían plántulas de mayor biomasa que las semillas livianas.
2. Si la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de *G. trinervis* en la región mediterránea de Chile Central están limitados principalmente por la disponibilidad de agua en el suelo, entonces en microambientes con mayor estrés hídrico, las semillas grandes tendrán mayor probabilidad de producir plántulas capaces de establecerse porque tendrán mayor biomasa radicular que las semillas pequeñas.

3. Si los granívoros ocupan preferentemente microambientes bajo arbustos, entonces el consumo de semillas se concentrará probablemente bajo el dosel de las plantas, donde la probabilidad de encontrar semillas es mayor.
  
4. Si las condiciones bióticas y abióticas como el enterramiento y la granivoría, afectan diferencialmente a semillas de distinto tamaño, entonces las semillas pequeñas que se entierran más fácilmente serían menos atacadas por los herbívoros y se mantendrán en el banco de semillas por más tiempo que las semillas grandes.

#### Objetivos Específicos

1. Documentar la variación en el tamaño de las semillas de una población de *G. trinervis*.
  
2. Describir la variación microambiental y la distribución de las semillas y plántulas en la cercanía de las plantas de *G. trinervis*.
  
3. Comparar la tasa de germinación de semillas de distinta masa en condiciones de laboratorio.

4. Comparar la producción de biomasa de plántulas durante los primeros estados de desarrollo, entre semillas de distinta masa bajo condiciones de laboratorio.
5. Comparar en terreno la germinación y sobrevivencia de plántulas a partir de semillas de distinta masa en tres microambientes definidos por el dosel de las plantas parentales.
6. Comparar en terreno la remoción de semillas de distinta masa por los granívoros en tres microambientes, definidos por el dosel de la planta madre.
7. Comparar la germinación y longevidad de semillas de distinta masa en un banco de semillas experimental.

#### Área de estudio

El estudio se realizó en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca ubicado en la zona precordillerana de Chile central a 25 kilómetros de Santiago y a una altitud de 1600 m. En este sector las pendientes de las laderas fluctúan entre 15° y 20° de inclinación y debido a la erosión, frecuentemente afloran sustratos de tipo rocoso (Uslar 1982). Esta localidad se clasifica dentro de la región del clima semiárido de tipo mediterráneo con influencia continental (Di Castri y Hajek 1976) con una estación seca de siete meses, precipitaciones invernales y nieve ocasional. La temperatura promedio anual registrada en

el período 1992-1993 corresponde a 12,7°C variando entre 6,2° en Julio (1992) y 19,5°C en Febrero (1993), con una marcada estacionalidad (Peñaloza, 1996). La humedad del aire puede variar entre 98% y 11%, con promedios mensuales a lo largo del año entre 40% y 65% aproximadamente (Peñaloza 1996). En esta zona habitan los roedores granívoros *Abrothrix olivaceus* y *Phyllotis darwini*. También se encuentran aves e insectos consumidores de semillas (J. Mella, datos sin publicar). El sitio de estudio se caracteriza por una gran riqueza y diversidad de formas de vida de heterogénea procedencia biogeográfica (Uslar 1982). La especie arbórea más importante es *Kageneckia angustifolia* (olivillo) la que forma bosquetes de regular densidad (Uslar 1982, León 1993, Peñaloza 1996). Entre los arbustos, *G. trinervis* (SAPINDACEAE) forma extensos parches monoespecíficos.

#### Sistema experimental

*Guindilia trinervis* es un arbusto de un género monotípico chileno cuya distribución se limita a los sectores precordilleranos de los Andes de Chile central (Navas 1976). Habita espacios abiertos, entre los árboles en el sitio de estudio, donde es la especie arbustiva más abundante, con un cobertura aproximada de 75%. Es una especie andromonoica, y actúan como vectores de polinización dos himenópteros y un coleóptero (Uslar 1982). El fruto de *G. trinervis* es una cápsula indehiscente que tiene en su interior sólo una semilla de una masa promedio de 0,405 g siendo mayor en promedio que la mayoría de las semillas de otras especies arbustivas de la zona precordillerana de Santiago (observación personal). La semilla es muy nutritiva pues contiene en los

cotiledones hasta un 67% de aceites, 16% de carbohidratos y 12% de proteínas (Fretes 1984). Después de su dispersión es consumida principalmente por roedores y en menor medida por aves e insectos (J. Mella, datos sin publicar). Debido a que este arbusto crece frecuentemente en zonas de altas pendientes, las ramas de la parte superior de la pendiente adoptan una forma de crecimiento vertical mientras que las de la parte inferior crecen en forma horizontal. Esto determina la mayor extensión del dosel en la dirección de la pendiente (Figura 2), generando una zonación microambiental alrededor de las plantas. Debido a que la mayoría de las semillas no se dispersan a más de 2m alrededor del tronco principal de las plantas parentales (observación personal) esta zonación microambiental reviste gran relevancia para la regeneración de la especie.



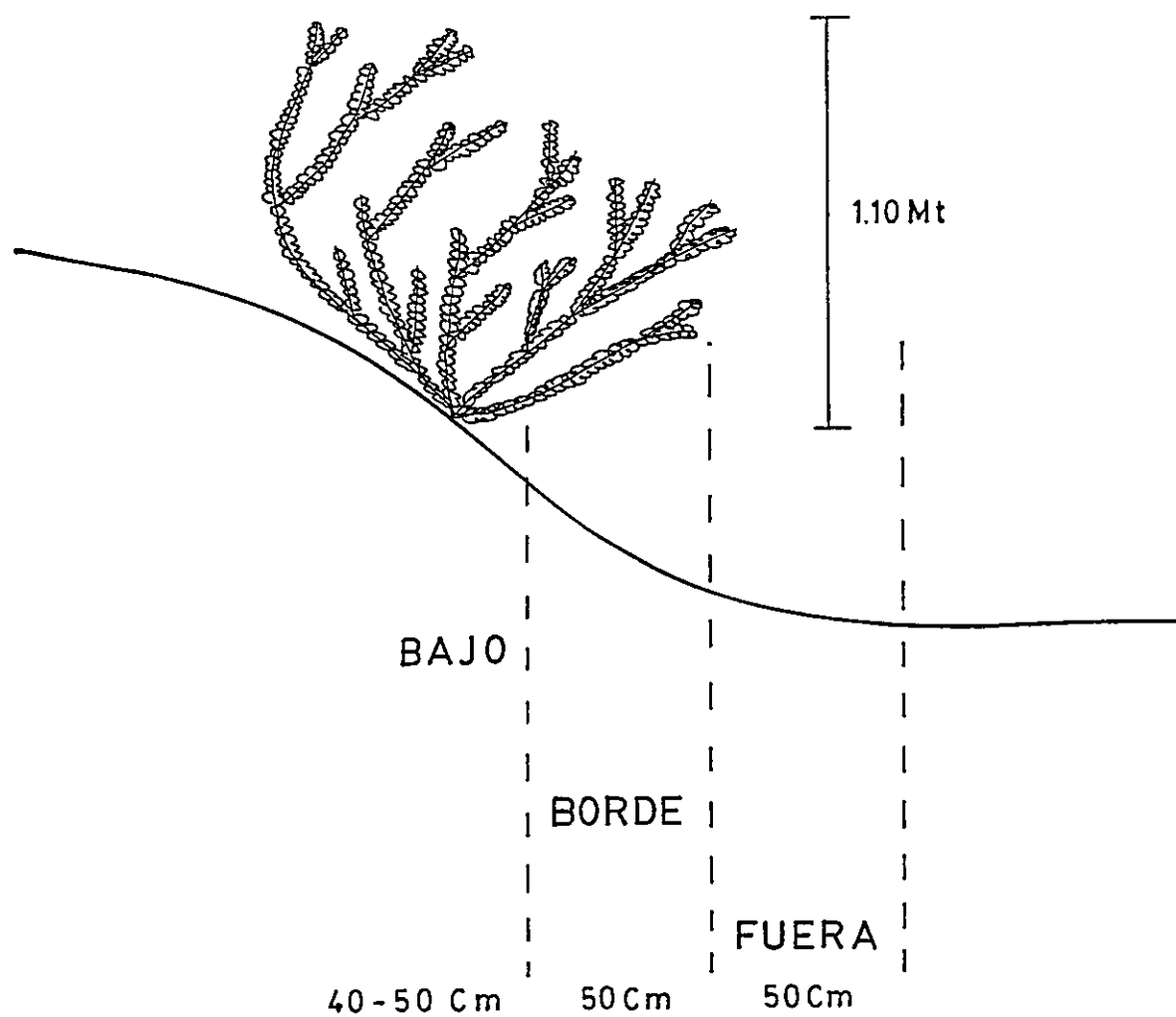


Figura 2. Hábito de *Guindilia trinervis* y ubicación espacial de los tres microambientes definidos en este estudio.

## MATERIALES Y METODOS

### 1. CARACTERIZACION DE LA MASA DE FRUTOS Y SEMILLAS

#### Distribución de frecuencias de peso y viabilidad

Se colectaron frutos maduros directamente de 70 plantas aproximadamente, en un muestreo al azar en el área de estudio, antes de la época de dispersión. Para determinar la variación de masa de las semillas se obtuvo la frecuencia de peso de 210 frutos y sus semillas, pesándolos en una balanza digital con una precisión de cuatro decimales. La distribución de frecuencias de peso de los frutos y las semillas, se compararon con la distribución normal mediante la Prueba de Liliefors (Sokal y Rohlf 1981). Debido a que se utilizaron los frutos (unidad que se dispersa en *G. trinervis*) en los experimentos de terreno, fue necesario determinar si el peso del fruto era un buen predictor del peso de la semilla contenida en su interior, para lo cual se realizó un análisis de regresión entre el peso de los frutos y el peso de sus semillas. La viabilidad de semillas de distinta masa se determinó mediante la prueba de cloruro de trifeníl-tetrazolio.

## 2. CARACTERIZACIÓN DE LOS MICROAMBIENTES

Debido a que se observó que la mayoría de las semillas de *G. trinervis* caen y germinan principalmente en el sector cubierto por el follaje de los arbustos, a escasa distancia de las plantas parentales ( $< 1$  m), se definieron tres microambientes en la vecindad de la planta madre, que representan distintas oportunidades para el desarrollo de las plántulas. BORDE del arbusto se definió desde el límite de la proyección de las ramas en el suelo, 50 cm en dirección al tronco. BAJO del arbusto se definió al espacio ubicado directamente bajo el ramaje del arbusto hasta llegar a la base del tronco (aproximadamente 40 cm). Desde las ramas más externas del arbusto en dirección contraria al tronco, se definió el microambiente FUERA del arbusto, abarcando una extensión aproximada de 50 cm sin cobertura de follaje (Figura 2). En cada microambiente se realizaron mediciones microclimáticas y experimentos de terreno para lo cual se seleccionaron 12 arbustos elegidos al azar dentro de un área aproximada de 0,5 hectárea. Cada arbusto tenía un área aproximada de  $1,5 \text{ m}^2$  y se encontraba separado por más de 1 metro de su vecino más cercano, en un sector de pendiente homogénea de  $17^\circ$  aproximadamente.

