

ZONACION MICROCLIMATICA EN EL MATORRAL:  
EFECTO DE LOS MANCHONES DE ARBUSTOS

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado

Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

Alejandro del Pozo Lira

Marzo, 1985

Patrocinante: Eduardo R. Fuentes

Director de Tesis: Ernst R. Hajek

Facultad de Ciencias  
Universidad de Chile

I N F O R M E   D E   A P R O B A C I O N  
T E S I S   D E   M A G I S T E R

Se informa a la Comisión de Magister de la Facultad de Ciencias, que la Tesis de Magister presentada por el Candidato

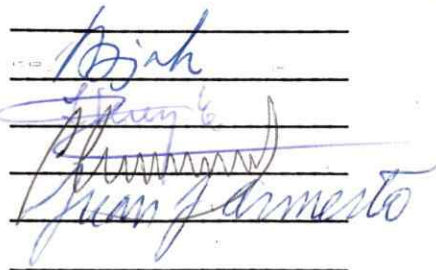
Alejandro del Pozo Lira

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para el grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día

Patrocinante de Tesis

Director de Tesis

Comisión Informante de Tesis

The image shows four horizontal lines with handwritten signatures in blue ink. The first line has a signature that appears to be 'B. J. A.'. The second line has a signature that appears to be 'J. P. L.'. The third line has a signature that appears to be 'Juan J. Armesto'. The fourth line is empty.

## AGRADECIMIENTOS

Al presentar este trabajo deseo manifestar mi mayores agra  
decimientos a las personas e institución que hicieron posible es  
te trabajo.

En forma muy especial a mi tutor Dr. Eduardo Fuentes, de  
quien aprendí como trabajar en ciencias.

Al Dr. Ernst Hajek, por su inapreciable ayuda en la plani-  
ficación y desarrollo de esta tesis.

Al señor Juan Domingo Molina con quien hicimos todas las  
mediciones de clima en terreno y que sin su ayuda hubiese sido  
muy difícil realizar este trabajo.

Al señor Aldo Poianj, como también a los correctores de es  
ta tesis, los doctores Juan Armesto, Italo Serey y Luis Corcuera,  
por sus valiosas sugerencias y críticas al manuscrito.

A la Pontificia Universidad Católica de Chile, donde pude  
realizar varios cursos además de la tesis.

## INDICE DE MATERIAS

INTRODUCCION.....	pg.	1
1 MEDICIONES MICROCLIMATICAS BAJO MANCHONES Y EN SITIOS ABIERTOS.....	pg.	10
1a Materiales y Métodos.....	pg.	12
1b Resultados.....	pg.	20
1c Discusión.....	pg.	55
2 MEDICIONES MICROCLIMATICAS EN LADERAS DE EXPOSICION POLAR Y LADERA DE EXPOSICION ECUATORIAL...pg.		60
2a Materiales y Métodos.....	pg.	62
2b Resultados.....	pg.	65
2c Discusión.....	pg.	86
3 EFECTO DEL MICROCLIMA DE LOS MANCHONES DE ARBUSTOS EN LA SOBREVIVENCIA DE PLANTULAS DE LITRE Y QUILLAY.....	pg.	89
3a Materiales y Métodos.....	pg.	92
3b Resultados.....	pg.	95
3c Discusión.....	pg.	102

4	EFFECTO DE LOS MANCHONES DE ARBUSTOS EN EL CRECI- MIENTO Y SOBREVIVENCIA DE LARVAS DEFOLIADORAS ( <u>Macromphalia</u> sp.).....pg.	106
	4a Materiales y Métodos.....pg.	109
	4b Resultados.....pg.	113
	4c Discusión.....pg.	121
	DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES.....pg.	128
	BIBLIOGRAFIA.....pg.	133

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 : Diagrama de los sitios de medición..... 13

Figura 2 : Resultados de un día de medición(27-I-83).  
a) luz difusa fotosintéticamente activa,  
b) temperatura del suelo a 5 cm bajo la  
superficie, c) temperatura del aire a  
5 cm sobre el suelo y d) humedad relativa  
a 5 cm sobre el suelo (ver texto para ma  
yor explicación).....pg..... 21

Figura 3 : Promedios, por momento del día, de luz difu  
sa fotosintéticamente activa(LFA difusa),  
de sitio abierto, bajo colliguay y bajo  
Baccharis. Cada punto es el promedio (y  
dos errores estándares) de 5 réplicas,  
medidas en un día representativo del mes  
correspondiente..... 23

Figura 4 : Diferencias relativas de luz difusa foto-  
sintéticamente activa (LFA difusa) entre  
sitio abierto (SA) y bajo arbusto de las  
especie i(BA<sub>i</sub>). Promedios por momento del  
día de litre, quillay, colliguay y Baccha-  
ris..... 28

Figura 5 : Temperatura del aire a 5 cm sobre la superficie del suelo. Promedios por momento del día de sitio abierto, bajo quillay y bajo colliguay.....	30
Figura 6 : Comparación de los promedios diarios de temperatura del aire (TA) a 5 cm sobre la superficie de sitio abierto y bajo quillay, con los promedios diarios mensuales medidas en caseta meteorológica ( a 150 cm del suelo).....	34
Figura 7 : Diferencias relativas (promedios diarios) de temperatura del aire (TA) a 5 cm sobre la superficie, entre sitio abierto (SA) y bajo arbusto de la especie i ( $BA_i$ ).....	36
Figura 8 : Humedad relativa a 5 cm del suelo. Promedios, por momento del día, de sitio abierto, bajo quillay y bajo colliguay.....	37
Figura 9 : Diferencias relativas (promedios diarios) de humedad relativa (HR) a 5 cm sobre la superficie del suelo, entre sitio abierto (SA) y bajo arbusto de la especie i ( $BA_i$ ).....	40
Figura 10: Evaporación potencial y diferencias relativas entre sitio abierto (SA) y bajo arbusto (BA). (Ver texto para mayor explicación).....	42

Figura 11: Temperatura del suelo a 5 cm bajo la superficie del suelo. Promedios por momento del día de sitio abierto, litre, quillay, colliguay y <u>Baccharis</u> .....	43
Figura 12: Diferencias relativas de temperatura del suelo (TS) (promedios por momento del día), entre sitio abierto (SA) y bajo arbusto de la especie i (BA <sub>i</sub> ).....	45
Figura 13: Humedad del suelo (peso de agua, %) entre 5 y 10 cm bajo la superficie de sitio abierto, bajo litre, bajo quillay, bajo colliguay y bajo <u>Baccharis</u> . Promedio de 5 réplicas con 2 errores estándares.....	50
Figura 14: Precipitación diaria en San Carlos de Apoquindo, durante el período de estudio.....	54
Figura 15: Relación entre la radiación medida en las laderas de exposición ecuatorial (LEE) y polar (LEP) y la radiación calculada por el modelo. Los puntos son promedios diarios. $y = 0.13 + 1.6 x$ ( $r^2 = 0.96$ , $n = 12$ ; $P < 0.01$ ). $\beta_0$ no significativamente distintos de cero ( $t = 1.85$ , $P > 0.05$ ).....	66
Figura 16: Comparación de la luz fotosintéticamente activa total (LFA total) de las laderas de exposición ecuatorial ( LEE ) y de	



Figura 16(cont.) -exposición polar (LEP) con las de sitio abierto (SA). Las líneas de trazos indican que esos valores de LFA total fueron estimados mediante el modelo..... 67

Figura 17: Comparación de las diferencias relativas de luz fotosintéticamente activa(LFA), de la situación sitio abierto (SA) vs. arbusculo (BA), con la situación ladera de exposición ecuatorial (LEE) vs. ladera de exposición polar (LEP). Los valores de la situación SA vs. BA son diferencias en LFA difusa, en cambio, en LEE vs. LEP son diferencias en LFA total..... 69

Figura 18: Comparación de las temperaturas máximas, mínimas y promedios diarios, medidas en caseta (a 150 cm) de laderas de exposición ecuatorial (LEE) y de exposición polar(LEP). 71

Figura 19: Regresión entre la temperatura de caseta (a 150 cm) y la temperatura a 5 cm sobre la superficie del suelo. En a)  $y = -0.89 + 1.20 x$  ( $r^2 = 0.68$ ,  $n = 35$ ;  $P < 0.01$ ) y en b)  $y = -5.94 + 1.46 x$  ( $r^2 = 0.90$ ,  $n = 27$ ;  $P < 0.01$ ) para las fechas 13-4-83 y 6-11-83 e  $y = -8.61 + 1.29x$  ( $r^2 = 0.93$ ,  $n = 9$   $P < 0.01$ ) para la fecha 10-9-83..... 73

- Figura 20: a) Temperatura del aire (TA) a 5 cm del suelo (promedios diarios); comparación de la situación sitio abierto (SA) vs. bajo arbusto (quillay), con la situación ladera de exposición ecuatorial (LEE) vs. ladera exposición polar (LEP).  
 b) Diferencias relativas de TA a 5 cm y 150 cm sobre la superficie del suelo....75
- Figura 21: Perfil de temperatura (promedios diarios) en laderas de exposición ecuatorial (LEE) y de exposición polar (LEP), en tres fechas distintas. Los promedios son de sitio abierto..... 77
- Figura 22: Humedad relativa del aire en laderas de exposición ecuatorial (LEE) y de exposición polar (LEP), medidas en caseta meteorológica (promedios diarios y 2 errores estándares) 79
- Figura 23: Diferencias relativas de humedad relativa del aire (HR); comparación de la situación sitio abierto (SA) vs. bajo arbusto (BA), con la situación ladera de exposición ecuatorial (LEE) vs. ladera de exposición polar (LEP) (ver texto para mayor explicación)..... 81

Figura 24: Diferencias relativas de evaporación potencial (EVAP) a 5 cm del suelo; comparación de la situación SA vs. BA con la situación LEE vs. LEP.....	82
Figura 25: Comparación de la humedad del suelo, entre 5 y 10 cm de profundidad, de los tres sitios de medición: plano, ladera de exposición ecuatorial (LEE) y ladera de exposición polar (LEP). Se comparan por separado la humedad del suelo en sitio abierto y bajo arbusto (litre).....	83
Figura 26: Diferencias relativas de humedad del suelo (HS) entre 5 y 10 cm de profundidad. a) Se comparan las diferencias relativas de la situación LEE vs. LEP, con la situación SA vs. BA en el plano. En este caso BA es bajo litre. b) Se comparan las diferencias relativas $((SA - BA) / SA)$ de los tres sitios de medición; plano, LEE y LEP. BA es bajo litre.....	85
Figura 27: Sobrevivencia de plántulas de litre y quillay, <u>plantadas</u> bajo litre, quillay, colliquay y <u>Baccharis</u> spp. y en sitio abierto.....	96

Figura 28 : Tiempo de sobrevida promedio de plántulas (+ 2 errores estándares) de litre y quillay plantadas en macetero. Se compara por separado, el tiempo de sobrevida de plántulas bajo litre (L), quillay (Q), colliguay (C) y Baccharis (B), con el tiempo de sobrevida en sitio abierto(SA). También se muestra en cada caso, el control de suelo correspondiente..... 97

Figura 29: Tiempo de sobrevida de plántulas de litre y quillay plantadas en maceteros bajo litre, quillay, colliguay y Baccharis. Se muestra el porcentaje de plántulas que sobrevivieron los diferentes tiempos. Todos los maceteros fueron llenados con tierra sacada bajo litre..... 100

Figura 30: Control de suelo; tiempo de sobrevida promedio(+ 2 errores estándares) de plántulas de litre y quillay, plantadas en macetero, con suelo de litre(L), quillay (Q), colliguay (C) y Baccharis (B). Todos los maceteros fueron colocados en sitio abierto..... 101

Figura 31: Efecto del microclima y del tipo de hoja en el crecimiento de larvas de Macromphalia sp. Cada punto es el promedio (+2 EE) de 5 réplicas. Los símbolos claros indican las larvas puestas en sitio abierto y los oscuros, las larvas puestas bajo manchón. Los tratamientos de alimentación son hojas de quilo (○; ●), hojas nuevas de litre(△;▲), hojas esclerificadas de litre (◻;■) y larvas sin alimentar (◇;◆)..... 114

Figura 32: Sobrevida promedio de larvas alimentadas con hojas esclerificadas de litre (LV) y sin alimentar (C), puestas bajo manchón (BA, barras achuradas) y en sitio abierto (SA, barras claras). ..... 115