### 2.1. Mediciones microclimáticas

Cada microambiente (BAJO, BORDE, FUERA) se caracterizó considerando dos variables que afectan la germinación de semillas y establecimiento de plántulas: a) el porcentaje de agua contenido en el suelo y b) la radiación fotosintéticamente activa (P.A.R.).

a) Contenido hídrico del suelo:

El porcentaje de agua del suelo se determinó los días 10 de Septiembre de 1996, 18 de Octubre de 1996, 22 de Noviembre de 1996 y 6 de Febrero de 1997. Estas fechas correspondieron al período de primavera (entre Octubre y Noviembre), época de germinación de las semillas de *G. trinervis* en terreno y a mediados de verano (Febrero), época crítica para la sobrevivencia de las plántulas en ambientes de clima mediterráneo. Se colectaron dos muestras de suelo por cada microambiente correspondiente a cada uno de los 12 arbustos (N=24 muestras x microambiente). Con un barreno se obtuvieron muestras de un volumen de 45 cm<sup>3</sup> aproximadamente, de los primeros diez centímetros de suelo. Cada muestra se depositó en bolsas de plástico rotuladas y con cierre hermético. En el laboratorio, las muestras se pesaron en una balanza digital, obteniendo el peso inicial (húmedo) de la muestra. Las muestras de suelo se secaron a 60°C en una estufa con circulación de aire, por un mínimo de 48 horas. Transcurrido este tiempo, las muestras se pesaron nuevamente, obteniendo el peso seco del suelo. El contenido de humedad se calculó como:

$$\text{Porcentaje de humedad del suelo} = (\text{suelo húmedo(g)} - \text{suelo seco (g)}) / \text{suelo seco (g)} \times 100$$

Las varianzas de los datos de homogenizaron con transformación angular y mediante análisis de varianza de dos vías se comparó el efecto de los factores microambiente y fecha en el porcentaje de humedad del suelo.

b) Radiación fotosintéticamente activa (P.A.R.):

La radiación P.A.R. ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) se determinó en primavera, época de germinación de las semillas, los días 28 de Septiembre y 28 de Noviembre de 1996. Se realizaron mediciones de la radiación P.A.R. en los microambientes BAJO, BORDE y FUERA de cada uno de los doce arbustos. Los registros se obtuvieron en forma instantánea con un Data Logger (Li-cor) por medio de un sensor P.A.R (LI-190 SA), entre las 12:00 y 12:30 horas en cada día de muestreo. Los días en que se realizaron las mediciones se presentaron claros, sin nubes. Los datos se transformaron con logaritmo natural y se comparó el efecto de los microambientes BAJO, BORDE Y FUERA para cada fecha con análisis de varianza de una vía.

### 3. MEDICIONES DE LA DENSIDAD DE CÁPSULAS Y PLÁNTULAS

Se estimó la distribución de cápsulas y plántulas por microambiente en 56 arbustos de  $1,5 \text{ m}^2$  de cobertura de follaje, con cinco cuadrantes por microambiente en cada arbusto. Las cápsulas y plántulas se contaron dentro de un cuadrante de  $0,2 \times 0,2 \text{ m}$  (en total  $11 \text{ m}^2$  por microambiente). La densidad de cápsulas se estimó en Febrero de 1996, época en la que se ha completado la dispersión. Esto permitió estimar la máxima densidad de cápsulas por microambiente. La densidad de plántulas se estimó en Noviembre (primavera) 1995 y en Febrero (verano) 1996, para estimar la densidad de plántulas durante épocas de condiciones climáticas favorables y desfavorables para la germinación y el establecimiento. Los datos de densidad de cápsulas y plántulas se transformaron con  $\ln(x+1)$  para normalizar la distribución de los datos y se comparó entre

microambientes mediante análisis de varianza de una vía. Las mediciones de plántulas se compararon con análisis de varianza de una vía para cada una de las dos fechas de muestreo.

#### 4. EXPERIMENTOS DE LABORATORIO

##### Tasa y porcentaje acumulado de germinación

De las cápsulas colectadas en la primavera de 1995, clasificadas dentro de tres clases de tamaño previamente definidas (Tabla 1) se obtuvieron semillas que se sembraron en 30 bandejas (10 bandejas por clase de tamaño con 10 semillas cada una) con una capacidad aproximada de 675 cm<sup>3</sup>. Las bandejas, con sustrato inerte esterilizado se dispusieron en una cámara de crecimiento, a temperatura constante de 25°C, con un fotoperíodo de 12 h luz /12 h oscuridad. Las bandejas se revisaron diariamente desde la siembra hasta el día 26 y cada dos días hasta el día 74, registrando como germinadas las semillas que presentaron una radícula de 5 mm de longitud a partir del punto de inserción de los cotiledones. Se calculó el porcentaje total de germinación al final del período y la tasa de germinación (semillas germinadas/día). Los datos de porcentaje de germinación acumulada y tasa de germinación se sometieron a transformación angular para normalizar la distribución de los datos. Las comparaciones de la tasa y del porcentaje de germinación entre los tres tamaños de semillas se realizaron con análisis de varianza de una vía a los 18, 36, 54 y 72 días.

## Producción de biomasa de plántulas

Mediante un ensayo preliminar realizado en 100 semillas se determinó la siguiente metodología para este experimento: Se eligieron al azar 150 semillas por clase de tamaño, identificadas por peso (Tabla 1). Las 450 semillas se desinfectaron con Hipoclorito de Sodio al 5% durante 5 minutos y se enjuagaron varias veces con agua destilada. Para sincronizar la germinación, todas las semillas se sometieron a un tratamiento previo de frío (4°C) en papel filtro húmedo por 5 días en cápsulas de Petri. Luego, cada semilla se trasladó a un recipiente cilíndrico de plástico transparente, conteniendo aproximadamente 500 cm<sup>3</sup> de sustrato inerte esterilizado en autoclave. Los recipientes se llevaron a una cámara de germinación con temperatura (10°C noche/20°C día) y fotoperíodo (12 h luz/12 h oscuridad) controlados. Cada recipiente con semillas se regó cada tres días con aproximadamente 30 ml de agua desionizada. En cada recipiente se sembraron en forma equidistante tres semillas de peso conocido, una semilla por cada clase de tamaño. La semilla se consideró germinada cuando la radícula alcanzó una longitud de 5 mm. El recipiente se envolvió (excepto en la superficie) con papel de aluminio. Esto permitió el crecimiento de la raíz a lo largo de la pared transparente, evitando que ésta se curvara hacia el interior. Este procedimiento facilitó la posterior extracción de la planta del recipiente. Se realizaron estimaciones de biomasa aérea y radicular de las plantas a los 35, 80 y 125 días desde el inicio de la germinación. El estudio se realizó en un total de 190 plantas. Para cada fecha las plántulas de cada clase de semillas se seleccionaron al azar, se retiraron de los recipientes, procurando recuperar la totalidad de la raíz. Las plántulas se lavaron con agua destilada y con una tijera se separó el vástago de la raíz y los

cotiledones. Cada componente se introdujo en una bolsa de papel rotulada y se secó a 60°C en una estufa con circulación de aire, durante un mínimo de 72 horas. Los valores de biomasa seca aérea y radicular se determinaron con una balanza de precisión de dos decimales. Con análisis de varianza de una vía se comparó el efecto del tamaño de la semilla en la producción de biomasa de la planta a los 35, 80 y 125 días desde la germinación.

## 5. EXPERIMENTOS DE TERRENO

### Banco de semillas experimental

Se depositaron veinticinco cápsulas de cada categoría de peso ( $N=900$  semillas x clase de tamaño) en cada uno de treinta y seis sobres de malla de fibra de vidrio y plástico para excluir invertebrados de un tamaño mayor o igual a 2 mm. Los sobres se protegieron de depredadores vertebrados enterrándolos en cajas de alambre de trama soldada, de 60x30x5 cm. Hacia el final del período de dispersión en abril de 1996, se enterraron seis cajas a una profundidad de 5 cm en el sector cubierto por las ramas del arbusto, cada una con dieciocho sobres (seis de cada tamaño de semilla). Cada dos meses, hasta enero de 1997, se sacaron de cada caja tres sobres, uno por cada clase de tamaño, procurando no perturbar el sistema experimental. Por cada extracción de sobres se obtuvieron seis réplicas por tamaño de semilla, es decir 150 semillas de cada tamaño. Se registraron como germinadas las semillas con radícula de 5 mm y las semillas que presentaban evidencias de germinación por el estado de desarrollo de los cotiledones. Las semillas con



evidencias de infección por patógenos (hongos, bacterias) y de ataque de insectos (menores a 2 mm) se consideraron como semillas muertas. Las semillas remanentes se sometieron a la prueba de viabilidad de Cloruro de trifeníl-tetrazolio.

#### Germinación y remoción de semillas por granívoros

Para comparar la remoción de cápsulas por los granívoros y la germinación de semillas de las tres clases de tamaños (Tabla 1) en terreno se realizó el siguiente experimento. En cada microambiente (Figura 2) de doce arbustos, se ubicaron en Mayo de 1996, tres pares de bandejas, con cápsulas de cada una de las tres clases de tamaño (Tabla 1). Una bandeja de cada par se tapó con malla de trama soldada para excluir roedores y aves. En cada bandeja de 187 cm<sup>2</sup> de área y 7 cm de profundidad se depositaron 15 cápsulas de una clase de tamaño. Esto representó una densidad de 0,08 cápsulas/cm<sup>2</sup> similar a la observada bajo las plantas control. Las bandejas se llenaron con suelo del mismo lugar, harneado y homogeneizado. Las cápsulas se dispusieron en la superficie cubriéndolas ligeramente con suelo. Antes de instalar las bandejas, se retiraron todos los frutos que aún permanecían sin dispersarse en los arbustos y que podrían haber caído sobre las bandejas experimentales. Las bandejas se perforaron en la base para permitir el drenaje del agua de lluvia y se fijaron al suelo con un clavo de 4" para evitar que se desplazaran por la pendiente bajo el efecto de la nieve, lluvia o animales. Las bandejas cubiertas con malla de alambre destinadas a registrar la germinación en ausencia de granívoros, se revisaron desde Julio a Noviembre de 1996 por lo menos una vez al mes, registrando plántulas emergidas y realizando observaciones del daño por insectos, el estado de marchitez de las

plántulas y las semillas removidas. Las cápsulas de las bandejas descubiertas se recuperaron en Febrero de 1997, se contabilizaron las cápsulas con semillas germinadas, con semillas parcialmente depredadas y las intactas. Las cápsulas ausentes se consideraron como removidas por granívoros. Las semillas de cápsulas intactas se sometieron a la prueba de viabilidad con cloruro de trifeníl-tetrazolio (TTC). Los porcentajes de germinación se compararon con análisis de varianza de una vía por microambiente y los porcentajes de remoción de semillas entre tamaños de semillas y entre microambientes se compararon con análisis de varianza de dos vías. Tanto para la germinación como para la remoción, los datos se sometieron a transformación angular.

## RESULTADOS

### 1. CARACTERIZACION DE LA MASA DE FRUTOS Y SEMILLAS

La distribución de peso de las semillas fue continua (Figura 3) y no difirió significativamente de una distribución normal tanto para los frutos (Liliefors  $P=0,19$ ) como para las semillas (Liliefors  $P=0,32$ ) (Figura 4). Se encontró una correlación significativa entre el peso de las semillas y el peso de las cápsulas, lo que permitió utilizar el peso de las cápsulas como estimador del peso de su semilla en los experimentos de terreno (Figura 5).

En *Guindilia trinervis* la unidad que se dispersa es el fruto, por lo tanto se definieron tres categorías de peso de frutos que se utilizaron en los experimentos de terreno: PEQUEÑOS (0,20 a 0,36 g), MEDIANOS (0,40 a 0,49 g) y GRANDES (0,53 a 0,85 g). Debido a que la correlación entre el peso de los frutos y el peso de las semillas fue significativa, las semillas contenidas en estas categorías de frutos se asignaron a las tres categorías de peso de semillas utilizadas en los experimentos de laboratorio: PEQUEÑAS ( $0,14g < x$ ), MEDIANAS ( $0,15g < x < 0,23g$ ) y GRANDES ( $x > 0,24$  g). Es decir, las categorías de peso de semillas se obtuvieron en forma indirecta a través de las categorías de los frutos. Para asegurar la segregación de las categorías de semillas, se estableció una discontinuidad de 0,4 g entre los pesos de las cápsulas que los contenían. Cada categoría de peso de cápsula utilizada en estos experimentos, representa

aproximadamente la tercera parte de la distribución total del peso de los frutos de acuerdo al histograma de la Figura 3. El porcentaje de Viabilidad de las semillas de cada una de las tres clases de peso de frutos fue similar (Tabla 1)

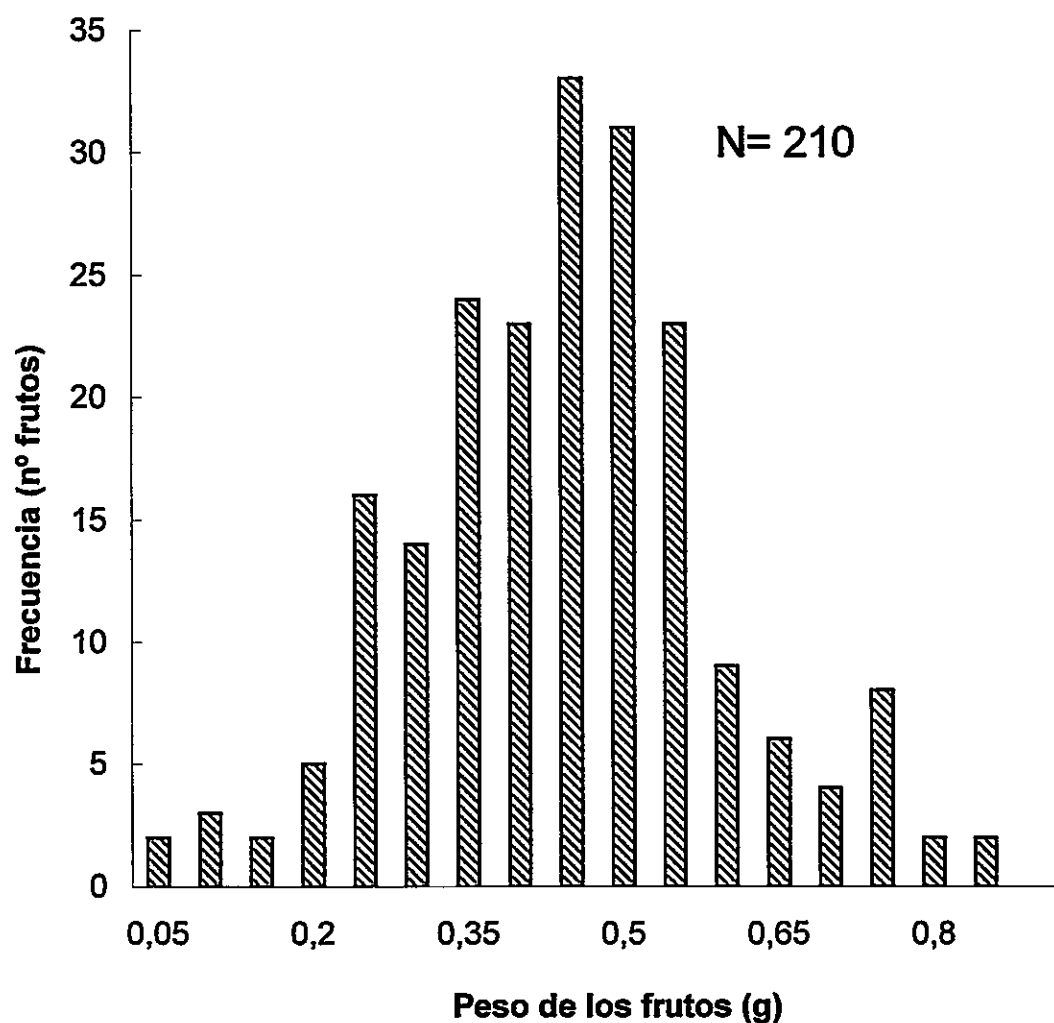


Figura 3. Distribución de frecuencias de peso de los frutos de una población de 70 individuos de *Guindilia trinervis*. Esta distribución no difiere significativamente de una distribución normal (Prueba de Liliefors,  $p=0,19$ ).

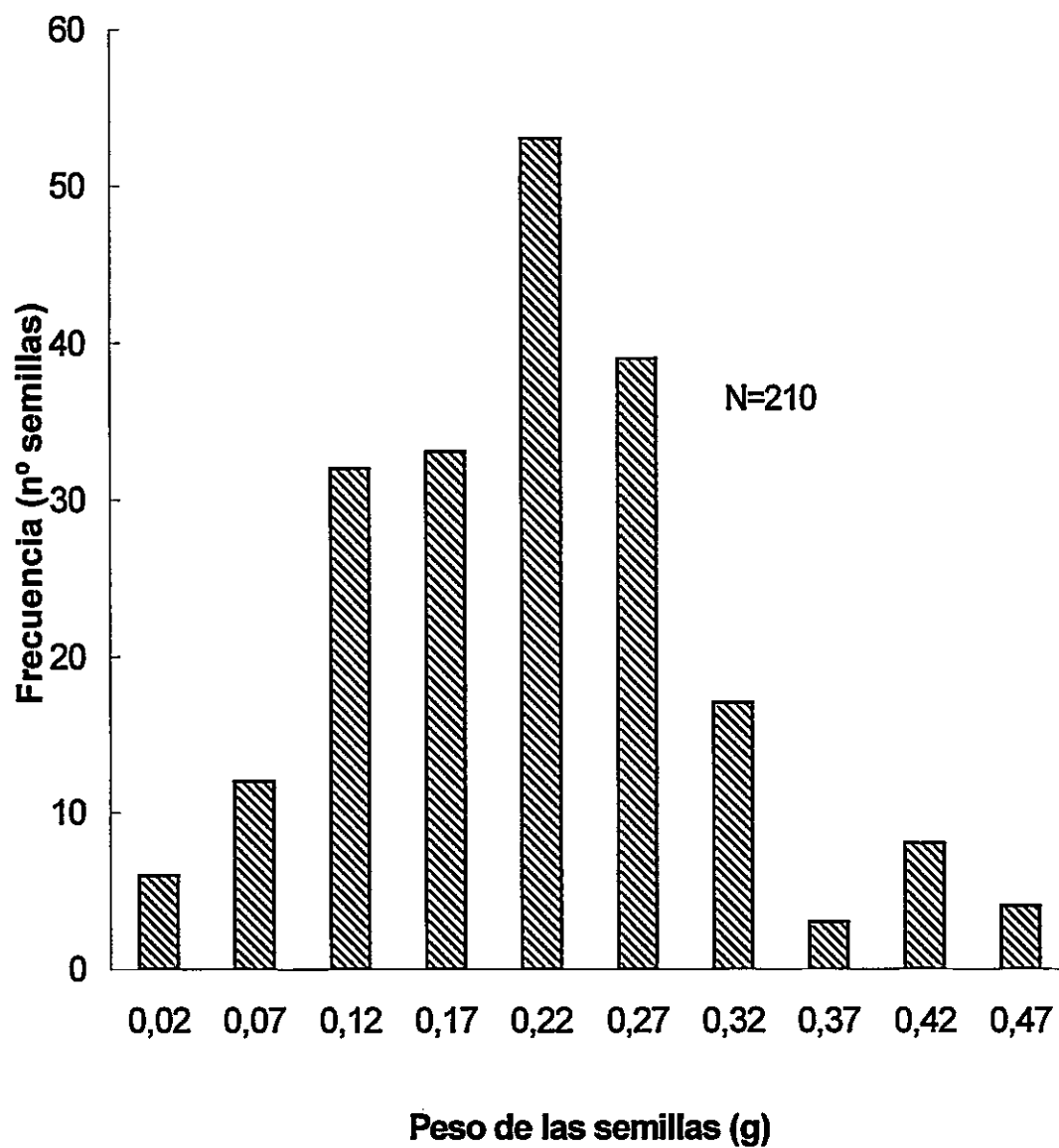


Figura 4. Distribución de frecuencias de peso de las semillas de una población de 70 individuos de *Guindilia trinervis*. Esta distribución no difiere significativamente de una distribución normal (Prueba de Liliefors,  $p=0,32$ )

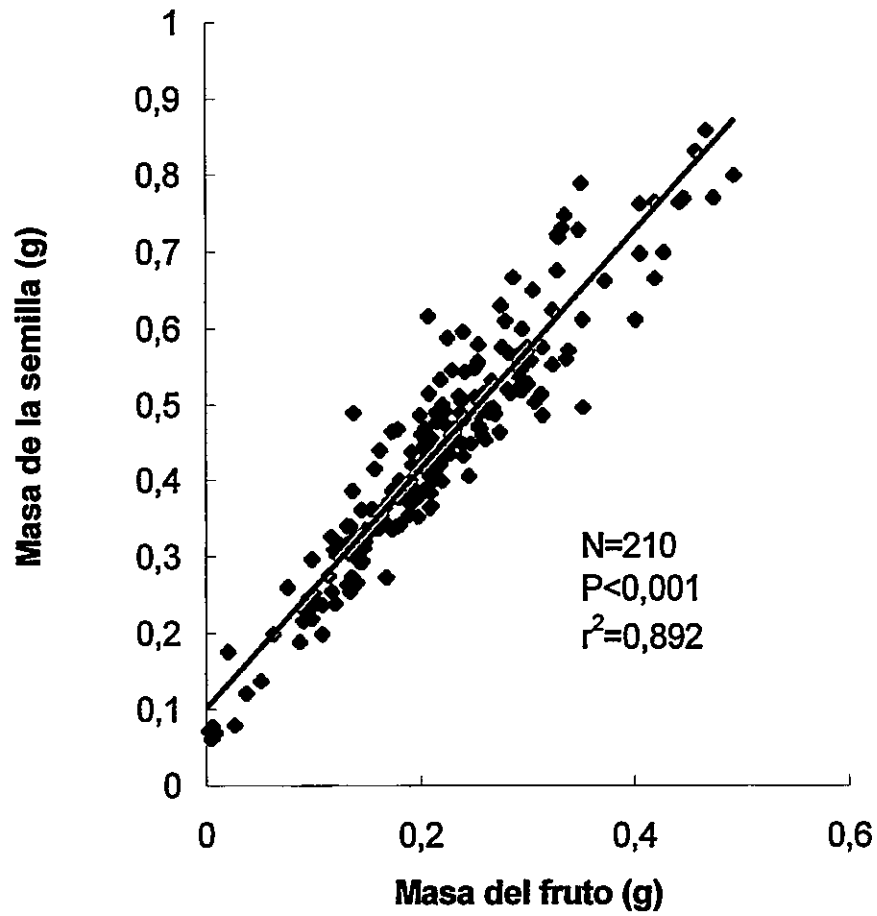


Figura 5. Regresión lineal entre el peso de la semilla y el peso del fruto de *Guindilia trinervis*.

Tabla 1. Viabilidad de las semillas de *Guindilia trinervis* agrupada en tres categorías de masa.

Categoría de masa de fruto (g)	Categoría de masa de semilla (g)	Viabilidad (%)	N
Pequeños ( $0,20 < x < 0,36$ )	Pequeñas ( $0,14 < x$ )	86,4	22
Medianos ( $0,40 < x < 0,49$ )	Medianas ( $0,15 < x < 0,23$ )	86,4	22
Grandes ( $0,53 < x < 0,85$ )	Grandes ( $0,24 < x$ )	85	20

## 2. CARACTERIZACIÓN DE MICROAMBIENTES

### Contenido hídrico del suelo:

El porcentaje de humedad del suelo alrededor de los arbustos de *G. trinervis* disminuyó de Septiembre a Febrero, siendo mayor bajo los arbustos en todos los meses de muestreo (Figura 6). Se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de humedad del suelo entre fechas de muestreo, correspondientes a dos estaciones del año (ANDEVA,  $F_{[3,111]} = 122,005$ ,  $p < 0,001$ ) y entre microambientes BAJO, BORDE y FUERA de los arbustos (ANDEVA,  $F_{[2,111]} = 53,427$ ,  $p < 0,001$ ). El efecto de la interacción entre fecha y microambiente no fue significativo (ANDEVA,  $F_{[6,111]} = 0,987$ ,  $p > 0,05$ ) (ver ANEXO Tabla 1). El contenido de humedad del suelo fue más alto en Septiembre ( $> 10\%$ ) (fin del invierno, comienzo de la primavera) que en Octubre (Prueba de Tukey = -3,574,  $p < 0,001$ ), Noviembre (Prueba de Tukey = -9,457,  $p < 0,001$ ) y Febrero ( $< 4\%$ ) (Prueba de Tukey = -9,3,  $p < 0,001$ ) (fin de primavera, mediados del verano). No hubo diferencias en el contenido de humedad del suelo entre Noviembre y

Febrero (Prueba de Tukey=0,156,  $p>0,05$ ). El microambiente BAJO mostró los mayores porcentajes de humedad del suelo que variaron entre 16% en Septiembre y 6% en Noviembre. El microambiente BAJO mantuvo una mayor humedad en el suelo tanto en primavera como en verano, en comparación con BORDE (Prueba de Tukey=-3,272,  $p<0,001$ ) y FUERA (Prueba de Tukey=-4,954,  $p<0,001$ ). El contenido hídrico del suelo del microambiente BORDE varió entre 12% en Septiembre y 4% en Febrero y fue mayor al microambiente FUERA donde la humedad del suelo varió entre 12% en Septiembre y 2 a 3% en Noviembre y Febrero (Prueba de Tukey=-1,682,  $p<0,05$ ).