Figura 33: Efecto del tipo de hoja en el crecimiento larvas. Resultados del experimento montado en laboratorio. Las larvas se alimentaron con hojas de quilo (○), hojas nuevas de litre(△), hojas esclerificadas de litre (▲), hojas de quillay nuevas (◻), hojas esclerificadas de quillay(■) y control (larvas sin alimentar) (●)..... 117

Figura 34: Ingestión de hojas (peso húmedo) de quilo (○), hojas de litre nuevas (△) y esclerificadas (▲) y hojas de quillay nuevas (◻) y esclerificadas (■). ..... 118

Figura 35: Relación entre el crecimiento relativo de larvas y la ingestión de hojas, para 3 días de medición. El significado de los símbolos es el mismo de la figura 33(◇): control (larvas sin alimentar). ..... 118

Figura 36: Relación entre el peso y el porcentaje de pupación de las larvas alimentadas con diferentes tipos de hojas, en el laboratorio.  
M : quilo; LV: hojas de litre esclerificadas; LN: hojas nuevas de litre; Qn: hojas nuevas de quillay; QV: hojas esclerificadas de quillay; C: control..... 120

## LISTA DE TABLAS

- Tabla 1 : Diseño del Análisis de Varianza tipo split plot, de 3 factores con medidas repetidas y 5 réplicas. El factor principal es micrositio y las medidas repetidas son momento del día (mañana, medio día y tarde) y mes... 19
- Tabla 2 : Resultados de Análisis de Varianza tipo split plot, de 3 factores con medidas repetidas y 5 réplicas, para luz difusa fotosintéticamente activa. El factor principal es micrositio y las medidas repetidas son momento del día y mes. .... 24
- Tabla 3 : Valores promedios de luz difusa fotosintéticamente activa ( $\mu\text{E}/\text{m}^2 \text{ s}$ ), de los tres momentos del día (mañana, medio día y tarde). Los promedios dentro de cada mes que no tienen letras en común, son estadísticamente diferentes (Test de Tukkey,  $W= 17.06$  ;  $P < 0.05$ ). .... 25

Tabla 4 : Valores promedios de luz difusa fotosintéticamente activa ( $\mu E / m^2 s$ ) de los cinco meses (oct., nov., dic., ene., y mar.). Los promedios dentro de cada momento del día, que están con letras diferentes, son estadísticamente diferentes (Test de Tukey,  $W = 22.1$ ;  $P < 0.05$ )..... 27

Tabla 5 : Resultados del Análisis de Varianza tipo split plot, de 3 factores con medidas repetidas y 5 réplicas, para la temperatura del aire a 5 cm sobre el suelo. Las medidas repetidas son momento del día y mes y el factor principal es micrositio..... 31

Tabla 6 : Valores promedios de temperatura del aire 5 cm del suelo ( $^{\circ}C$ ), de los tres momentos del día (mañana, medio día y tarde). Los promedios dentro de cada mes que no tienen letras en común, son estadísticamente diferentes (Test de Tukey,  $W = 1.53$  ;  $P < 0.05$ ). ..... 33

Tabla 7 : Resultados del Análisis de Varianza tipo split plot, de 3 factores con medidas repetidas y 5 réplicas, para la humedad relativa a 5 cm sobre la superficie del suelo..... 39



Tabla 8	: Resultados del Análisis de Varianza tipo split plot de 3 factores con medidas repetidas y 5 réplicas, para la temperatura del suelo a 5 cm bajo la superficie.....	46
Tabla 9	: Valores promedios de temperatura del suelo a 5 cm bajo la superficie (°C), de los tres períodos del día (mañana, medio día y tarde). Los promedios dentro de cada mes que no tienen letras en común, son estadísticamente diferentes (Test de Tukey, $W = 1.95$ ; $P < 0.05$ ).....	47
Tabla 10	: Valores promedios de temperatura del suelo (°C), de las mediciones de cuatro meses (oct., nov., dic., y ene.). Los promedios dentro de cada período del día que no tienen letras en común, son estadísticamente diferentes (Test de Tukey, $W = 2.02$ ; $P < 0.05$ ). ....	49
Tabla 11	: Resultados del Análisis de Varianza tipo split plot, de 2 factores con medidas repetidas y 5 réplicas, para la humedad del suelo entre 5-10 cm. El factor principal es micrositio y la medida repetida es mes...	51

Tabla 12 : Humedad del suelo (%) entre 5 y 10 cm. bajo la superficie. Los promedios dentro de cada mes que no tienen letras en común, son estadísticamente diferentes (Test de Tukey,  $W=3.63$ ;  $P < 0.05$ ..... 52

Tabla 13: Diferencias relativas en temperatura del aire y del suelo, entre LEE y LEP. Los valores promedios diarios..... 78

## RESUMEN

Una de las características del matorral maduro de la precordillera de Los Andes, es que los arbustos se disponen en manchones separados por grandes sitios abiertos.

Estudios previos mostraban que la distribución de las plántulas de los arbustos más conspicuos del matorral, se encontraban asociados a los manchones de arbustos y que en los sitios abiertos la presencia de plántulas, a excepción de las de Baccharis, era prácticamente nula. Algo similar sucedería con los insectos, particularmente los defoliadores los que se encontraban también asociados a los manchones de arbustos.

El objetivo de esta Tesis fue evaluar los efectos de la presencia de manchones de arbustos en el matorral en la distribución de microclimas y explorar el posible efecto biológico de la zonación microclimática, especialmente en las plántulas de arbustos y en los insectos.

Para esto se hicieron mediciones de una serie de variables climáticas, como luz, temperatura del aire y del suelo, evaporación, humedad relativa del aire y contenido de agua en el suelo, bajo las especies de arbustos más típicas del matorral y en sitios abiertos entre manchones de arbustos.

Como una manera de abordar el problema del efecto biológico que podía tener una zonación microclimática en el matorral, se comparó la diferencia de microclimas (relativas) entre los sitios abiertos y bajo los manchones, con la diferencia de microclimas entre una ladera de exposición ecuatorial y una ladera de exposición polar. La situación de las laderas se usó de referencia, puesto que el microclima en estas, parece tener un efecto notable en la comunidad.

Se realizaron también bioensayos con plántulas de arbustos y con insectos defoliadores, para evaluar el efecto del microclima de los manchones en estos organismos.

Se encuentra que la presencia de manchones de arbustos en el matorral, genera una zonación microclimática, siendo el microclima bajo los manchones significativamente distintos del microclima de sitios abiertos. Las diferencias relativas entre sitio abierto y bajo los manchones de todas las variables climáticas estudiadas, siguen un patrón distinto a las diferencias relativas entre ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar. Las diferencias relativas entre sitio abierto y los manchones, son considerablemente mayores, en la época donde el clima supuestamente pone mayores restricciones a la actividad de los organismos.

Con respecto a las plántulas de arbustos y a los insectos defoliadores, se encuentra que el microclima bajo los

manchones aumenta significativamente la expectativa de vida de estos, en relación a sitio abierto.

Finalmente se discute acerca del posible significado ecológico de estos resultados.

## INTRODUCCION

La zona central de Chile se caracteriza por tener un clima de tipo mediterráneo, con veranos calurosos y secos e inviernos fríos y lluviosos (di Castri y Hajek, 1976). Estos mismos autores distinguen tres variedades de climas mediterráneos en un transecto altitudinal: litoral con influencias oceánicas, interior en ubicación intermedia y montano con influencias continentales.

Asociados a las diferentes variedades de climas mediterráneos, se encuentran formaciones vegetales distintas. En el litoral se encuentra un matorral del tipo costero, en el interior la sabana de Acacia caven (espino) y asociado a la variedad montano se encuentra el matorral de la precordillera o montano.

El matorral de tipo montano se encuentra entre los 800 y 1500 m.s.n.m. Tanto en éste como en el matorral del tipo costero, dominan las especies arbustivas siempre-verdes y algunas semidecíduas de verano (Parsons, 1976; Thrower y Bradbury, 1977), siendo las especies más frecuentes litre (Lithraea caustica Anacardeaceae ), quillay (Quillaja saponaria Rosaceae ), ambos arbustos siempre-verdes, y colliguaya (Colliguaya odorifera Euphorbiaceae), que es un arbusto

semideciduo.

En el matorral poco intervenido de la precordillera, los arbustos no forman una matriz homogénea, sino que se encuentran dispuestos en manchones, separados por grandes sitios abiertos (Fuentes et al. 1984).

\* La composición de los manchones es variada, tanto en el número de individuos por manchón como en las especies que los forman. Los manchones pueden estar compuestos por uno (monoindividuales) o más individuos (pluriindividuales), así como también por una (monoespecífico) o más especies de arbustos (pluriespecíficos) (Poiani, 1984).

En los sitios abiertos entre manchones hay un estrato herbáceo, compuesto por hierbas nativas e introducidas (Keeley y Johnson, 1977). Llama la atención, que en estos sitios abiertos, prácticamente no se encuentran plántulas de arbustos a excepción de plántulas de Baccharis spp. (arbustos siempre-verdes) y de A. caven. Las plántulas de los demás arbustos se encuentran casi exclusivamente bajo o muy cerca nos a los manchones.

Como consecuencia de esta distribución de las plántulas, la formación de nuevos manchones de litre, quillay, colliguay, etcétera, en los sitios abiertos, pareciera ser poco probable a no ser que éstos se pudieran iniciar bajo arbustos de Baccharis spp., A caven y algunos otros, (Fuentes et al. 1984).

Las especies de Baccharis (Compositae) son arbustos colonizadores de zonas intervenidas, donde forman una matriz homogénea (Fuentes et al. no publicado). En el matorral maduro poco intervenido, se les encuentra preferentemente solos o asociados a otras especies de arbustos.

Asociados a los manchones se encuentran los insectos comedores de hojas, que son los principales defoliadores del matorral (Fuentes y Etchegaray, 1983). Estos se activan o emergen en primavera más o menos al mismo tiempo que se produce el crecimiento de los arbustos siempreverdes, pero con posterioridad al crecimiento de los arbustos deciduos (Atkins, 1977; Fuentes et al., 1981). En verano, la biomasa de insectos disminuye en forma abrupta (Fuentes, 1981). En esta misma época se observa una disminución en el crecimiento de los arbustos siempreverdes, las hojas de éstos maduran y se esclerifican (Montenegro et al., 1979 ).

Etchegaray y Fuentes (1980) como también Poiani (1984), han mostrado que los insectos defoliadores no se asocian igualmente a las distintas especies de arbustos, sino que hay arbustos más receptivos que presentan una mayor abundancia de insectos. Como resultados de esto, el grado de defoliación al cual están sometidas las distintas especies de arbustos, es muy diferente. Por ejemplo, litre y quillay, presentan una fuerte defoliación de sus hojas por insectos en cambio colliguaya es muy poco atacada (Montenegro et al., 1980; Fuentes et al., 1981)



También, la densidad de insectos defoliadores presentes en colliguay, es considerablemente menor que en litre (Poiani, 1984).

El hecho de que ciertas especies de arbustos pierdan parte importante de su área fotosintética, ha llevado a pensar que la defoliación, por parte de los insectos, puede alterar el equilibrio competitivo de los arbustos (Fuentes y Etchegaray, 1983), como también el éxito reproductivo de los arbustos a través de una menor producción de semillas (Poiani y del Pozo, en revisión).

Como consecuencia de esto, la abundancia y distribución de los arbustos en el matorral puede estar afectada por los insectos defoliadores (Fuentes et al., 1981; Poiani, 1984; Fuentes et al., 1984).

La presencia de manchones en el matorral, con grandes espacios abiertos entre ellos, el patrón de distribución de las plántulas de arbustos, como también el patrón de distribución de los insectos, sugieren la existencia de una zonación microclimática en el matorral. En su caso más sencillo, las condiciones de microclima bajo los manchones podrían ser significativamente distintas (estadísticamente) a las condiciones en sitios abiertos entre manchones. En este sentido, es esperable que el mesoclima (es decir el clima de una zonación determinada) no sea una buena aproximación a lo que ocurre a nivel microclimático.

Si se considera que el matorral se encuentra en un clima donde hay largos períodos del año que son calurosos y secos, al punto que imponen serias restricciones a la actividad de algunos tipos de organismos - como plantas (Mooney y Dunn, 1970) e insectos (Atkins, 1977) - una zonación microclimática en el matorral podría tener un efecto biológico significativo en la comunidad.

El objetivo de esta tesis es evaluar los efectos de la presencia de manchones de arbustos en el matorral en la distribución de microclimas y, explorar el posible efecto biológico de la zonación microclimática, especialmente en las plántulas de arbustos y en los insectos.

Poco se sabe acerca del microclima bajo los manchones de arbustos del matorral y menos de cual sería el papel de esta zonación en la comunidad. Por el momento sólo hay algunas observaciones hechas por Jaksic et al. (1979), que sugieren que el microclima de los arbustos tendría un efecto en la productividad de las hierbas.

Una manera de abordar el problema del significado biológico de la zonación microclimática es, comparar la diferencia de microclimas entre los sitios abiertos y bajo los manchones, con la diferencia entre ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar, donde el microclima parece tener un efecto notable en la comunidad vegetal (Oberdorfer, 1960;

Thrower y Bradbury, 1977; Armesto y Martínez, 1978).

Como es sabido, ambas laderas difieren notablemente en su composición florística y cobertura vegetal. Los estudios comparativos de microclima de laderas de exposición polar y ecuatorial en el matorral (Miller et al., 1981), y de la vegetación que se encuentra en ellas (Johnson y Carter, 1977; Armesto y Martínez, 1978), muestran que las diferencias microclimáticas que existen entre las dos laderas, podrían explicar las diferencias observadas en la distribución y abundancia de arbustos y hierbas, entre dichas laderas.

Por otro lado, Grez (datos no publicados), ha encontrado que laderas de exposición polar y de exposición ecuatorial constituirían ambientes distintos para los insectos herbívoros. El tipo de exposición de laderas estaría afectando tanto la abundancia como la distribución de las especies de insectos herbívoros.

Dado que la diferencia de microclimas en laderas de exposición ecuatorial y de exposición polar parece ser lo suficiente como para tener efecto en la distribución y abundancia de algunos organismos, es razonable pensar que estas diferencias sirvan de referencia para comparar las diferencias microclimáticas que existan entre sitios abiertos y bajo manchones. Si las diferencias entre sitios abiertos y bajo manchones fuesen comparables a las diferencias microclimáticas entre ladera de

exposición ecuatorial y de exposición polar, entonces parece más probable que el microclima de manchones tenga un efecto biológico importante, que si las diferencias relativas fuesen mucho menores.

De hecho, hay evidencias indirectas que la distribución y abundancia de algunos tipos de organismos estaría muy correlacionada con la distribución de los manchones y quizás con el mosaico microclimático. Es el caso ya mencionado de las plántulas de arbustos, que se encuentran casi exclusivamente bajo los manchones (Fuentes et al., 1984). La ausencia de plántulas en los sitios abiertos entre arbustos, a excepción de Baccharis spp. y Acacia caven no parece ser fundamentalmente un problema de distribución de semillas o de germinación, porque Fuentes et al. (1984) han encontrado que a los sitios abiertos llegan semillas y que la germinación de éstas es posible. El problema se centra en qué ocurre con la plántula una vez que se ha establecido, es decir, si la probabilidad de que la plántula sobreviva es mayor bajo los manchones que en los sitios abiertos entre manchones. Luego es válido preguntarse si el microclima bajo los manchones tiene un efecto biológico significativo en la sobrevivencia de las plántulas de arbusto.

El caso de los insectos herbívoros asociados a los manchones de arbustos, es similar. La asociación insecto-manchón puede ser el resultado de varios factores que están favoreciendo la "inmigración" o "emigración", en tiempo

ecológico o evolutivo, de insectos hacia o desde los manchones (Janzen, 1968). Si para los insectos el microclima de los manchones fuese un habitat más favorable que el microclima de los sitios abiertos, entonces éste podría estar favoreciendo la "inmigración" de insectos hacia los manchones. Sin embargo, el efecto "microclimático" de los manchones sobre los insectos defoliadores, podría también ocurrir a través de cambios en la "calidad" del alimento. Como mencionamos anteriormente, en verano, cuando la biomasa de insectos disminuye en forma abrupta, las hojas de los arbustos siempre-verdes maduran y se esclerifican, concurrentes a un cambio climático.

Lo anterior sugiere que la asociación insecto-manchón podría ser afectada por la esclerificación de las hojas. Evidencias indirectas indican que las hojas nuevas no esclerificadas serían para los insectos defoliadores, un "mejor recurso" que las hojas esclerificadas (Poiani, 1984).

La esclerificación de las hojas ha sido tradicionalmente considerada como una adaptación para reducir las pérdidas de agua durante los períodos secos (Mooney y Dunn, 1970; Parson, 1976), pero también se ha sugerido que la esclerificación sería una "ventaja" para reducir la defoliación por parte de los insectos (Mooney y Dunn, 1970).

Puesto que la esclerificación de las hojas de los arbustos siempre-verdes se encuentra asociado a un cambio

climático (estacional), el efecto "microclimático" de los manchones sobre los insectos defoliadores no sólo podría ocurrir de un modo directo, a través del microclima mismo, sino que también podría ser de un modo indirecto, a través de un cambio en la calidad de la hoja como lo sería la esclerificación. Por lo tanto, el microclima generado por los manchones podría ser importante para los insectos, en particular los defoliadores.

El presente trabajo consta de cuatro capítulos. En el primer capítulo veremos cuál es el efecto de la presencia de la presencia de manchones de vegetación en la distribución de microclimas.

Para esto se determinarán las diferencias en microclimas entre sitios abiertos y bajo manchones, en términos de parámetros climáticos como son, temperatura, luz, humedad del suelo, etc. Estas diferencias en microclima (diferencias relativas), se comparan en el segundo capítulo con las diferencias en microclimas entre una ladera de exposición ecuatorial y una exposición polar. Esto nos indicará si del microclima de manchones, es esperable un efecto biológico importante.

En el tercer y cuarto capítulo veremos los posibles significados biológicos de la zonación microclimática del matorral. En estos se mostrarán los resultados de los bioensayos con plántulas de arbustos y con larvas defoliadoras respectivamente, en que se mide el efecto del microclima de manchones en términos de sobrevivencia de plántulas y de larvas defoliadoras.

1 MEDICIONES MICROCLIMATICAS BAJO MANCHONES Y  
EN SITIOS ABIERTOS

En esta sección se evalúan las diferencias microclimáticas (instrumentales) entre sitios abiertos y bajo los manchones. Estas diferencias (relativas), serán comparadas en la segunda sección, con la diferencia de microclima entre una ladera de exposición ecuatorial y una de exposición polar.

Sin embargo, hay ciertos hechos que hacen pensar que el microclima bajo los manchones no sería homogénea, sino que dependería en cierta medida de la composición del manchón. Por un lado, en el matorral se encuentran arbustos con diferentes formas de vida. Por ejemplo, colliguay es semidecídua y en verano bota parte del follaje; en cambio litre y quillay son siempre-verdes. Es razonable pensar entonces que ésto pueda tener un efecto en la radiación que llega bajo el dosel, y por lo tanto en el microclima.

Por otro lado, la arquitectura del dosel en las distintas especies de arbustos es en general diferente, lo que también podría influir en el microclima. Por ejemplo, el quillay es un arbusto muy grande ( a veces es árbol) y con un follaje muy denso, en cambio Baccharis es un arbusto pequeño, con hojas muy angostas y de follaje poco denso. También los

ar

arbustos pueden presentar diferente orientación o exposición de las hojas. Por ejemplo, Roberts y Miller (1977) encontraron que el litre tenía las hojas más horizontales que el colliguay y que esto tenía relación con la radiación que era interceptada por el dosel.

Dado lo anterior, las distintas especies de arbustos podrían ser microclimas distintos, luego, la zonación microclimática en el matorral no sólo podría ser a nivel de manchones con respecto a sitios abiertos, sino que también entre manchones de diferente composición.

En esta sección se pretende dar respuesta a las siguientes preguntas:

- ¿ Cuáles son las magnitudes de las diferencias microclimáticas entre sitios abiertos y bajo manchones?
- ¿ Cuanto varían las diferencias microclimáticas entre arbustos de distintas especies?
- ¿ Cómo varían las diferencias microclimáticas entre los sitios abiertos y bajo los manchones de arbusto a través del año?

Para responder a estas preguntas se hicieron mediciones de microclima bajo el dosel de litre, quillay, colliguay y Baccharis spp. y en sitios abiertos entre manchones.



## 1a Materiales y Métodos

El lugar de estudio fue el fundo San Carlos de Apoquindo ( $33^{\circ} 27' S$ ,  $70^{\circ} 42' W$ ) ubicado a 20 km al este de Santiago.

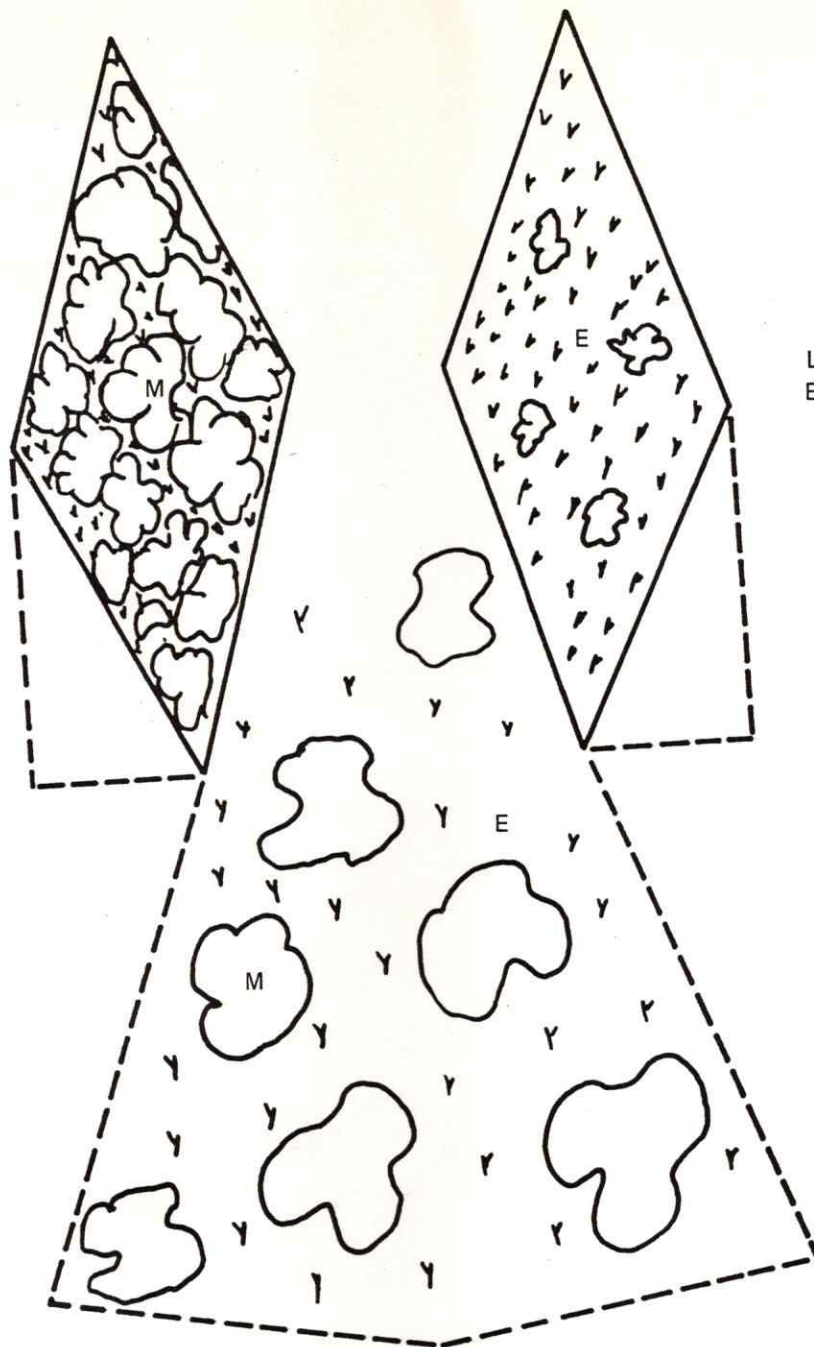
Las mediciones del microclima de manchones y de sitios abiertos se hicieron en un sector del cono aluvial, que es prácticamente plano (Fig. 1).

Se hicieron mediciones de luz fotosintéticamente activa ( 0.4 - 0.7  $\mu m$  ), temperatura del aire, humedad relativa y evaporación potencial a 5 cm sobre la superficie del suelo, temperatura del suelo a 5 cm de profundidad y humedad del suelo entre 5 y 10 cm. Estas se hicieron bajo el dosel de litre, quillay, colliguay, Baccharis spp. y en sitios abiertos entre manchones. Se midieron estas variables, por considerarse las más relevantes en el crecimiento de las plántulas de arbustos.