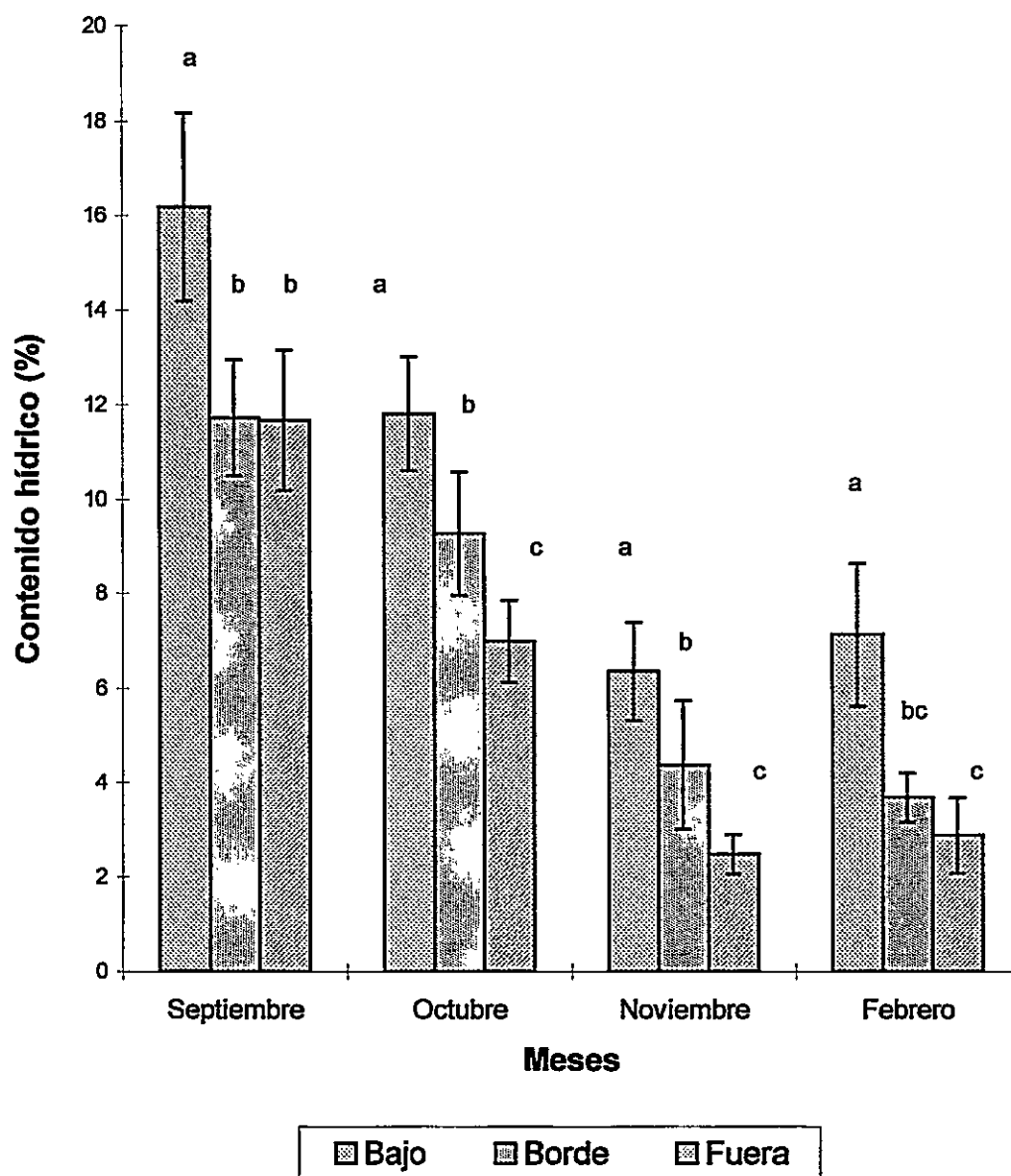


Figura 6. Contenido hídrico del suelo de tres microambientes (BAJO, BORDE y FUERA) alrededor de los arbustos de *G. trinervis* entre Septiembre de 1996 y Febrero de 1997. Se muestra el promedio  $\pm 2E.E.$  Letras distintas para cada fecha indican diferencias significativas entre microambientes para cada fecha de acuerdo a la Prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ).

### Radiación fotosintéticamente activa (P.A.R.):

La radiación fotosintéticamente activa difirió entre microambientes alrededor de los arbustos de *G. trinervis* en Septiembre (ANDEVA,  $F_{[2,33]}=15,522$ ,  $p<0,001$ ) y Noviembre (ANDEVA,  $F_{[2,33]}=20,176$ ,  $p<0,001$ ) (ver ANEXO Tabla 2). El análisis a posteriori mostró que en Septiembre la radiación fue menor en el microambiente BAJO arbustos en comparación con los microambientes BORDE (Prueba de Tukey=1,259,  $p<0,001$ ) y FUERA (Prueba de Tukey=1,518,  $p<0,001$ ) (Tabla 2). No hubo diferencias significativas en la radiación entre los microambientes BORDE y FUERA (Prueba de Tukey=0,259,  $p>0,05$ ). En Noviembre la radiación fue más alta en el microambiente FUERA en comparación con BAJO (Prueba de Tukey=1,807,  $p<0,001$ ) y BORDE (Prueba de Tukey=2,179,  $p<0,001$ ) de los arbustos. En Noviembre no se encontraron diferencias significativas entre los microambientes BAJO Y BORDE (Prueba de Tukey=0,373,  $p>0,05$ ), denotando el desarrollo de follaje de los arbustos.

Tabla 2. Promedio  $\pm 2E.E.$  de la radiación fotosintéticamente activa en los meses de Septiembre y Noviembre de 1996 en tres microambientes (BAJO, BORDE y FUERA) alrededor de los arbustos de *G. trinervis*. Letras distintas indican diferencias significativas entre microambientes de acuerdo a la Prueba de Tukey ( $p<0,001$ ).

Microambiente	Promedio $\pm 2E.E.$ de P.A.R. ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	
	Septiembre	Noviembre
BAJO	34,1 $\pm$ 0,5 a	26,8 $\pm$ 0,43 a
BORDE	50,4 $\pm$ 0,05 b	23,1 $\pm$ 0,37 a
FUERA	54,1 $\pm$ 0,003 b	48,8 $\pm$ 0,0007 b

### Densidad de cápsulas y plántulas:

#### Densidad de cápsulas

La densidad de cápsulas de *G. trinervis* difirió significativamente entre los microambientes BAJO, BORDE y FUERA de los arbustos (Figura 7) (ANDEVA,  $F_{[2,837]}=52,437$ ,  $p<0,001$ ) (ver ANEXO Tabla 3). La densidad de cápsulas fue mayor en el microambiente BORDE (67 cápsulas/m<sup>2</sup>) en comparación con los microambientes BAJO (42 cápsulas/m<sup>2</sup>) (Prueba de Tukey=0,769,  $p<0,001$ ) y FUERA (17,6 cápsulas/m<sup>2</sup>) (Prueba de Tukey=-0,310,  $p<0,001$ ). Además, la densidad de cápsulas en el microambiente BAJO fue mayor que en el microambiente FUERA (Prueba de Tukey=0,459,  $p<0,001$ ).

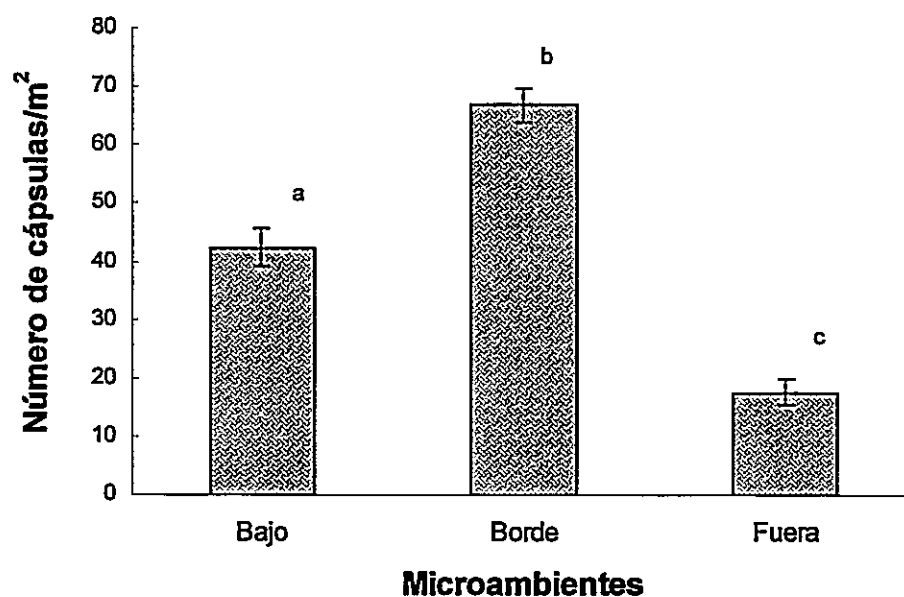


Figura 7. Densidad de cápsulas de *Guindilia trinervis* en tres microambientes alrededor de la planta parental. Se muestra el promedio  $\pm 2$ E.E. Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la Prueba de Tukey ( $p<0,001$ ).

### Densidad de plántulas

La densidad de plántulas de *G. trinervis* registrada en Noviembre de 1995 (ANDEVA,  $F_{[2,822]}=33,242$ ;  $p<0,001$ ) y en Febrero de 1996 (ANDEVA,  $F_{[2,837]}=9,702$ ,  $p<0,001$ ) en tres microambientes alrededor de los arbustos, difirió significativamente entre microambientes (ver ANEXO Tabla 4). En Noviembre de 1995, la densidad de plántulas fue mayor en el BORDE de los arbustos que BAJO arbustos (Prueba de Tukey=0,146,  $p<0,001$ ) y mayor en el microambiente BORDE que FUERA del follaje de los arbustos (Prueba de Tukey=-0,195,  $p<0,001$ ). No se encontraron diferencias significativas entre los microambientes BAJO y FUERA (Prueba de Tukey=-0,049,  $p>0,001$ ). En el mes de Febrero de 1996, la densidad de plántulas fue mayor en el microambiente BORDE que BAJO los arbustos (Prueba de Tukey=0,039,  $p<0,05$ ) y mayor entre los microambientes BORDE y FUERA (Prueba de Tukey=-0,048,  $p<0,001$ ). No se encontró diferencia significativa entre los microambientes BAJO y FUERA (Prueba de Tukey=0,010,  $p<0,05$ ). En éste muestreo, realizado en verano, no se encontraron plántulas fuera de la copa de los arbustos (Figura 8).