La luz difusa se midió con un sensor marca Lamba-Licor conectado a un registrador análogo de la misma marca.

En los sitios abiertos se midió luz total incidente (luz difusa + luz directa) y luz difusa, en cambio bajo los arbustos se midió sólo luz difusa. La luz total medible bajo los arbustos es muy variable, debido a que haces de luz penetran a través del dosel y estos cambian constantemente

LADERA DE  
EXP. POLAR



LADERA DE  
EXP. ECUATORIAL

CONO ALUVIAL

Figura 1: Diagrama de los sitios de medición.

M: manchón; E: estrato herbáceo.



de lugar, por los movimientos del dosel con el viento. Esta gran variación no se pudo medir con el registrador análogo de que disponíamos, por lo cual sólo medimos luz difusa ( a la sombra). Sin embargo, es razonable suponer que la luz difusa que llega bajo el dosel, sea proporcional a la luz total que llega bajo el dosel.

La temperatura del aire se midió con un teletermómetro marca Yellow Springs y sondas de termistores. La temperatura del suelo se midió con termocuplas de cobre-constantan conectadas a un microvoltímetro.

La humedad relativa se midió con un psicrómetro de aspiración eléctrica de bulbo seco y húmedo, marca Bendix. La evaporación potencial se midió con evaporímetro de Piché.

La humedad del suelo se estimó por el método gravimétrico. Este consiste en pesar el suelo húmedo, secarlo por 48 hrs. a 60°C y pesarlo nuevamente. El porcentaje de humedad se calculó como:

$$H (\%) = \frac{\text{Peso húmedo} - \text{Peso seco}}{\text{Peso seco}}$$

Para hacer estas mediciones se eligieron cinco arbustos de cada especie, que estuvieran solos (manchones monoindividuales). Esto no siempre se pudo cumplir, debido a lo difícil que encontrar arbustos aislados en el sector de estudio.

Las mediciones se hicieron tres veces al día; en la mañana (después de la salida del sol), a mediodía y en la tarde (al ocaso).

Cada medición consistía en recorrer los 25 arbustos (5 por cada especie) y los 5 sitios abiertos, haciendo medidas instantáneas en cada uno de ellos. En cada arbusto se medía la temperatura del aire y la luz difusa en cuatro puntos diferentes, que correspondían a las exposiciones norte, sur, este y oeste de cada arbusto. Para los cálculos, se consideró el promedio de las 4 mediciones. La humedad relativa se medía en un solo punto, debido a que la temperatura del bulbo húmedo del psicrómetro demoraba en equilibrarse.

Para medir la temperatura del suelo se colocaba una termocupla por arbusto y por sitio abierto, y se dejaban instaladas por todo el día, por lo que las mediciones se hacían en un solo punto.

Para la humedad del suelo se sacaba una muestra por arbusto (5 por especie) y 5 en sitios abiertos.

Como las mediciones no eran hechas en forma simultánea, el problema era el tiempo que nos demorábamos en recorrer los 25 arbustos y 5 sitios abiertos (2 horas aproximadamente), ya que las condiciones del tiempo (temperatura, luz etcétera) podían cambiar mucho en este período. Para que las mediciones en las 5 réplicas de cada especies de arbusto y sitio abierto estuvieran distribuídas en el mismo lapso de tiempo

(2 horas), dividimos los arbustos y sitios abiertos en 5 conjuntos de medidas. Cada conjunto consistía en un individuo de cada especie (una réplica) y un sitio abierto. De esta forma hacíamos las mediciones en el primer conjunto, luego en el segundo, etcétera. El tiempo que nos demorábamos en hacer las mediciones en cada conjunto, era de más o menos 20 min. Además el orden que recorríamos las distintas especies y sitios abiertos, dentro de cada conjunto, era al azar.

Si bien es cierto que con este sistema de medición, las 5 réplicas de una especie de arbusto o sitio abierto eran medidas a intervalos de 20 minutos más o menos, el posible error debido a este efecto, al menos era el mismo (se homogenizaba) para las cuatro especies de arbustos y sitio abierto.

Como una forma de disminuir dicho error se calcularon diferencias relativas entre sitio abierto y bajo arbusto. Estas se hicieron por cada conjunto de medidas, de manera que las diferencias relativas se calcularon entre la variable medida en sitio abierto y la variable medida bajo cada una de las cuatro especies de arbustos, que pertenecían a cada conjunto. Esto es:

$$(SA_a - BA_{ia}) / SA_a$$

donde  $SA_a$  es la variable parámetro climática medida en sitio abierto,  $BA_{i\hat{a}}$  es el mismo parámetro medido bajo el arbusto de la especie  $i$  y  $a$  es la réplica o individuo.

Se calcularon promedios para cada momento del día y promedios diarios, tanto para los valores absolutos como para las diferencias relativas. Estas se definen como:

- Promedios por momento del día:

$$\left( \sum_{a=1}^5 BA_{i\hat{a}} \right) / 5 \text{ y } \left( \sum_{a=1}^5 SA_{i\hat{a}} \right) / 5 \text{ para los valores absolutos}$$

$$\left( \sum_{a=1}^5 \left( \frac{SA_{ba} - BA_{i\hat{a}}}{SA_{ba}} \right) \right) / 5 \text{ para las diferencias relativas}$$

- Promedios diarios:

$$\left[ \sum_{a=1}^5 \left( \sum_{b=1}^3 BA_{i\hat{a}} \right) / 3 \right] / 5$$

para los valores absolutos. Idem para SA.

$$\left[ \sum_{a=1}^5 \left( \sum_{b=1}^3 \frac{SA - BA_{iab}}{SA} \right) / 3 \right] / 5$$

a= 1      b= 1

para las diferencias relativas. SA es sitio abierto  $B_{ai}$  es bajo arbusto de la especie  $i$ ,  $b$  es el momento del día (mañana, medio día y tarde ) y  $a$  son las réplicas.

Los resultados se analizaron por medio de un análisis de varianza (ANDEVA) split-plot de tres factores, con medidas repetidas y cinco réplicas (Kirk, 1968). El diseño se muestra en la Tabla 1. Los factores son micrositio (abierto y bajo arbusto), mes y momento del día en que se hicieron las mediciones (mañana, medio día, y tarde ). Las medidas repetidas son en los factores mes y momento del día, puesto que las mediciones se hicieron en los mismos arbustos en los tres momentos del día y en los distintos meses (la unidad experimental era la misma). En este caso, las varianzas de los distintos niveles de los factores mes y momento del día, no son independientes.

Los datos fueron procesados en un computador DEC-10 y los análisis de varianza fueron hechos con los programas BMDP.

Las mediciones se hicieron una vez al mes entre diciembre de 1981 y marzo de 1983.

TABLA 1.- DISEÑO DEL ANALISIS DE VARIANZA TIPO SPLIT-PLOT, DE 3 FACTORES CON MEDIDAS REPETIDAS Y 5 REPLICAS. EL FACTOR PRINCIPAL ES MICROPOSITIO Y LAS MEDIDAS REPETIDAS SON MOMENTO DEL DIA (MAÑANA, MEDIO DIA Y TARDE) Y MES.

Factor	MEDIDAS REPETIDAS				
	Mes 1		Mes 2	Mes X	Marzo 1983
	Mañana	Medio día	Tarde	Mañana . . .	Mañana . . .
Litre	R1	R1	R1	R1	
	R2	R2	R2		
	R3	R3	R3		
	R4	R4	R4		
	R5	R5	R5	R5	
Quillay	R1	R1	R1	R1	
	R2	R2	R2		
	R3	R3	R3		
	R4	R4	R4		
	R5	R5	R5	R5	
Colliguay	R1	R1	R1	R1	
	R2	R2	R2		
	R3	R3	R3		
	R4	R4	R4		
	R5	R5	R5	R5	
Baccharis	R1	R1	R1	R1	
	R2	R2	R2		
	R3	R3	R3		
	R4	R4	R4		
	R5	R5	R5	R5	
Sitio abierto	R1	R1	R1	R1	
	R2	R2	R2		
	R3	R3	R3		
	R4	R4	R4		
	R5	R5	R5	R5	



## 1b Resultados

En la Fig. 2 se muestran los resultados de luz difusa fotosintéticamente activa (Fig. 2a), temperatura del suelo a 5 cm. bajo la superficie (Fig. 2b), temperatura del aire a 5 cm. sobre la superficie del suelo (Fig. 2c) y de humedad relativa a 5 cm sobre la superficie del suelo (Fig. 2d), para un día de medición en enero de 1983. En cada momento del día (mañana, medio día o tarde), los puntos que representan a un determinado micrositio, por ejemplo litre, corresponden a mediciones en individuos distintos ("réplicas").

En estos gráficos se observa el efecto de haber medido las "réplicas" en el transcurso diario de las variables a intervalos de 20 min., aproximadamente, entre una "réplica" y otra. En la Fig. 2c, la temperatura del aire varió notoriamente entre la medición de la primera réplica y de la quinta. Algo similar se observa en la humedad relativa y en la luz difusa de sitio abierto. Esto hace que la varianza entre réplicas no sólo esté dada por diferencias en la arquitectura del dosel de los arbustos, sino que además hay una varianza debida al transcurso diario de las variables. Por lo tanto, cualquier prueba estadística que hagamos para comparar microclimas, será más conservadora (de significancia mayor que la calculada) puesto que la varianza entre réplicas está

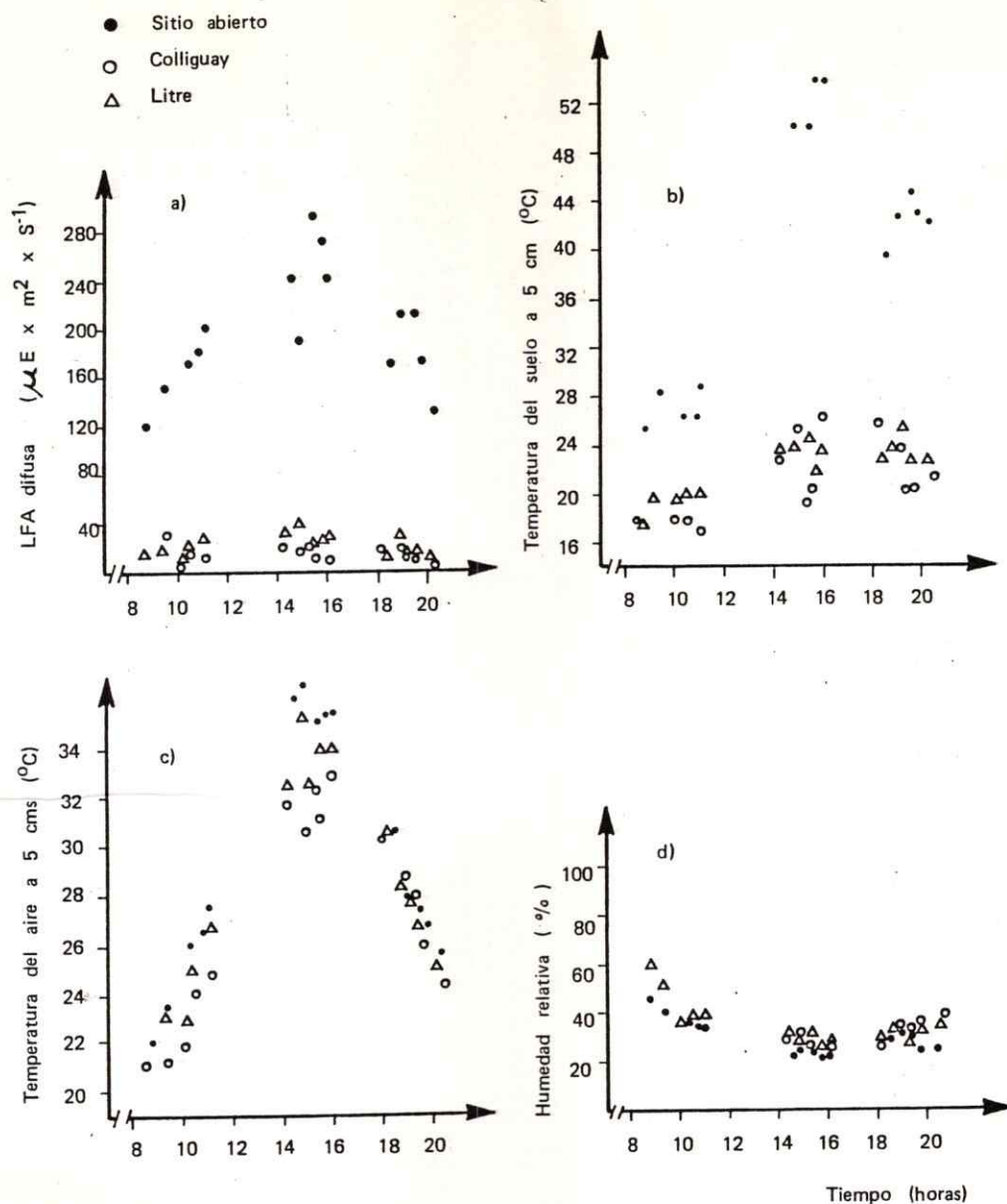


Figura 2: Resultados de un día de medición (27-I-83). a) luz difusa fotosintéticamente activa. b) temperatura del suelo a 5 cm bajo la superficie. c) temperatura del aire a 5 cm sobre el suelo y d) humedad relativa a 5 cm sobre el suelo (ver texto para mayor explicación).

aumentada.

En la Fig. 3 se muestran los promedios, por momento del día, de luz difusa. Se compararon los promedios de sitio abierto, bajo colliguay y bajo Baccharis spp., desde marzo de 1982 a marzo de 1983. Se observa que la luz difusa en sitios abierto fue muy superior a la luz difusa bajo arbus-to, en los tres momentos del día. Por otro lado, la luz di-fusa bajo Baccharis spp. fue más o menos el doble que bajo colliguay. Litre y quillay no se graficaron para no confun-dir la figura, pero se parecen a colliguay.

La Tabla 2 muestra los resultados del ANDEVA split-plot de 3 factores con mediciones repetidas y 5 réplicas. Este se hizo para los meses que comprenden desde octubre de 1982 hasta marzo de 1983 y corresponde a la época en que se hicie-ron las mediciones en Baccharis. De esta manera se comparan todos los micrositos en un sólo análisis. El análisis mues-tra que las interacciones micrositio-mes y micrositio-momen-to del día, son significativas. Estas interacciones están indicando que las diferencias entre micrositos, dependen en cierta medida del mes y del momento del día.

Se hizo una prueba de Tukey con las interacciones (Kirk, 1968) para ver en que casos hay diferencias signifi-ca-tivas entre micrositos.

En la Tabla 3 se muestran las interacciones micrositio-mes. Cada valor es el promedio de los tres momentos del día

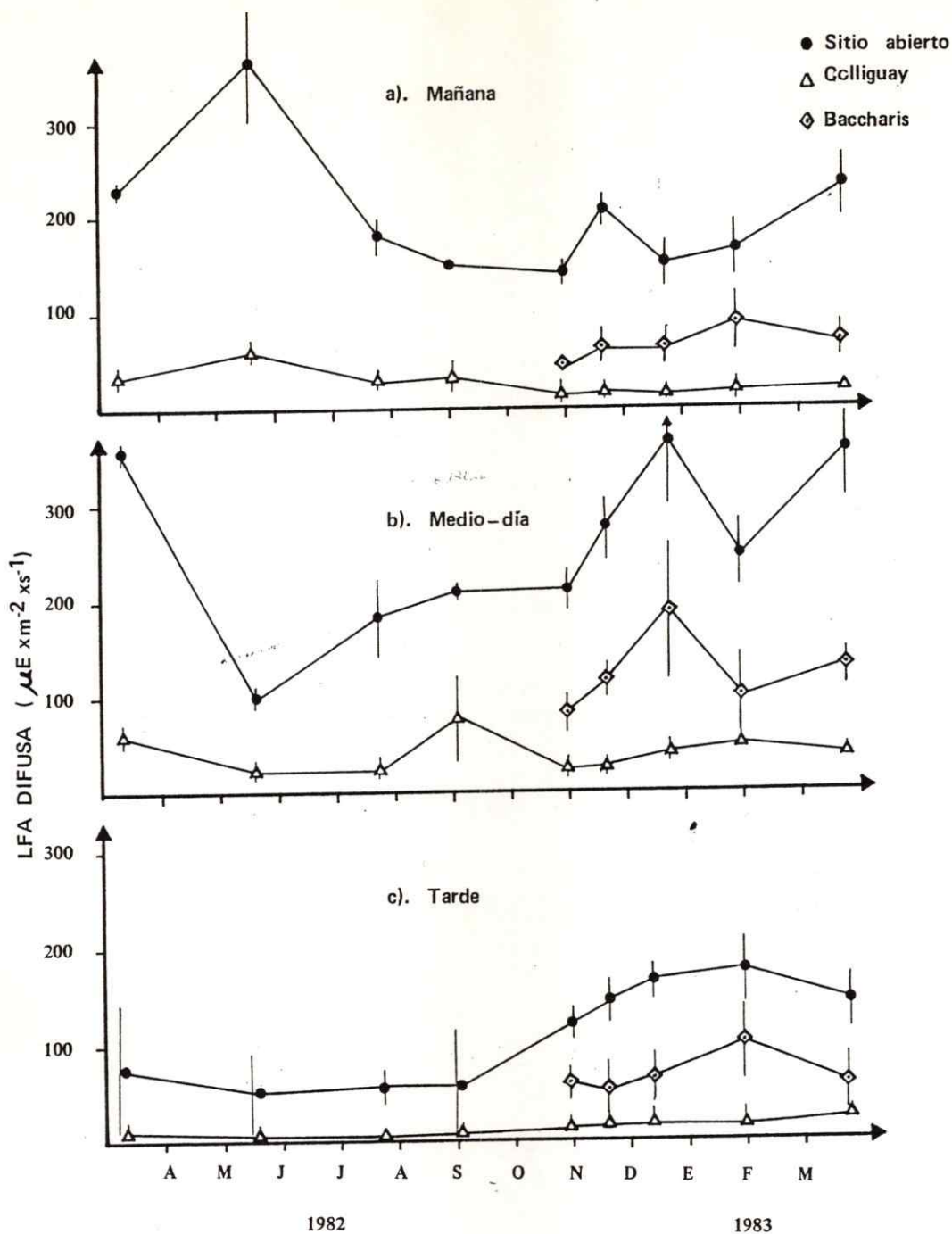


Figura 3: Promedios, por momento del día, de luz difusa fotosintéticamente activa (LFA difusa), de sitio abierto, bajo colliguay y bajo Baccharis. Cada punto es el promedio (y dos errores estándares) de 5 réplicas, medidas en un día representativo del mes correspondiente.

TABLA 2.- RESULTADOS DE ANALISIS DE VARIANZA TIPO SPLIT-PLOT DE 3 FACTORES CON MEDIDAS REPETIDAS Y 5 REPLICAS, PARA LUZ DIFUSA FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA. EL FACTOR PRINCIPAL EN MICROSIPIO Y LAS MEDIDAS REPETIDAS SON MOMENTO DEL DIA Y MES.

Fuente	Error	S.C.	G.L.	C.M.	F	PROB.
Promedio	R (A)	1750850	1	1750850.34	984.93	< 0.0001
A	R (A)	2004159	4	501039.79	281.86	< 0.0001
M	RM (A)	28993	4	7248.23	24.61	< 0.0001
H	RH (A)	182329	2	91164.31	70.51	< 0.0001
R(A)		35553	20	1777.63		
AM	RM(A)	60041	16	3752.55	12.74	< 0.0001
AH	RH(A)	177314	8	22164.28	17.14	< 0.0001
MH	RMH(A)	38662	8	4832.73	17.10	< 0.0001
RM(A)		23558	80	294.47		
RH(A)		51715	40	1292.87		
AMH	RMH(A)	53040	32	1657.49	5.87	0.0000
RMH(A)		45206	160	282.54		

M : Mes; A : Microsio; H : Momento del día; R : Réplicas

SC : Suma de cuadrados; G.L. : Grados de libertad; C.M. : Cuadrado Medio

TABLA 3.- VALORES PROMEDIOS DE LUZ DIFUSA FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA ( $\mu$  E /m<sup>2</sup> s), DE LOS TRES MOMENTOS DEL DIA (MAÑANA, MEDIO DIA Y TARDE). LOS PROMEDIOS DENTRO DE CADA MES QUE NO TIENEN LETRAS EN COMUN, SON ESTADISTICAMENTE DIFERENTES (TEST DE TUKEY.  $W = 17.06$ ;  $P \leq 0.05$ ).

M	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Marzo
Litre	24.9 a	21.1 a	16.4 a	19.0 a	11.9 a
Quillay	12.8 a	16.2 a	18.2 a	13.2 a	13.2 a
Colliguay	16.9 a	23.5 a	23.2 a	21.6 a	24.4 a
Baccharis	53.5 b	77.4 b	104.1 b	80.9 b	83.2 b
Sitio abierto	156.0 c	209.3 c	227.9 c	196. c	243.4 c

(mañana, medio día y tarde). Lo que nos interesa comparar son los promedios de los micrositios dentro de cada mes. La prueba indica que la luz difusa en sitio abierto es significativamente mayor que bajo las cuatro especies de arbustos estudiadas, en todos los meses. Los promedios diarios de luz difusa bajo Baccharis spp. son significativamente diferentes de la luz difusa bajo litre, quillay y colliguay, desde octubre a marzo. Entre litre, quillay y colliguay no hay diferencias significativas aunque los promedios bajo colliguay son ligeramente superiores.

En la Tabla 4 se muestran las interacciones micrositio momento del día. Cada valor es el promedio de los 5 meses que se incluyeron en el análisis. La prueba de Tukey indica que no hay diferencias significativas entre litre, quillay y colliguay, en ninguno de los tres períodos del día, pero sí diferencias entre Baccharis spp. y las otras tres especies, en los tres momentos del día. Entre sitio abierto y bajo las 4 especies de arbustos, las diferencias son significativas en los tres momentos del día.

La Fig. 4 muestra las diferencias relativas en luz difusa entre sitio abierto y bajo arbusto, para los tres momentos del día. Si se comparan los tres gráficos de la Fig. 4, se observa que las diferencias relativas en los tres períodos del día, son similares. Las diferencias relativas en litre, quillay y colliguay son de aproximadamente un 90%,

TABLA 4.- VALORES PROMEDIOS DE LUZ DIFUSA, FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA ( $\mu$  E /m<sup>2</sup>s) DE LOS CINCO MESES (OCT., NOV., DIC., ENE. Y MAR.). LOS PROMEDIOS DENTRO DE CADA MOMENTO DEL DIA, QUE ESTAN CON LETRAS DIFERENTES, SON ESTADISTICAMENTE DIFERENTES (TEST DE TUKEY  $W = 22.1$  ;  $P \leq 0.05$ ).

H	Mañana	Medio día	Tarde
Litre	17.0 a	25.7 a	13.3 a
Quillay	14.4 a	20.1 a	9.6 a
Colliguay	16.9 a	34.5 a	14.6 a
Baccharis	63.7 b	123.9 b	51.9 b
Sitio abierto	178.2 c	290.8 c	150.6 c