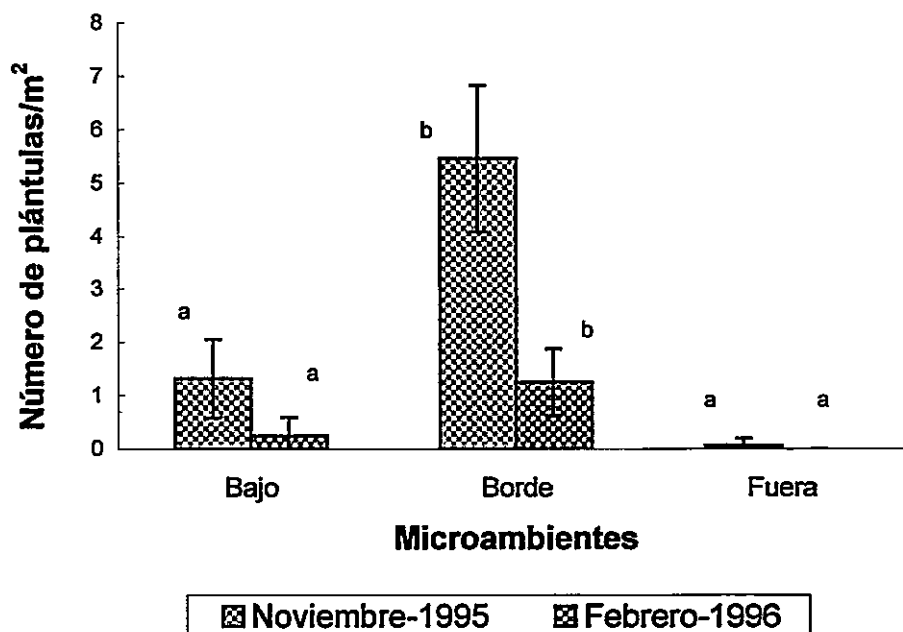


Figura 8. Densidad de plántulas de *Guindilia trinervis* en tres microambientes alrededor de la planta parental y en dos fechas de muestreo. Se muestra el promedio  $\pm 2EE$ . Letras distintas para cada fecha indican diferencias significativas entre microambientes de acuerdo a la Prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ).

## 2. EXPERIMENTOS DE LABORATORIO

### Tasas de germinación

Las tasas de germinación entre las tres categorías de masa de semilla variaron entre 0,9 y 1,6 semillas/día, pero no hubo diferencias entre categorías de semilla ni entre fechas. En promedio, después de 72 días, la tasa de germinación de las semillas Pequeñas fue similar a la de las Medianas y Grandes (Tabla 3). El análisis de varianza no mostró diferencias significativas en las tasas de germinación entre las semillas de distinta masa en ninguno de los períodos comparados (ver ANEXO Tabla 5).

Tabla 3. Tasas de germinación (promedio  $\pm 2E.E.$ ), de semillas de *G. trinervis* de tres clases de tamaño a los 18, 36, 54 y 72 días desde el inicio del ensayo de germinación en laboratorio.

Promedio de la tasa de germinación (semillas/día) $\pm 2E.E.$				
Tamaño de semilla	18 días	36 días	54 días	72 días
Pequeñas	1,4 $\pm$ 0,6	1,6 $\pm$ 0,5	1,5 $\pm$ 0,2	1,2 $\pm$ 0,07
Medianas	1,2 $\pm$ 0,7	1,6 $\pm$ 0,4	1,4 $\pm$ 0,2	1,1 $\pm$ 0,2
Grandes	0,9 $\pm$ 0,7	1,3 $\pm$ 0,2	1,3 $\pm$ 0,2	1,1 $\pm$ 0,1

#### Porcentajes acumulados de germinación

Al cabo de 72 días el porcentaje de germinación de las semillas llegó a 86% en las semillas Pequeñas, 81% en las Medianas y 76% en las semillas Grandes. Se comparó el porcentaje de germinación acumulada de las semillas pequeñas medianas y grandes a los 18, 36, 54 y 72 días después del inicio del ensayo de germinación (Tabla 4). No se encontraron diferencias significativas en los porcentajes de germinación acumulados de las semillas de las tres categorías de masa (ver ANEXO Tabla 6).

Tabla 4. Porcentajes de germinación acumulado (promedio  $\pm 2E.E.$ ), de semillas de tres clases de tamaño de *G. trinervis* a los 18, 36, 54 y 72 días desde el inicio del ensayo de germinación en laboratorio.

Promedio de semillas germinadas (%) $\pm 2E.E.$				
Tamaño de semillas	18 días	36 días	54 días	72 días
Pequeñas	25 $\pm$ 12	60 $\pm$ 17	79 $\pm$ 8	86 $\pm$ 5
Medianas	21 $\pm$ 12	59 $\pm$ 14	77 $\pm$ 10	81 $\pm$ 13
Grandes	17 $\pm$ 12	47 $\pm$ 7	67 $\pm$ 12	76 $\pm$ 8

## Producción de biomasa

### 1. Biomasa de raíces

En plantas de 35 días de desarrollo la biomasa de raíces fue mayor que la biomasa de vástagos, en todas las clases de tamaño (Figura 9A). La biomasa de raíces no difirió entre categorías de masa de semillas (ANDEVA,  $F_{[2,62]}=0,071$ ,  $p=0,932$ ) (ver ANEXO Tabla 7). En plantas de 80 (Figura 9B) y 125 días (Figura 9C), las plantas de semillas Grandes produjeron más biomasa de raíces que las plantas de semillas Medianas y Pequeñas (Prueba de Tukey, ver ANEXO Tabla 11).

### 2. Biomasa de vástagos

En plantas de 35 días de desarrollo, la biomasa de vástagos no difirió entre categorías de masa de semillas (ANDEVA,  $F_{[2,62]}=2,087$ ,  $p=0,133$ ) (Figura 9A). Sin embargo, se observaron diferencias en la biomasa de vástagos entre plantas desarrolladas de semillas de las tres categorías de masa, a los 80 días (ANDEVA,  $F_{[2,67]}=5,883$ ,  $p<0,05$ ) y a los 125 días de desarrollo (ANDEVA,  $F_{[2,54]}=9,446$ ,  $p<0,001$ ) (ANEXO Tabla 8). En plantas de 80 y de 125 días, la producción de biomasa de vástagos fue mayor en plantas provenientes de semillas Grandes que en las derivadas de semillas Medianas y Pequeñas (Figura 9B y Figura 9C). No se encontraron diferencias en la producción de biomasa de vástagos entre las plantas de semillas Medianas y Pequeñas a los 80 y 125 días (Prueba de Tukey, ver ANEXO Tabla 12).

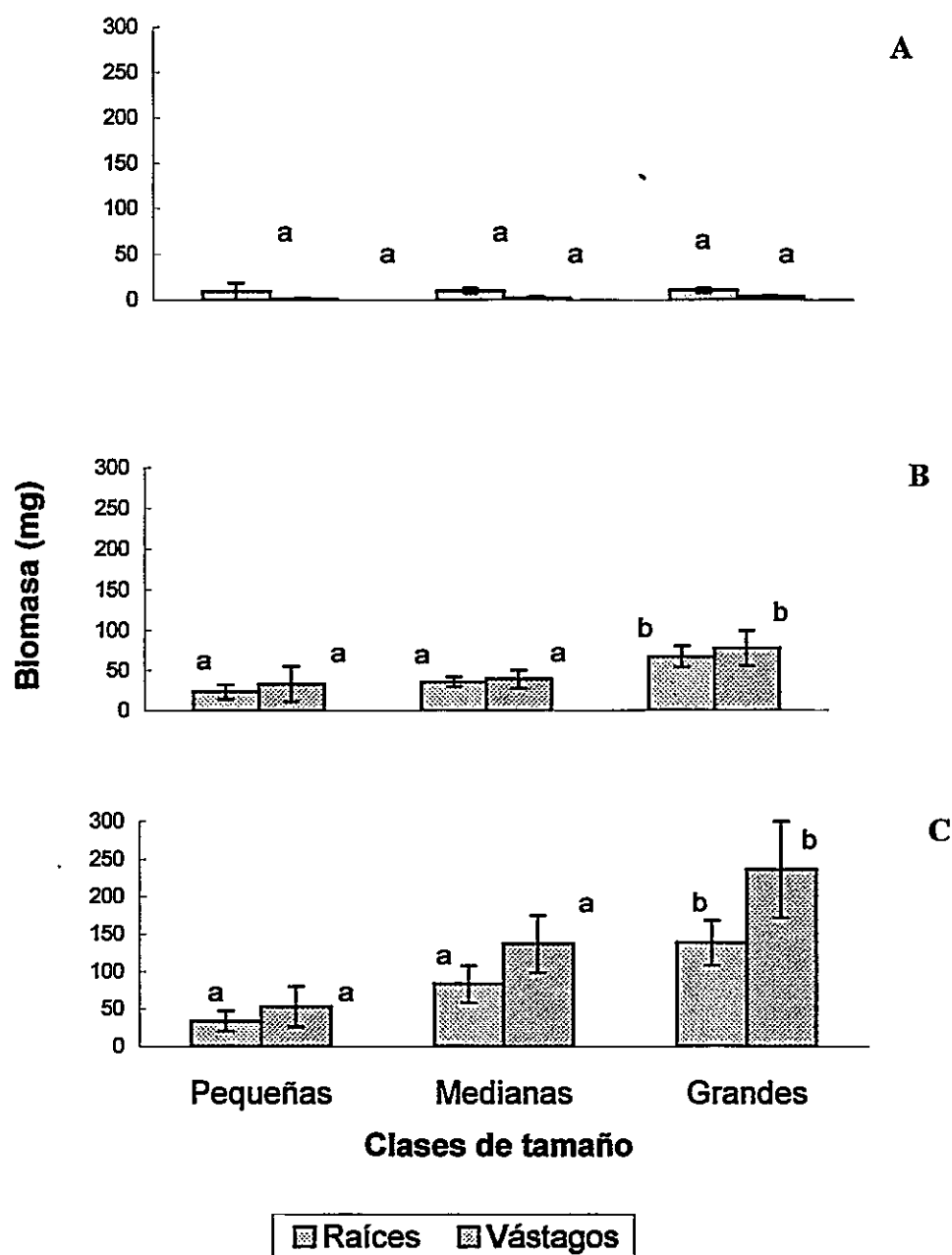


Figura 9. Biomasa de raíces y vástagos (promedio $\pm$ 2EE) en plantas juveniles de *G. trinervis* de 35 días (A), 80 días (B), y 125 días (C) crecidas en el laboratorio a partir de semillas de tres clases de tamaño. No se encontraron diferencias significativas entre clases de tamaño de semillas en plantas de 35 días. Letras distintas indican diferencias significativas entre clases de tamaños de semilla (Prueba de Tukey,  $p < 0,05$ ) para raíces o vástagos en plantas de 80 y 125 días.



### 3. EXPERIMENTOS DE TERRENO

#### Banco de semillas experimental

En las tres clases de tamaño, la germinación fue la principal causa de salida de las semillas del banco en los primeros 276 días. Entre el 34 y 73% de las semillas enterradas germinaron en los primeros 77 días (Figura 10). En las semillas Pequeñas y Medianas la mayor parte de la germinación ocurrió durante el invierno, antes de la primera medición realizada en Julio de 1996, a los 77 días de permanencia en el banco. Las semillas de la clase Grandes tuvieron el promedio de germinación más bajo (34%) a los 77 días. A los 138 días, entre el 69 y 79% de las semillas de todas las clases de tamaño habían germinado. La mayor parte de las semillas remanentes había perdido su viabilidad (Figura 10). La mortalidad de semillas por patógenos también fue una importante causa de pérdida de semillas del banco experimental, al comienzo del experimento la mortalidad fue de 3 a 9% y llegando a un 23 a 40% a los 276 días. Las semillas Pequeñas y Medianas que no germinaron en los primeros 77 días perdieron rápidamente su viabilidad, de modo que prácticamente no quedaron semillas de estas categorías en el banco a los 276 días. Solamente entre las semillas Grandes permaneció un pequeño porcentaje (4%) de semillas viables en el banco a los 276 días.