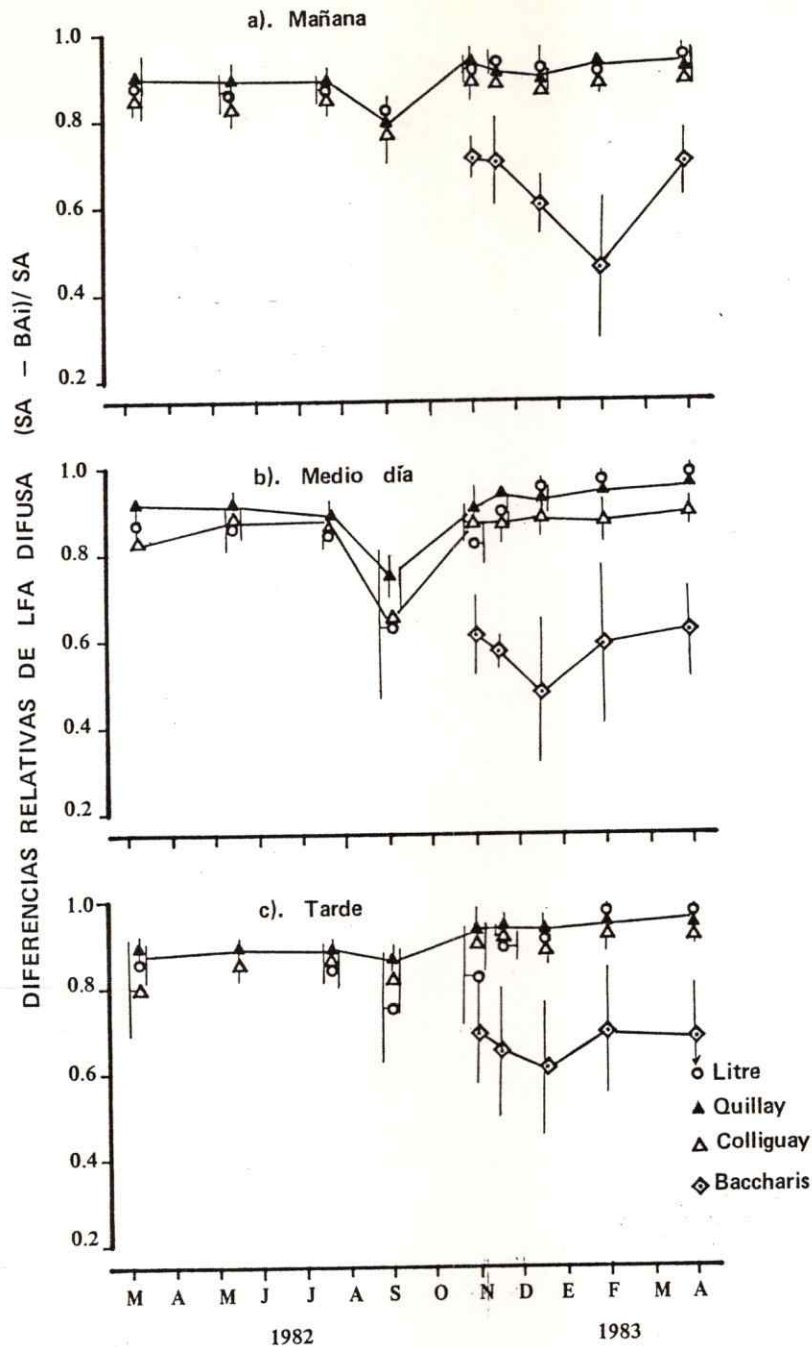


Figura 4: Diferencias relativas de luz difusa fotosintéticamente activa (LFA difusa) entre sitio abierto (SA) y bajo arbusto de las especies  $i$  ( $BA_i$ ). Promedios por momento del día de litre, quillay, colliguay y Baccharis.

a través de todo el año, a excepción del mes de septiembre. Esto significa, que la luz difusa bajo estos tres arbustos, es un 90% menor que en sitio abierto. En cambio, la luz difusa bajo Baccharis es alrededor de un 60% menor que en sitio abierto.

En la Fig.5 se muestran los promedios, por momento del día, de temperatura del aire a 5 cm sobre la superficie del suelo. En esta se comparan los promedios de sitio abierto con los de bajo arbusto, para las mediciones de los tres períodos del día. Los promedios correspondientes a litre y Baccharis no se graficaron, para no confundir el gráfico, sin embargo, se parecen a quillay y sitio abierto respectivamente. En la Fig. 5a y 5b se observa que los promedios de temperatura del aire en sitio abierto, son mayores que bajo arbusto, tanto en las mediciones en los meses de primavera como de verano. A medio día en verano y en sitio abierto (Fig. 5b) se observan temperaturas de hasta 36°C, 9°C más que bajo arbusto (quillay). En invierno, en cambio, los promedios son muy similares. En la tarde (Fig. 5c), los promedios de temperatura en sitio abierto son solo ligeramente superiores a los medidos bajo arbustos.

En la Tabla 5 se muestran los resultados del ANDEVA split-plot de tres factores con medidas repetidas y 5 réplicas, para temperatura del aire. Al igual que en el ANDEVA

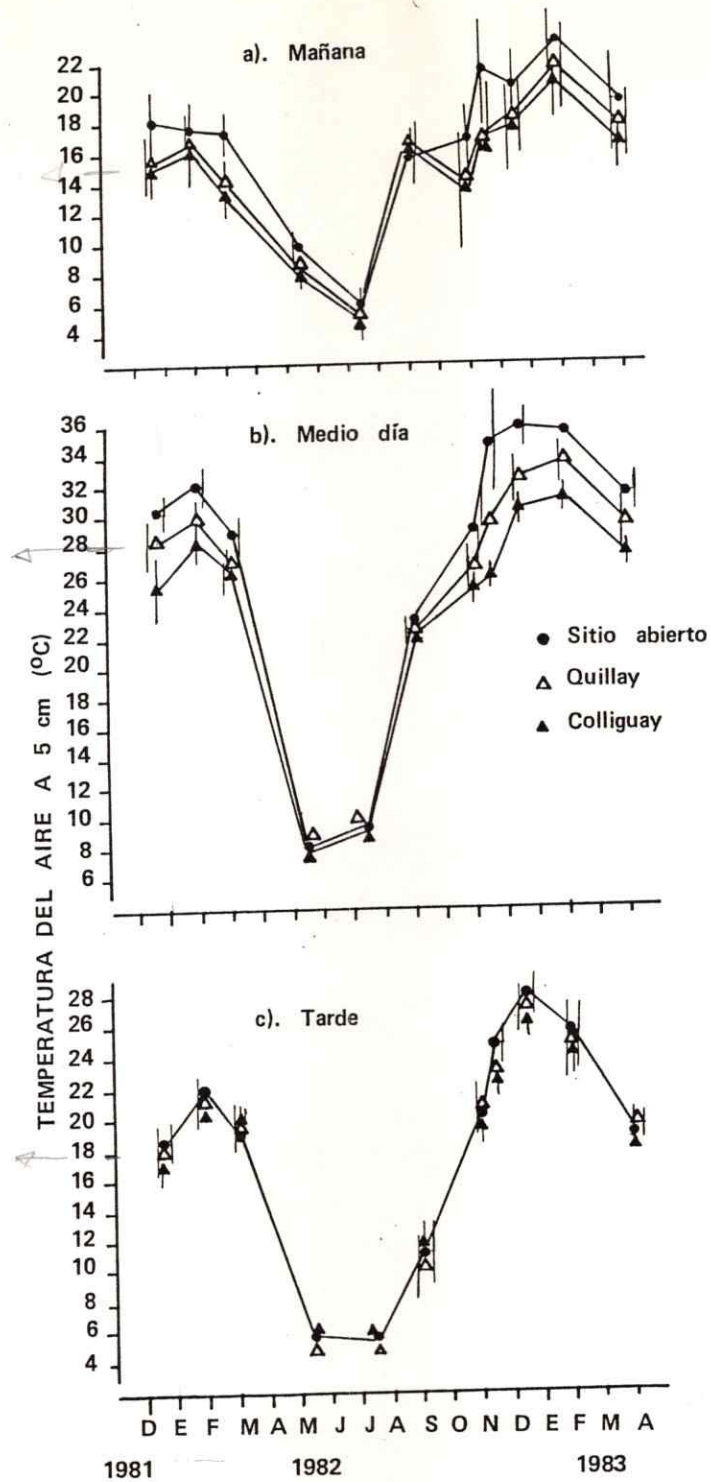


Figura 5: Temperatura del aire a 5 cm sobre la superficie del suelo. Promedios por momento del día de sitio abierto, bajo quillay y bajo colliguay.

TABLA 5.- RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA TIPO SPLIT-PLOT, DE 3 FACTORES CON MEDIDAS REPETIDAS Y 5 REPLICAS, PARA LA TEMPERATURA DEL AIRE A 5 cm SOBRE EL SUELO. LAS MEDIDAS REPETIDAS SON MOMENTO DEL DIA Y MES Y EL FACTOR PRINCIPAL ES MICROPOSITIO.

Fuente	Error	S.C.	G.L.	M.C.	F	PROB.
Promedio	R(A)	238190.403	1	0.23819D+06	1944.14	< 0.0001
A	R(A)	480.499	4	0.12012D+03	9.81	< 0.0001
M	RM(A)	2232.881	4	0.55822D+03	254.38	< 0.0001
H	RH(A)	6836.117	2	0.34181D+04	142.92	< 0.0001
R(A)		245.000	20	0.12250D+02		
AM	RM(A)	90.710	16	0.56694D+01	2.58	0.0028
AH	RH(A)	192.705	8	0.24088D+02	1.01	0.4460
MH	RMH(A)	413.358	8	0.51670D+02	56.18	< 0.0001
RM(A)		175.554	80	0.21944D+01		
RH(A)		956.821	40	0.23916D+02		
AMH	RMH(A)	32.84	32	0.10276D+01	1.12	0.3193
RMH(A)		147.150	160	0.91969D+00		

M : Mes; A : Micrositio; H : Momento del día; R : Réplicas

de luz difusa, el análisis se hizo entre los meses de octubre de 1982 y marzo de 1983, épocas en que por un lado se observan diferencias entre microclimas y por otro, es la época en que se incluyeron las mediciones de Baccharis. En esta tabla se observa, que el factor micrositio es altamente significativo y que la interacción micrositio-mes es también significativa.

La Tabla 6 muestra las interacciones micrositio-mes para temperatura del aire a 5 cm del suelo. Cada valor es el promedio de los tres momentos del día (mañana, medio día y tarde). Las comparaciones que nos interesan, son entre micrositios, dentro de cada mes. La prueba de Tukey indica que la temperatura del aire en sitio abierto, fue significativamente mayor que bajo litre y quillay en los 5 meses y mayor que bajo colliguay, desde octubre a diciembre.

En la Fig. 6 se comparan los promedios diarios de temperatura del aire de sitio abierto y bajo arbustos, con los promedios diarios mensuales de temperatura medida en una caseta meteorológica, ubicada en el mismo sector de estudio. Se observa que la forma de las curvas anuales de sitio abierto y de bajo arbusto, son similares a la de los promedios mensuales. Esto está indicando que los días en que se hicieron las mediciones, en general, fueron "representativos" de cada mes. Es necesario aclarar, que en este gráfico lo

TABLA 6.- VALORES PROMEDIOS DE TEMPERATURA DEL AIRE A 5 cm DEL SUELO (°C), DE LOS TRES MOMENTOS DEL DIA (MAÑANA, MEDIO DIA Y TARDE). LOS PROMEDIOS DENTRO DE CADA MES QUE NO TIENEN LETRAS EN COMUN, SON ESTADISTICAMENTE DIFERENTES (TEST DE TUKEY,  $W = 1.53$ ,  $P \leq 0.05$ )

	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero
Litre	21.8 a	23.2 a	26.8 a	27.3 a	22.3 a
Quillay	20.9 a	23.1 a	26.2 a	26.9 a	22.1 a
Colliguay	21.7 a	24.5 ab	27.2 a	28.3 ab	23.3 ab
Baccharis	21.9 ab	25.4 b	28.8 b	29.3 b	24.2 b
Sitio abierto	23.3 b	28.3 c	29.4 b	29.5 b	24.5 b

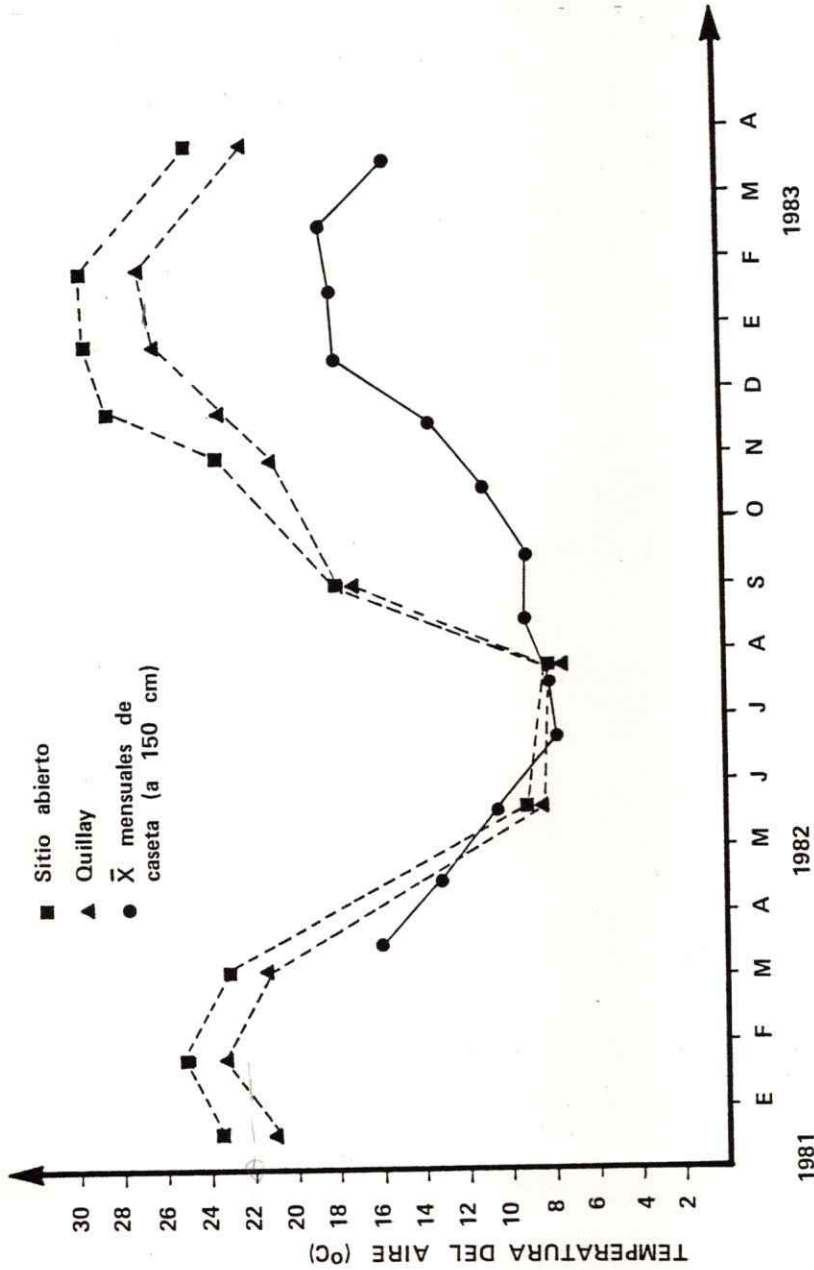


Figura 6: Comparación de los promedios diarios de temperatura del aire (TA) a 5 cm sobre la superficie de sitio abierto y bajo quillay, con los promedios diarios mensuales medidas en caseta meteorológica ( a 150 cm del suelo).

comparable son las formas de las curvas y no la magnitud de los promedios, puesto que nosotros medíamos a 5 cm sobre el suelo y en el día, en cambio la caseta está a 150 cm y los promedios de ésta se calcularon considerando día y noche.

La Fig. 7 muestra los promedios diarios de las diferencias relativas de temperatura del aire a 5 cm para las cuatro especies de arbustos. Cada punto es el promedio de 5 réplicas. En este gráfico se observa que las diferencias relativas en los meses de invierno son cercanas a cero, en cambio en primavera y verano las diferencias relativas en litre, quillay y colliguay parecen ser significativamente mayores que cero. Las diferencias en Baccharis, sólo serían mayores que cero en octubre y noviembre.

Esta falta de correspondencia en los resultados de temperatura del aire (valores absolutos) con los de diferencias relativas, se debe probablemente a que con los valores absolutos de temperatura del aire la varianza entre réplicas es mayor que cuando se calculan diferencias relativas (ver Fig. 2c).

Si se comparan las mediciones del verano 1982 con las del verano 1983, se observa que las diferencias relativas son similares en los dos períodos para las tres especies de arbustos (litre, quillay y colliguay).

En la Fig. 8 se muestran los promedios, por momento del



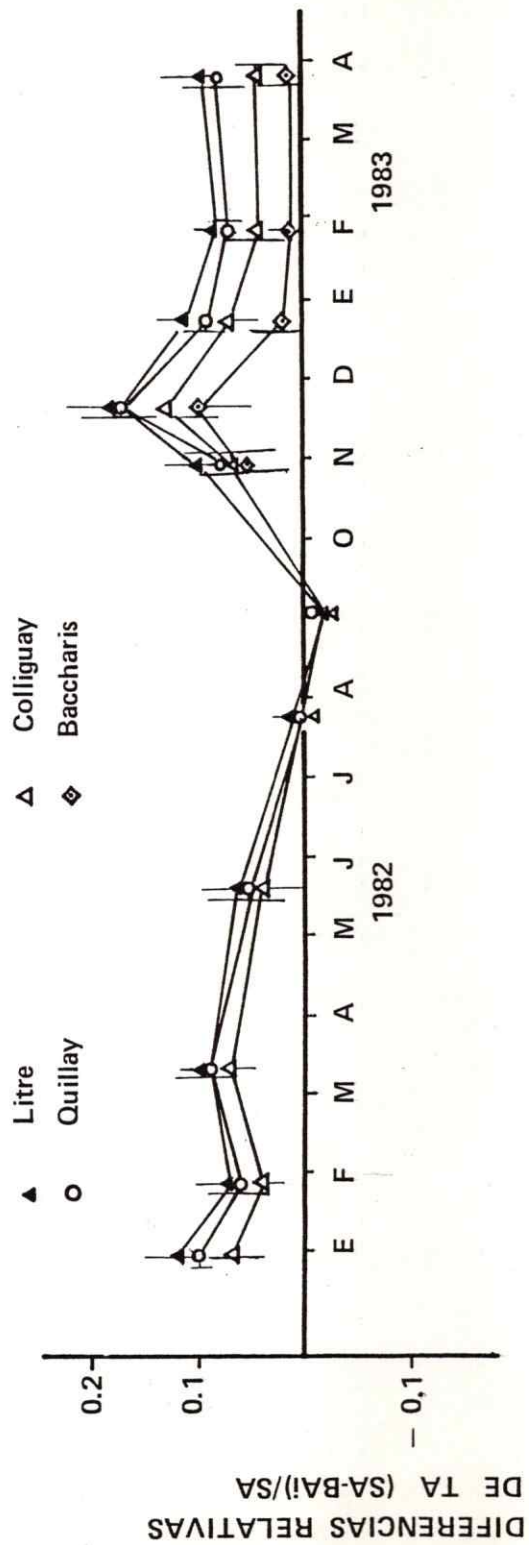


Figura 7: Diferencias relativas (promedios diarios) de temperatura del aire (TA) a 5cm sobre la superficie, entre sitio abierto (SA) y bajo arbusto de la especie i (BA<sub>i</sub>).

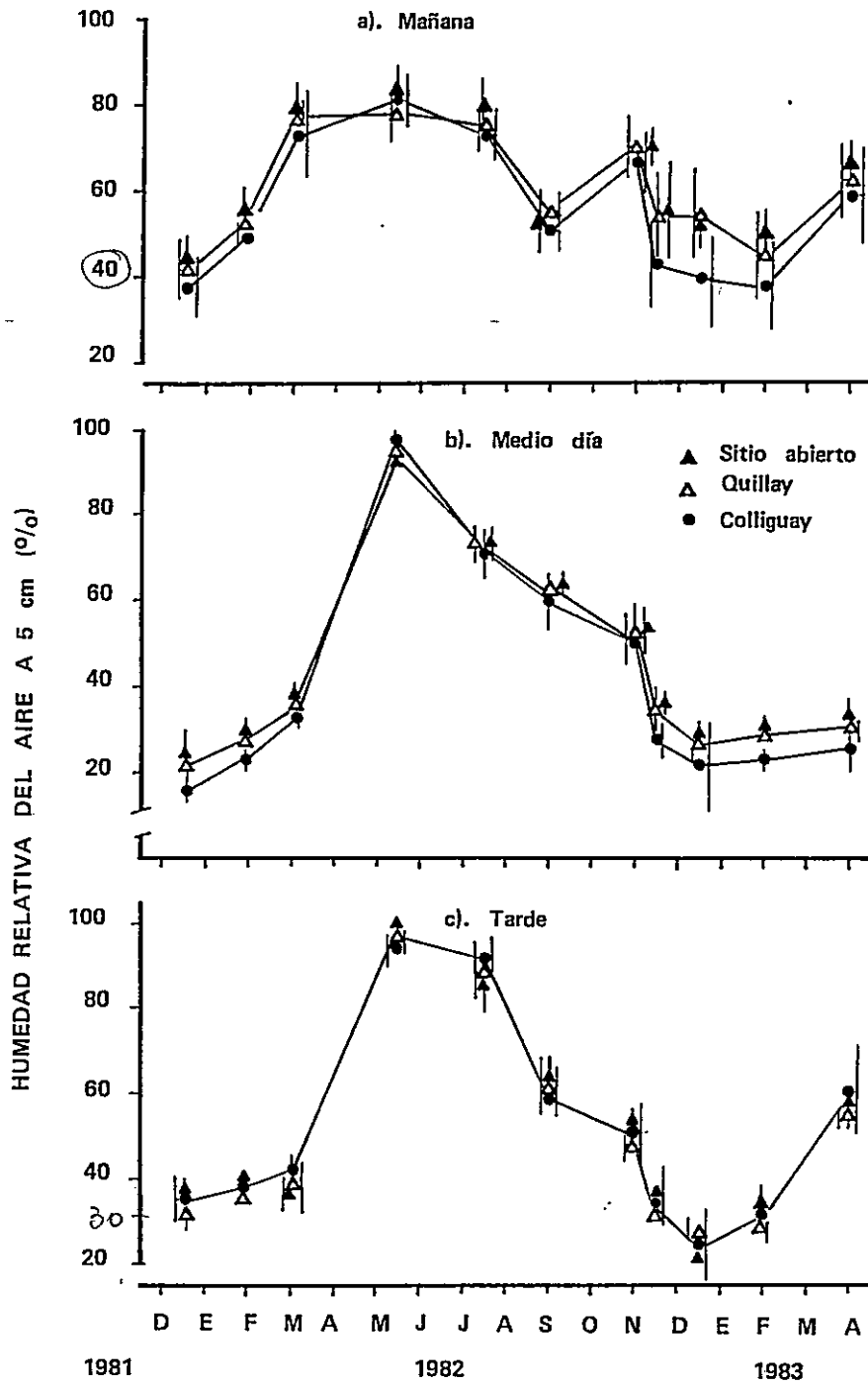


Figura 8: Humedad relativa a 5 cm del suelo. Promedios, por momento del día, de sitio abierto, bajo quillay y bajo colliguay.

día, de humedad relativa a 5 cm sobre el suelo, en sitio abierto, bajo quillay y bajo colliguay. De estos gráficos se concluye, que la humedad relativa en sitio abierto es sólo ligeramente menor que bajo arbustos, en primavera y verano. En los meses de invierno no hay diferencias entre sitio abierto y bajo arbustos. Diferencias entre sitio abierto y bajo arbusto, se observan en la mañana (Fig. 8a) y a medio día (Fig. 8b).

En la Tabla 7 se muestran los resultados del análisis de varianza para humedad relativa. El tipo de análisis es el mismo que se hizo para luz difusa y temperatura del aire y se consideraron los mismos meses. De este análisis resulta que el factor micrositio es significativo y no así las interacciones micrositio-mes y micrositio-momento del día. Esto significa que el patrón de diferencias entre micrositios, tiende a mantenerse en los cinco meses y en los tres momentos del día, siendo la humedad relativa en sitio abierto, menor que bajo arbustos.

En la Fig. 9 se muestran los promedios diarios de las diferencias relativas. Se observa que entre noviembre y marzo aparentemente las diferencias en litre, quillay y colliguay son significativamente menores que cero. Esto significa que la humedad relativa en sitio abierto sería menor que bajo litre, quillay y colliguay, observándose diferencias de hasta un 25%.

TABLA 7.- RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA TIPO SPLIT-PLOT, DE 3 FACTORES CON MEDIDAS REPETIDAS Y 5 REPLICAS, PARA LA HUMEDAD RELATIVA A 5 cm SOBRE LA SUPERFICIE DEL SUELO.