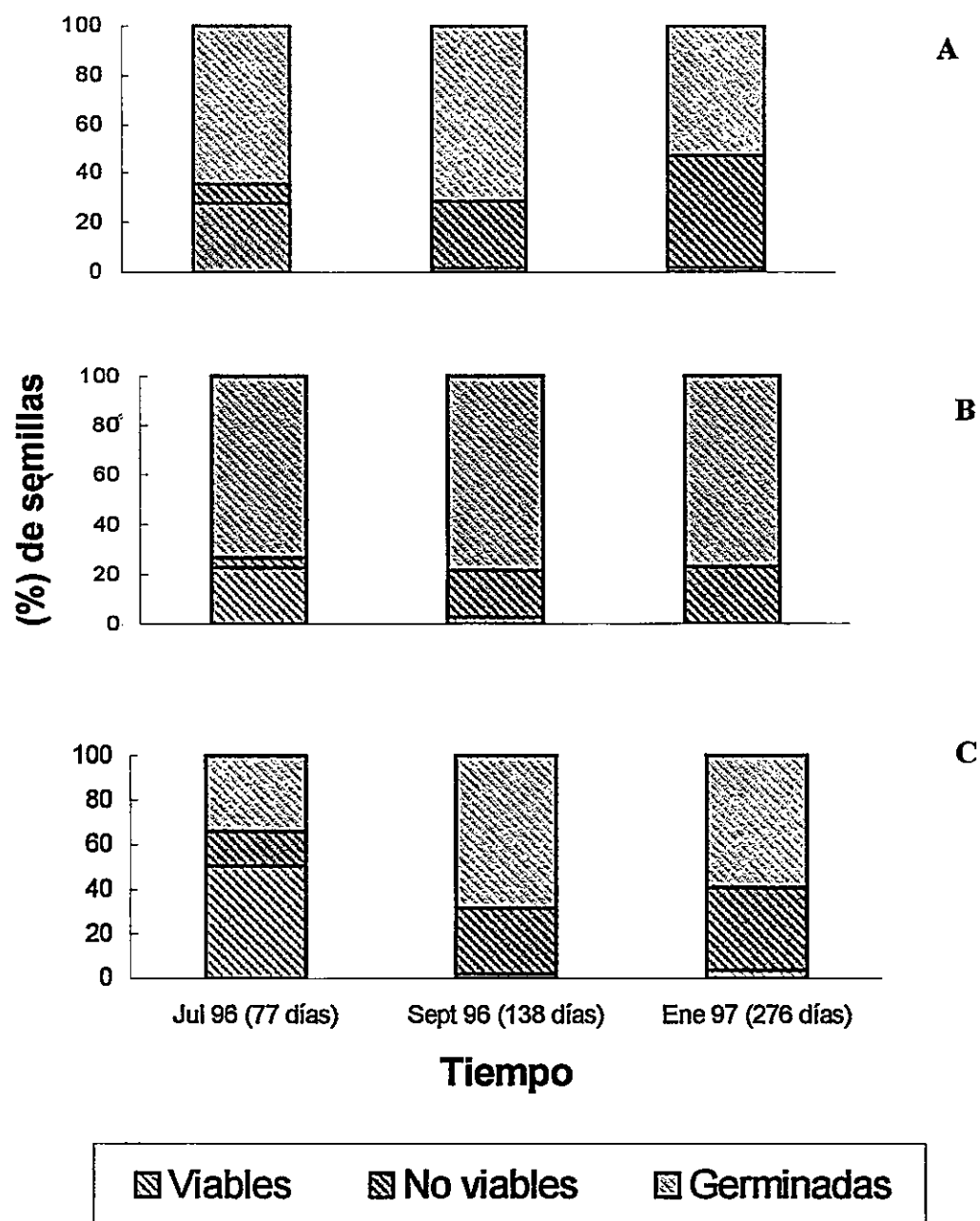


Figura 10. Porcentaje de semillas Pequeñas (A), Medianas (B) y Grandes (C) de *G. trinervis* germinadas, no viables y viables, en el banco de semillas experimental a los 77, 138 y 276 días de entierro en el terreno.

### Semillas viables

El banco de semillas es menor a 5% de las semillas iniciales a los 276 días en todas las categorías de tamaño (Tabla 5).

Tabla 5. Porcentaje de viabilidad (promedio $\pm$ 2E.E.) en las semillas de *G. trinervis* remanentes en el banco de semillas experimental en Abril de 1996 (t0=0 días), Julio de 1996 (t1=77 días), Septiembre de 1996 (t2=138 días) y Enero de 1997 (t3=276 días) calculado sobre el total de semillas no germinadas.

Promedio $\pm$ 2E.E. de viabilidad en el banco de semillas experimental (%)				
	Abril 1996	Julio 1996	Sept. 1996	Enero 1997
Pequeñas	96 $\pm$ 7	76 $\pm$ 15	1,6 $\pm$ 3,2	1,6 $\pm$ 3,3
Medianas	97 $\pm$ 5	77 $\pm$ 17	9,5 $\pm$ 19	0
Grandes	94 $\pm$ 5	76 $\pm$ 18	7,1 $\pm$ 11	4 $\pm$ 8

### Germinación de semillas

El porcentaje de germinación de semillas de *G. trinervis* en terreno fue bajo (0,5 a 13%) de las semillas, alcanzando los mayores valores en microambiente BAJO los arbustos, con promedios que fluctuaron entre 10% y 13% (Figura 11). La germinación registrada en los microambientes BORDE y FUERA de los arbustos de *G. trinervis* fue notoriamente menor. El valor más alto correspondió a las semillas grandes sembradas en el microambiente FUERA que fue de 7% comparado con 0,5% y 0,6% en las semillas pequeñas y medianas respectivamente (Figura 11). No hubo diferencias significativas entre categorías de tamaños de semilla en los microambientes BAJO (ANDEVA,  $F_{[2,24]}=0,045$ ,  $p=0,956$ ) y BORDE (ANDEVA,  $F_{[2,26]}=0,524$ ,  $p=0,598$ ). Sin embargo en el

microambiente FUERA el valor fue cercano al nivel de significancia (ANDEVA,  $F_{[2,29]}=2,681$ ,  $p=0,085$ ) (ver ANEXO Tabla 9). En el microambiente FUERA, la germinación promedio de las semillas grandes superó varias veces la germinación de las semillas pequeñas y medianas, aunque fue variable entre réplicas. En Enero de 1997, si bien se registró la presencia de plántulas, ninguna de ellas sobrevivió y todas presentaron signos evidentes de desecación.

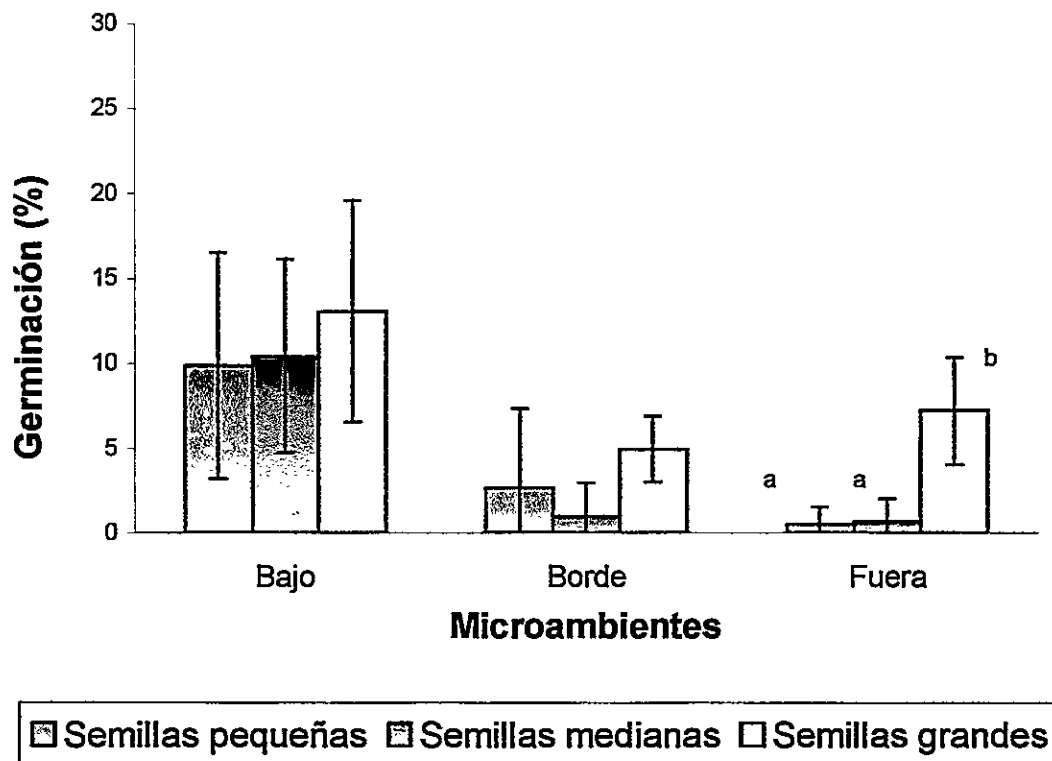


Figura 11. Porcentaje de semillas de *G. trinervis* germinadas en terreno, según clase de tamaño y en tres microambientes alrededor de los arbustos. Se muestra el promedio  $\pm 2E.E.$  Letras distintas indican diferencias significativas con  $p < 0,1$ .

### Remoción de semillas por granívoros

La remoción de semillas después de nueve meses en el terreno fue superior al 90% en todas las categorías de masa de semilla y en los tres microambientes en la vecindad de los arbustos de *G. trinervis* (Figura 12). El microambiente afectó el porcentaje de remoción de las semillas (ANDEVA,  $F_{[2,91]}=5,031$ ,  $p<0,05$ ). No se observó efecto del tamaño de las semillas, ni de la interacción entre tamaño y microambiente (ver ANEXO Tabla 10). El análisis a posteriori mostró que la remoción en el microambiente BAJO fue mayor que en el microambiente FUERA (Prueba de Tukey=-13,527,  $p<0,05$ ). No se observaron diferencias entre la remoción de los microambientes BORDE y BAJO (Prueba de Tukey=-8,756,  $p>0,05$ ) ni entre BORDE y FUERA (Prueba de Tukey=-4,771,  $p>0,05$ ).

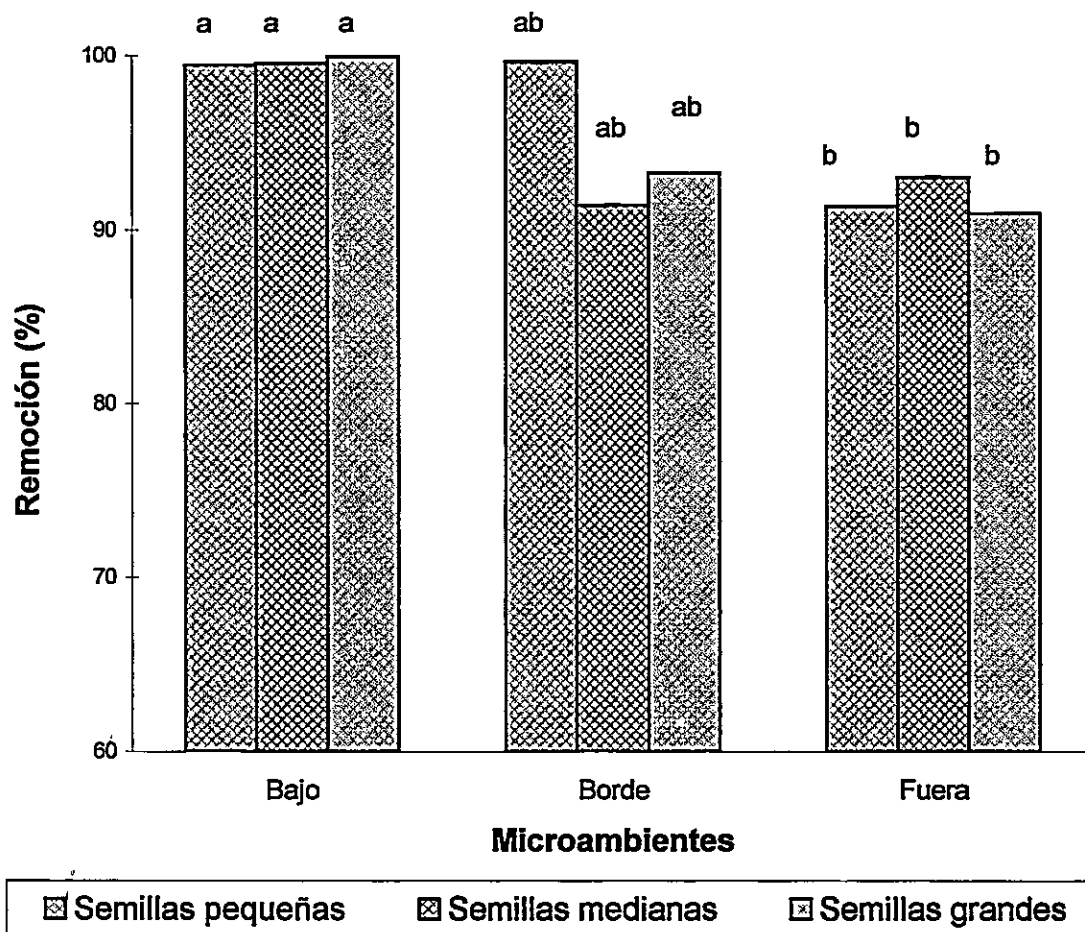


Figura 12. Porcentaje de semillas de *Guindilia trinervis* de tres clases de tamaño removidas por granívoros en tres microambientes alrededor de los arbustos. Los valores de  $\pm 2E.E.$  son bajos por lo que no aparecen en el gráfico. Letras diferentes muestran diferencias significativas con  $p < 0,05$ .

## DISCUSION

### CARACTERIZACIÓN DEL PESO DE FRUTOS Y SEMILLAS

Las semillas de *Guindilia trinervis* fueron un material adecuado para este estudio, debido al amplio rango de variación en el peso de sus frutos. Además, al contar con sólo una semilla por fruto se pudo diseñar los experimentos de terreno fácilmente con los frutos, evitando manipular los propágulos. Aunque la distribución de tamaños fue continua, en los ensayos de este trabajo se definieron tres grupos de semillas en forma arbitraria con el objeto de examinar las consecuencias de la variación en el tamaño de las semillas en la regeneración de *G. trinervis* y en su banco de semillas.

### MICROAMBIENTES, DENSIDAD DE CÁPSULAS Y PLÁNTULAS

La zonación microclimática en la vecindad de los arbustos de *Guindilia trinervis* es marcada, de acuerdo a las variables ambientales medidas. Esto lo demuestran los gradientes de radiación fotosintéticamente activa y de contenido hídrico del suelo registrados en 1996. Un efecto microclimático similar ha sido descrito en *Kageneckia angustifolia*, una especie arbórea de la vegetación esclerófila de montaña de Chile central (Peñaloza 1996) y por del Pozo (1985) en el matorral esclerófilo de baja altitud (sensu Peñaloza 1996). En *Kageneckia* la heterogeneidad entre tres microambientes alrededor de los árboles es poco marcada para los parámetros abióticos más frecuentemente

medidos (radiación fotosintéticamente activa y humedad del suelo), pero la acumulación diferencial de nieve y de hojarasca afectarían el establecimiento de plántulas de esta especie (Peñaloza 1996). La dispersión de los propágulos de *G. trinervis* es más restringida que la de los propágulos anemócoros de *Kageneckia*, por lo que la zonación microclimática alrededor de las plantas madre debería afectar directamente la germinación y el establecimiento de las plántulas. Los valores de humedad del suelo indican que el microambiente BAJO los arbustos, es el más favorable para la germinación y establecimiento en el período de primavera.

Con un contenido hídrico en el suelo inferior a 8 a 10% aproximadamente, plantas que habitan ambientes áridos no mantienen presión de turgor y mueren por marchitez. Valores similares a estos se registraron en los microambientes BAJO, BORDE y FuERA hasta Septiembre y Octubre de 1996. Sin embargo, las condiciones de sequía en verano redujeron drásticamente la humedad del suelo a menos de 5% siendo la reducción más marcada en los microambientes BORDE y FUERA. Esta reducción del contenido hídrico registrado entre primavera y verano podría explicar el bajo porcentaje de plántulas registrado durante el mes de Enero de 1997 en los microambientes desprotegidos y la muerte por marchitez de todas las plántulas observadas en el experimento de germinación en terreno. Por otra parte, la mayor densidad de cápsulas en el microambiente BORDE, de acuerdo al censo de semillas alrededor de los arbustos, podría explicarse porque la pendiente que presenta el terreno causa una acumulación de propágulos en la abundante hojarasca de la misma planta (observación personal), la que actuaría como trampa para



las semillas. De acuerdo a la distribución de los propágulos se podría esperar una mayor regeneración por semillas en el borde de los arbustos.

Durante el verano, no hay un aporte constante de agua al suelo y los microambientes protegidos por las ramas reciben menos radiación P.A.R. lo que reduciría el nivel de desecación. Esto favorecería la sobrevivencia de las plántulas de *Guindilia* bajo los arbustos parentales, en comparación con las condiciones del microambiente FUERA.

#### EXPERIMENTOS DE LABORATORIO

La variación en el tamaño de las semillas está generalmente asociada a diferencias en los porcentajes de germinación y en el tiempo de emergencia de la radícula, que favorecería a las plántulas producidas por semillas grandes (Wulff 1973, Kalitz 1989, Tripathi y Khan 1990, Winn 1988, Marshall 1986, Wulff 1986a, 1986b). En este estudio, sin embargo, no se encontró un efecto directo de la masa de las semillas de *G. trinervis* sobre parámetros como la tasa y el porcentaje de germinación de semillas bajo condiciones de laboratorio. El efecto del tamaño de las semillas se manifestó, sin embargo, en diferencias en la producción de biomasa de las plántulas en los primeros estados de desarrollo hasta 125 días. Después de 80 días de crecimiento de las plántulas, se comprobó una relación directa entre el tamaño de la semilla y la producción de biomasa, indicando que las semillas que cuentan con más nutrientes en el endosperma podrían tener más éxito en el establecimiento. Si estas diferencias a favor de las semillas

grandes se mantuvieran en condiciones de terreno, las plantas derivadas de semillas grandes con un sistema radicular más extenso y mayor superficie foliar podrían tener mayor probabilidad de sobrevivir a la sequía de verano.

En la precordillera de Chile central las precipitaciones invernales, tanto en forma de agua como de nieve, pueden ser abundantes, de manera que en la época invernal, cuando ocurre la germinación de *G. trinervis* (este estudio), existe suficiente agua disponible en el suelo. Durante los primeros 80 días de desarrollo (primeros dos meses), las plántulas dispondrían de suficiente humedad para el crecimiento. Al progresar el verano y aumentar la sequía, la mortalidad afectaría principalmente a plántulas de semillas pequeñas, cuyo crecimiento es más lento y su sistema radical es menos desarrollado.

#### BANCO DE SEMILLAS

En Enero de 1997, después de permanecer nueve meses en el banco de semillas del suelo, sólo una pequeña fracción de semillas permanecen viables en las categorías de semillas pequeñas y grandes (<2 y 4% respectivamente). Contrariamente a lo esperado para ambientes variables en Chile central, la rápida pérdida de viabilidad de las semillas remanentes en el banco a los 276 días de entierro indican que *G. trinervis* no posee un banco de semillas persistente ya que la mayoría de las semillas germinan en los primeros 77 días.

Contrariamente a la predicción inicial respecto a que las semillas pequeñas tendrían una mayor capacidad de mantenerse en el suelo sin germinar, éstas mostraron, al igual que las semillas medianas y grandes una rápida germinación, en Mayo, Junio y Julio

antes de los 77 días de iniciado el experimento. El alto porcentaje de germinación en semillas del banco (40% a 60%) en comparación al bajo porcentaje de germinación en los ensayos en la superficie del suelo (10% a 13%) podría atribuirse a que las semillas germinan en condiciones de oscuridad y las condiciones bajo el suelo favorecen su imbibición más rápida. En un año de precipitaciones mayores a las normales, las semillas atrapadas en la hojarasca que hayan escapado a la depredación por granívoros podrían quedar cubiertas por la nieve y alcanzar un porcentaje de germinación similar al registrado en las semillas del banco de semillas experimental.

#### GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS EN TRES MICROAMBIENTES

En el estudio de germinación de semillas en tres microambientes realizado en 1996, se determinó que las condiciones más favorables para la germinación se encontraron en el microambiente BAJO los arbustos de *G. trinervis*.

Al igual que en condiciones de laboratorio, el experimento de germinación en terreno no mostró efectos de la masa de las semillas sobre el porcentaje de germinación. Sin embargo, en el microambiente FUERA de los arbustos, el más estresante para las plántulas, las semillas grandes tuvieron en promedio una mayor germinación y establecimiento de plántulas que las pequeñas y medianas. Este resultado indica que las semillas con mayor contenido de endosperma y mayor masa podrían generar plántulas más vigorosas que resistirán mejor en microambientes desfavorables. En experimentos de laboratorio realizados en este estudio se demostró que las semillas grandes de *Guindilia trinervis* pueden producir más biomasa de raíces y vástagos, lo que en terreno les

permitiría reducir el riesgo de mortalidad por desecación. En el año de estudio, la incapacidad de todas las semillas germinadas de sobrevivir como plántulas hasta el verano sugiere que este período fue crítico para el establecimiento. Se puede sugerir que la sobrevivencia de plántulas sólo será posible en años con mayor precipitación que la normal.

### REMOCIÓN DE SEMILLAS POR GRANÍVOROS

No se observó una remoción selectiva de las semillas de mayor tamaño, probablemente debido a que la densidad de semillas bajo arbustos atraería a los roedores y aves granívoros en mayor medida que las semillas individuales.

Debido al diseño experimental, es improbable que la remoción de las semillas se deba a causas abióticas como desplazamiento por la pendiente o efecto del escurrimiento del agua de lluvia. Se puede suponer entonces, que los principales agentes consumidores de semillas fueron roedores o aves. La alta remoción de semillas registrada en los microambientes BAJO Y BORDE sería consecuencia de la mayor actividad de los granívoros nativos de Chile central bajo el dosel de las plantas (Bustamante y Vásquez 1995). En el matorral de Chile central, el riesgo de depredación es uno de los factores que restringe la actividad de los roedores nativos a microambientes protegidos por el dosel (Simonetti 1989).

El resultado de este experimento, sin embargo, no es concluyente respecto al real impacto de los granívoros sobre la regeneración de *G. trinervis*. La remoción fue cercana al 90% al cabo de nueve meses, pero los ensayos de germinación en laboratorio y terreno muestran que la mayoría de las semillas germinan en los primeros dos meses después de

dispersarse. Un alto porcentaje de las semillas de *G. trinervis* germinaron tempranamente (Julio, 1997) en el banco de semillas experimental por lo que la alta remoción sería relevante sólo para las semillas que quedan sin germinar.

De acuerdo a los resultados obtenidos es posible predecir al menos dos escenarios para la germinación y el establecimiento de *G. trinervis*. En este estudio, se demostró que en el microambiente FUERA, la germinación es dependiente del tamaño de las semillas y sería mayor en las semillas grandes. Dada la variación interanual en las precipitaciones en ambientes de la precordillera de Chile central, las características del microambiente FUERA podrían ser homólogas a un año de condiciones más estresantes y en una temporada de escasas precipitaciones, las semillas grandes, de mayor masa tendrían mayor probabilidad de establecerse que las semillas más pequeñas. En años lluviosos el contraste entre los microambientes BAJO y FUERA no sería tan marcado y se podría esperar que las condiciones abióticas fueran favorables para la germinación y el establecimiento (homologable al microambiente BAJO de este estudio). En años con precipitaciones superiores al promedio, todos los tamaños de semilla tendrían, una vez llegada la primavera, la misma probabilidad de embeberse y germinar en los tres microambientes definidos en este estudio. Esto se reflejaría en igual probabilidad de establecimiento entre semillas de distinta masa.

Los resultados del banco de semillas y los ensayos de germinación de *Guindilia trinervis* en la superficie del suelo, sugieren que las semillas germinan en los primeros dos meses de dispersadas si se entierran en el suelo, no quedando semillas viables al cabo de

276 días. Si las semillas permanecieran sin germinar sobre el suelo serían eventualmente consumidas por los granívoros.

La regeneración de *Guindilia trinervis* es un fenómeno complejo porque involucra el efecto del tamaño de semillas y su relación con la capacidad de dispersión, depredación, viabilidad y germinación. La variabilidad microambiental que determina efectos de sombra sobre las plántulas y la humedad del suelo es otro factor que contribuye a esta complejidad.

## CONCLUSIONES

En relación con las hipótesis y objetivos planteados en este trabajo se puede concluir que:

1. En condiciones de laboratorio el tamaño de las semillas no influye en la tasa de germinación, sin embargo las semillas con más contenido de endosperma producen plántulas con mayor biomasa de vástagos y raíces.
2. En los ambientes más estresantes como FUERA de la protección del dosel, la probabilidad de germinación de las semillas grandes es mayor que las de las otras categorías de tamaño.
3. Aunque el tamaño de las semillas no es relevante en la remoción, los microambientes bajo los arbustos presentan mayor consumo de semillas. Las consecuencias de esta remoción para la regeneración de *Guindilia trinervis* requieren de estudios específicos.
4. Después de seis meses la probabilidad de encontrar semillas viables en el banco de semillas es muy reducida en las tres clases de tamaño estudiadas. No existe banco de semillas persistente en *Guindilia trinervis*.

## ANEXO

### TABLAS DE ANÁLISIS DE VARIANZA

**Tabla 1.** Análisis de varianza de dos vías para el contenido hídrico del suelo de tres microambientes (BAJO, BORDE y FUERA) alrededor de los arbustos de *G. trinervis* entre Septiembre de 1996 y Enero de 1997.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Fecha	1639,6383	3	546,5461	122,0051	<0,001
Microambiente	478,6772	2	239,3386	53,4274	<0,001
Microambiente x fecha	26,5261	6	4,4210	0,9869	0,4377
Error	497,2467	111	4,4797		

**Tabla 2.** Análisis de varianza de una vía para la radiación fotosintéticamente activa en los meses de Septiembre y Noviembre de 1996 en tres microambientes (BAJO, BORDE y FUERA) alrededor de los arbustos de *G. trinervis*.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Microambientes (Septiembre)	15,832	2	7,916	15,522	<0,001
Error	16,830	33	0,510		
Microambientes (Noviembre)	32,606	2	16,303	20,176	<0,001
Error	26,666	33	0,808		

**Tabla 3.** Análisis de varianza de una vía para la densidad de cápsulas de *G. trinervis* en tres microambientes alrededor de la planta parental.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Microambiente	83,735	2	41,867	52,437	<0,001
Error	668,288	837	0,798		



**Tabla 4.** Análisis de varianza de una vía para la densidad de plántulas de *G. trinervis* en tres microambientes alrededor de la planta parental y en dos fechas de muestreo.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Noviembre de 1995					
Microambiente	5,645	2	2,823	33,242	<0,001
Error	69,798	822	0,085		
Febrero de 1996					
Microambiente	0,367	2	0,184	9,702	<0,001
Error	15,840	837	0,019		

**Tabla 5.** Análisis de varianza de una vía para la tasa de germinación de semillas de *G. trinervis* de tres clases de tamaño a los 18, 36, 54 y 72 días desde el inicio del ensayo de germinación en laboratorio.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tamaño (18 días)	22,651	2	11,325	1,231	0,309
Error	230,076	25	9,203		
Tamaño (36 días)	2,669	2	1,335	0,627	0,542
Error	53,197	25	2,128		
Tamaño (54 días)	1,692	2	0,846	1,673	0,208
Error	12,649	25	0,506		
Tamaño (72 días)	0,717	2	0,358	0,836	0,445
Error	10,711	25	0,428		

**Tabla 6.** Análisis de varianza de una vía para el porcentaje de germinación acumulado de semillas de tres clases de tamaño de *G. trinervis* a los 18, 36, 54 y 72 días desde el inicio del ensayo de germinación en laboratorio.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tamaño (18 días)	447,232	2	223,616	1,089	0,352
Error	5135,165	25	205,407		
Tamaño (36 días)	342,293	2	171,146	1,005	0,38
Error	4255,9	25	170,236		
Tamaño (54 días)	273,123	2	136,561	0,912	0,415
Error	3742,487	25	149,699		
Tamaño (72 días)	191,548	2	95,774	0,471	0,63
Error	5088,617	25	203,545		

**Tabla 7.** Análisis de varianza de una vía para la producción de biomasa de raíces en plantas juveniles de *G. trinervis* de 35, 80 y 125 días crecidas en el laboratorio, a partir de semillas de tres clases de tamaño.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tamaño de semillas (35 días)	0,0001	2	0,0001	0,071	0,932
Error	0,006	62	0,001		
Tamaño de semillas (80 días)	0,023	2	0,011	13,654	<0,001
Error	0,061	72	0,001		
Tamaño de semillas (125 días)	0,098	2	0,049	12,664	<0,001
Error	0,208	54	0,004		

**Tabla 8.** Análisis de varianza de una vía para la producción de biomasa de vástagos en plantas juveniles de *G. trinervis* de 35, 80 y 125 días crecidas en el laboratorio, a partir de semillas de tres clases de tamaño.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tamaño de semilla (35 días)	0,0001	2	0,0001	2,087	0,133
Error	0,001	62	0,0001		
Tamaño de semilla (80 días)	0,028	2	0,014	5,883	<0,004
Error	0,161	67	0,002		
Tamaño de semilla (125 días)	0,298	2	0,149	9,446	<0,001
Error	0,852	54	0,016		

**Tabla 9.** Análisis de varianza de una vía para el porcentaje de semillas de *G. trinervis* germinadas en terreno, según clase de tamaño y en tres microambientes alrededor de los arbustos.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tamaño de semilla (BAJO)	42,437	2	21,219	0,04531	0,956
Error	1376,390	24	474,016		
Tamaño de semilla (BORDE)	247,814	2	123,907	0,524	0,598
Error	6145,443	26	236,363		
Tamaño de semilla (FUERA)	903,480	2	451,740	2,681	0,085
Error	4886,784	29	168,510		

**Tabla 10.** Análisis de varianza de dos vías para el porcentaje de semillas de *G. trinervis* de tres clases de tamaño removidas por granívoros en tres microambientes alrededor de los arbustos.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Remoción por microambientes	3141,374	2	1570,687	5,031	0,008
Remoción por tamaño	262,967	2	131,484	0,421	0,658
Microambiente x tamaño	996,497	2	249,124	0,798	0,530
Error	28408,219	91	312,178		

**Tabla 11.** Análisis a posteriori para las comparaciones de producción de biomasa de raíces entre tamaños de semillas (Prueba de Tukey) a los 80 y 125 días de desarrollo. \*= $p < 0,001$ , \*\*= $p > 0,05$ .

MICROAMBIENTES			
80 días	Pequeñas	Medianas	Grandes
Pequeñas	0		
Medianas	0,012	0	
Grandes	0,043 *	0,031 *	0
125 días			
Pequeñas	0		
Medianas	0,049	0	
Grandes	0,105 *	0,055 **	0

**Tabla 12.** Análisis a posteriori para las comparaciones de producción de biomasa de vástagos entre tamaños de semillas (Prueba de Tukey) a los 80 y 125 días de desarrollo. \*= $p < 0,001$ , \*\*= $p > 0,05$ .

MICROAMBIENTES			
80 días	Pequeñas	Medianas	Grandes
Pequeñas	0		
Medianas	0,006	0	
Grandes	0,044 **	0,038 *	0
125 días			
Pequeñas	0		
Medianas	0,083	0	
Grandes	0,182 *	0,099 **	0

## BIBLIOGRAFIA

- Bustamante, O. y Vásquez, R. 1995.** Granivoría en *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (LAURACEAE): los efectos del tipo de hábitat y la densidad de semillas. *Revista Chilena de Historia Natural*. 68: 117-122.
- Crawley, M. J. 1992.** Seed predators and Plant Population Dynamics. *En* Fenner, M. (ed) *Seed Ecology*. pp 157-191. Chapman y Hall. London.
- Cook, R. E. 1980.** The biology of seeds in the soil. *En* O.T. Solbrig (ed.) *Demography and Evolution in Plant Populations*. pp 107-129. University of California Press, Berkeley.
- del Pozo, A. 1985.** Zonación microclimática en el matorral: efecto de los manchones de arbustos. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Di Castri, F. y Hajek, E. 1976.** Bioclimatología de Chile. pp Vicerrectoría Académica, Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Fretes, A. 1984.** La guindilla: fuente potencial de aceite vegetal. Memoria Ingeniería Civil de Industrias mención Química. Pontificia Universidad Católica de Chile. Escuela de Ingeniería. Departamento de Ingeniería Química.
- Fuentes, E. R., Hoffmann, A. J., Poiani, A. y Alliende, M. C. 1986.** Vegetation change in large-clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia* 68:358-366.

- Hammond, D. S. y Brown, V. K. 1995.** Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forest. *Ecology* 76:2544-2561.
- Harper, J. L. 1977.** Population Biology of Plants. Pp 111-147. Academic Press, London.
- Hendrix, S. D. 1984.** Variation in seed weight and its effects on germination in *Pastinaca sativa* L. (UMBELLIFERAE). *American Journal of Botany* 71:795-802.
- Kalin, M.T., Armesto, J.J. y Villagrán, C. 1981.** Plant Phenological Patterns in the High Andean Cordillera of Central Chile. *Journal of Ecology* 69:205-223.
- Kalitz, S. 1989.** Fitness consequences of mating system, seed weight, and emergence date in a winter annual, *Collinsia verna*. *Evolution* 43:1263-1272.
- Keddy, P. A. y Constabel, P. 1986.** Germination of ten shoreline plants in relation to seed size, soil particle size and water level: An experimental study. *Journal of Ecology* 74: 133-142.
- Leck, M. A. 1989.** Wetland seed banks. *En:* Leck, M.A., Parker, V.T., Simpson, R.L. (eds.). *Ecology of soil seed banks*. pp 283-305. Academic Press. San Diego, California, U.S.A.
- Leishman, M. R. y Westoby, M. 1994.** Hypothesis on seed size: Test using the semiarid Flora of Western New South Wales, Australia. *American Naturalist* 143:890-906
- León, P.M. 1993.** Efecto del espaciamento entre plantas en la producción de frutos y semillas en *Kageneckia angustifolia* Don., un árbol dioico del Bosque Esclerófilo montano de Chile central. Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

- Marshall, D. L. 1986.** Effect of seed size on seedling success in three species of *Sesbania* (FABACEAE). *American Journal of Botany*. 73:457-464
- Navas, L. E. 1976.** Flora de la cuenca de Santiago de Chile. Tomo II, pp 282-284. Ediciones de la Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Peñaloza, A. P. 1996.** Consideraciones microclimáticas en la sobrevivencia de semillas y plántulas de *Kageneckia angustifolia* Don. una especie del Bosque Esclerófilo montano de Chile central. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Platenkamp, G. A. J y Shaw, R. G. 1993.** Environmental and genetic maternal effects on seed characters in *Nemophyla menziesii*. *Evolution* 47: 540-555.
- Price, M. V. y Reichman, O. J. 1987.** Distribution of seeds in Sonoran desert: implications for heteromyid rodent foraging. *Ecology* 68: 1797-1811.
- Roach, D. A. y Wulf, R. D. 1987.** Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18:209-235.
- Rozzi, R.** Períodos de floración y especies de polinizadores en poblaciones de *Anarthrophyllum cumingii* y *Chuquiraga oppositifolia* que crecen en laderas de exposición norte y sur. Tesis de Magister en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Simonetti, A. 1989.** Microhabitat use small mammals in central Chile. *Oikos*. 56:309-318.

**Sokal, R. R y Rohlf, F. J. 1981.** Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman and Company, San Francisco, U.S.A.

**Thompson, K. y Grimme, J. P. 1979.** Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67:893-921.

**Thompson, K., Band S. R. y Hodgson J.G. 1993.** Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7:236-241.

**Tripathi, R. S. y Kahn, M. L. 1990.** Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos* 57:289-296.

**Uslar, P. 1982.** Sistemas de reproducción en plantas. Zona ecotonal entre la zona andina y el matorral esclerófilo de Chile central. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas, Universidad de Chile.

**Venable, D. L. y Brown, J. S. 1988.** The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131:360-384.

**Venable, D. L. 1989.** Modelling the evolutionary ecology of seed bank. *En* V.T. Parker, M.A. Leck y R.L. Simpson (eds.), *Ecology of Soil Seed Banks* pp 76-87. Academic Press, San Diego, California, U.S.A.

**Winn, A. A. 1985.** Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats . *Journal of Ecology* 73:831-840.



Winn, A.A. 1988. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology* 69:1537-1544.

Wulff, R. D. 1986a. Seed size variation in *Desmodium paniculatum* II Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of Ecology* 74:99-114.

Wulff, R. D. 1986b. Seed size variation in *Desmodium paniculatum* III. Effects on reproductive yield and competitive ability. *Journal of Ecology* 74: 115-122.