Fuente	Error	S.C	G.L	M.C	F	PROB.
Promedio	R(A)	707350.93	1	707350.925	9295.73	< 0.0001
A	R(A)	1598.94	4	399.734	5.25	0.0047
M	RM(A)	39235.80	4	9808.951	311.83	< 0.0001
H	RH(A)	29615.82	2	14807.908	167.65	< 0.0001
R(A)		1521.88	20	76.094		
AM	RM(A)	386.43	16	24.152	0.77	0.7161
AH	RH(A)	911.96	8	113.994	1.29	0.2759
MH	RMH(A)	8800.96	8	1100.120	49.21	< 0.0001
RM(A)		2516.51	80	31.456		
RH(A)		3533.11	40	88.328		
AMH	RMH(A)	815.26	32	25.477	1.14	0.2935
RMH(A)		3577.20	160	22.357		

M : Mes; A : Micrositio; H : Momento del dia; R : Réplicas

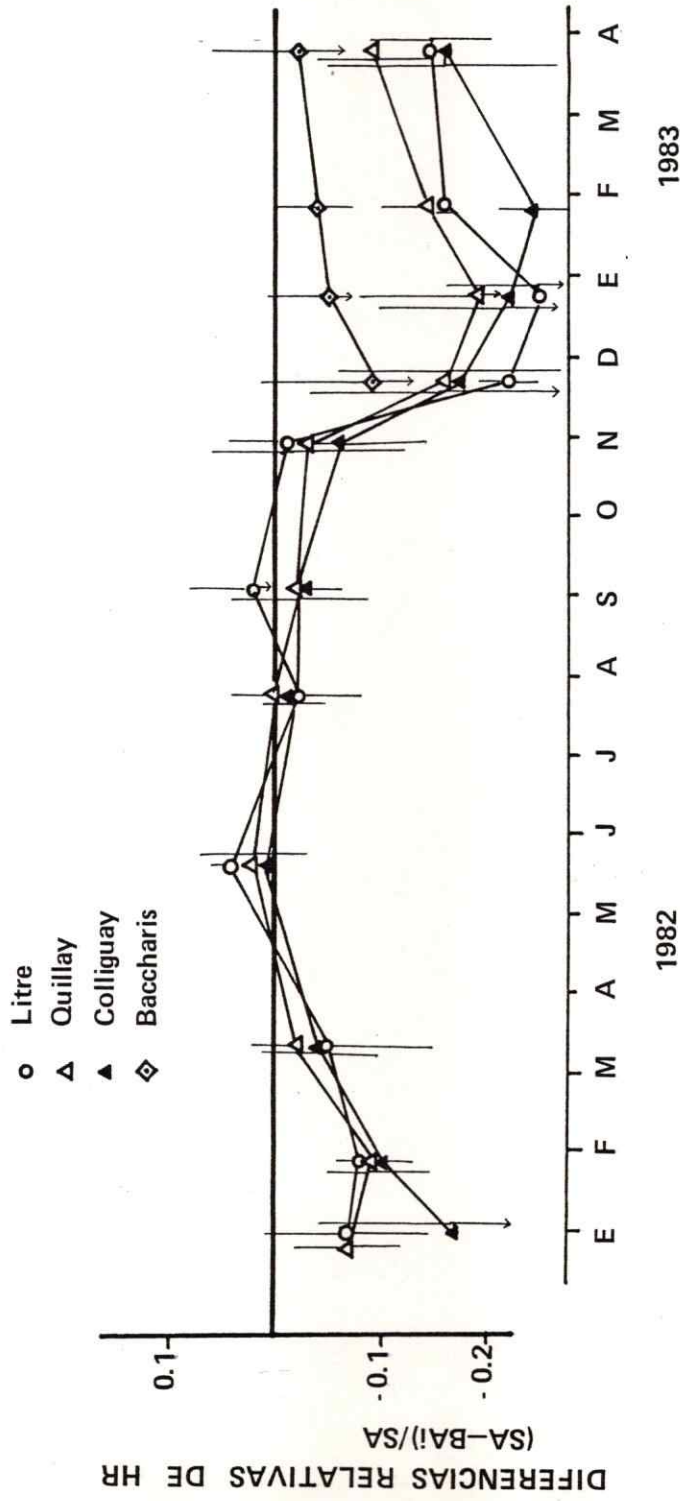


Figura 9: Diferencias relativas (promedios diarios) en humedad relativa (HR) a 5 cm sobre la superficie del suelo, entre sitio abierto (SA) y bajo arbusculo de la especie i (BA<sub>i</sub>).

En la Fig. 10 se muestran los resultados de la evaporación potencial a 5 cm sobre la superficie, bajo arbustos y en sitio abierto. Los valores son promedios de dos réplicas en el caso de los arbustos y una réplica en el caso de sitio abierto. En este gráfico se observa que la evaporación potencial en sitio abierto es mayor que bajo arbustos, incluso en septiembre, cosa que no se había observado ni en la temperatura del aire, ni en la humedad relativa. En julio la evaporación en sitio abierto es similar a bajo arbusto.

Las diferencias relativas en evaporación entre sitio abierto y bajo arbusto (promedio de todas las especies) (Fig. 11), muestran que en verano la evaporación bajo arbustos puede ser al menos un 48% menor que en sitio abierto, mientras que en invierno, las diferencias pueden ser iguales a cero.

En la Fig. 11 se muestran los resultados de las mediciones de temperatura del suelo a 5 cm de profundidad, en función del tiempo, de los tres momentos del día.

De las Figs. 11 b, a y c se concluye que la temperatura del suelo en sitio abierto, es claramente mayor que bajo las cuatro especies de arbustos. El aumento de temperatura del suelo desde septiembre a enero, es mayor en sitio abierto que bajo arbustos; en septiembre, la diferencia entre sitio abierto y quillay, a medio día, fue de 9°C. En cambio, en

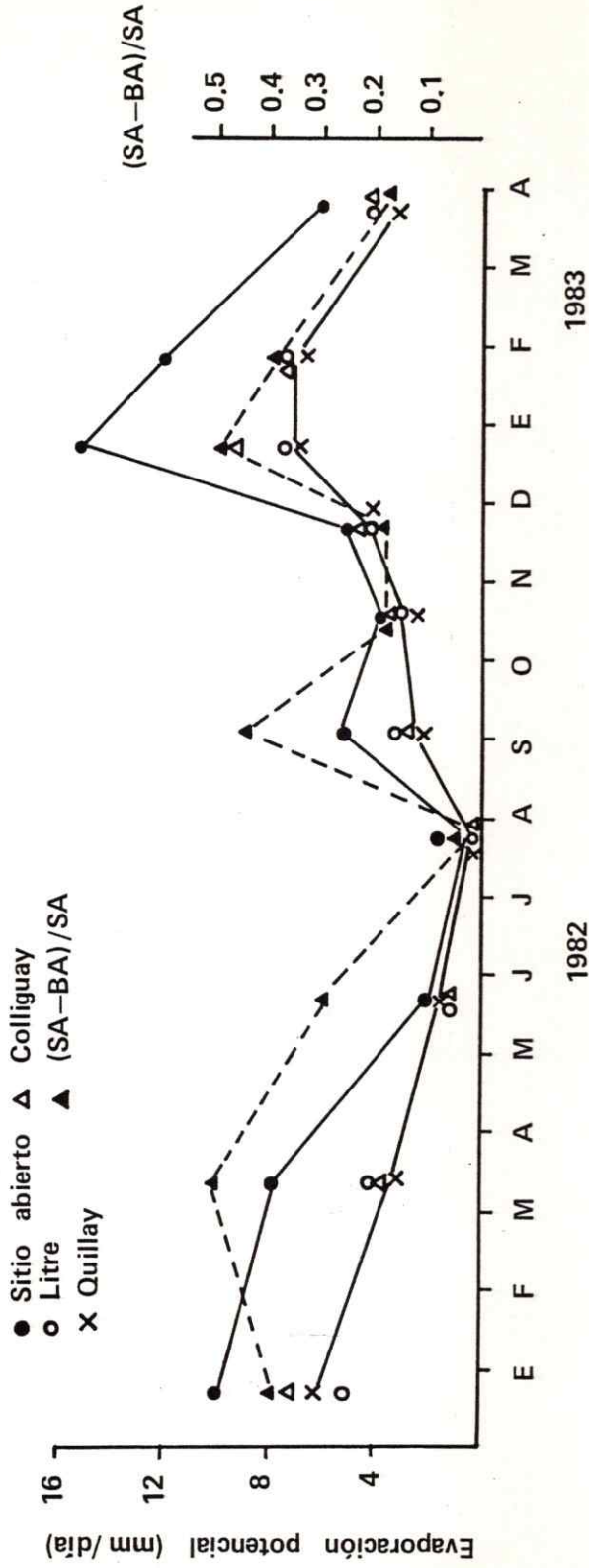


Figura 10: Evaporación potencial y diferencias relativas entre sitio abierto(SA) y bajo arbusto(BA). (Ver texto para mayor explicación).

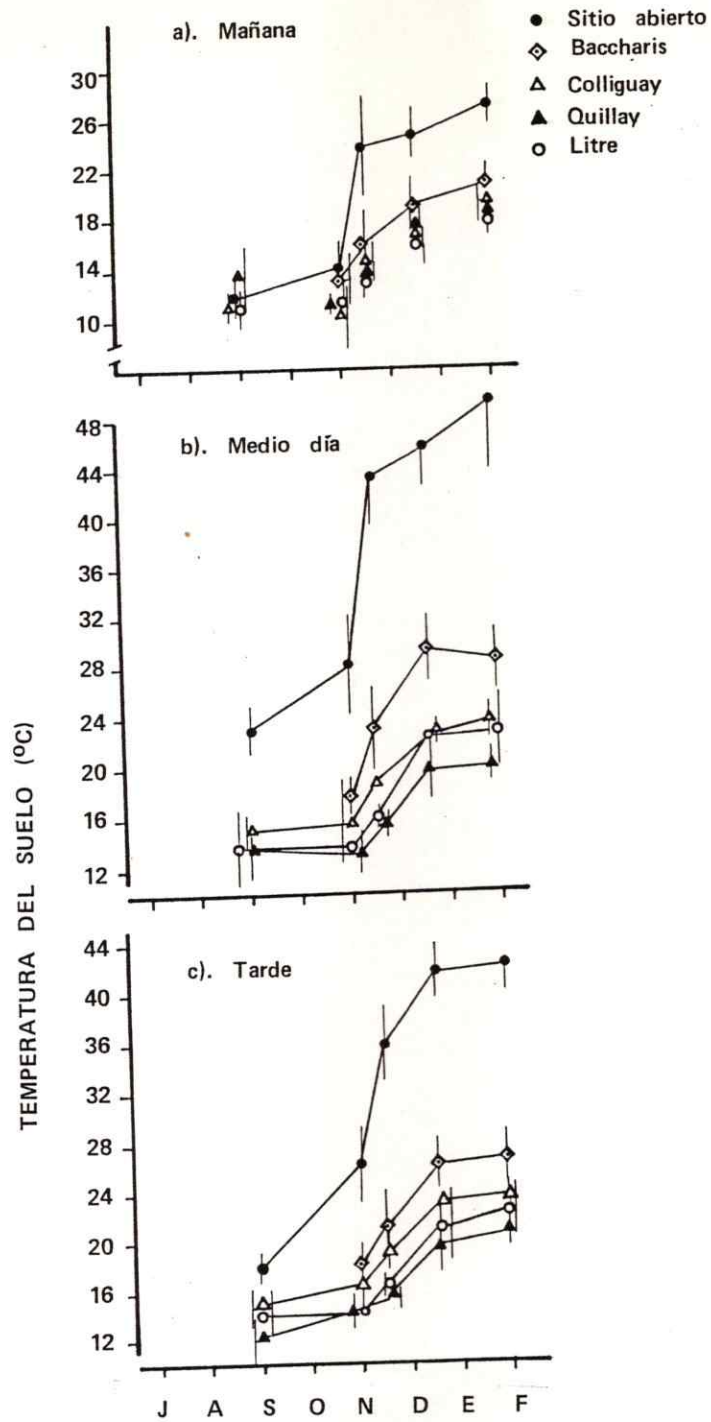


Figura 11: Temperatura del suelo a 5 cm bajo la superficie del suelo. Promedios por momento del día de sitio abierto, litre, quillay, colliguay y Baccharis.



enero, la temperatura del suelo en sitio abierto superó los 48°C y fue 28°C mayor que bajo quillay (Fig.11 b).

En las Figs. 12a, b y c se muestran las diferencias relativas de temperatura del suelo entre sitio abierto y bajo arbusto, para los tres momentos del día. Se observa que las máximas diferencias entre sitio abierto y bajo arbusto, son a medio día. La temperatura del suelo bajo quillay puede ser al menos un 70% menor que en sitio abierto, en cambio, bajo Baccharis, no supera el 45% (Fig.12b).

Si se comparan los valores absolutos de temperatura del suelo con las diferencias relativas, se ve que la variación entre meses, se hace menor al calcular diferencias relativas.

En la Tabla 8 se muestran los resultados del análisis de varianza para temperatura del suelo. En ésta se observa que las interacciones micrositio-mes y micrositio-momento del día, son altamente significativas.

La Tabla 9 muestra los resultados de significancia, para la interacción micrositio-mes. La prueba de Tukey indica que la temperatura del suelo en sitio abierto, es significativamente mayor que bajo las 4 especies de arbustos, en los 4 meses considerados. También la temperatura del suelo bajo Baccharis, es significativamente mayor que bajo litre, quillay y colliguay en los 4 meses. Entre litre, quillay y colliguay no hay diferencias significativas, desde noviembre a enero.

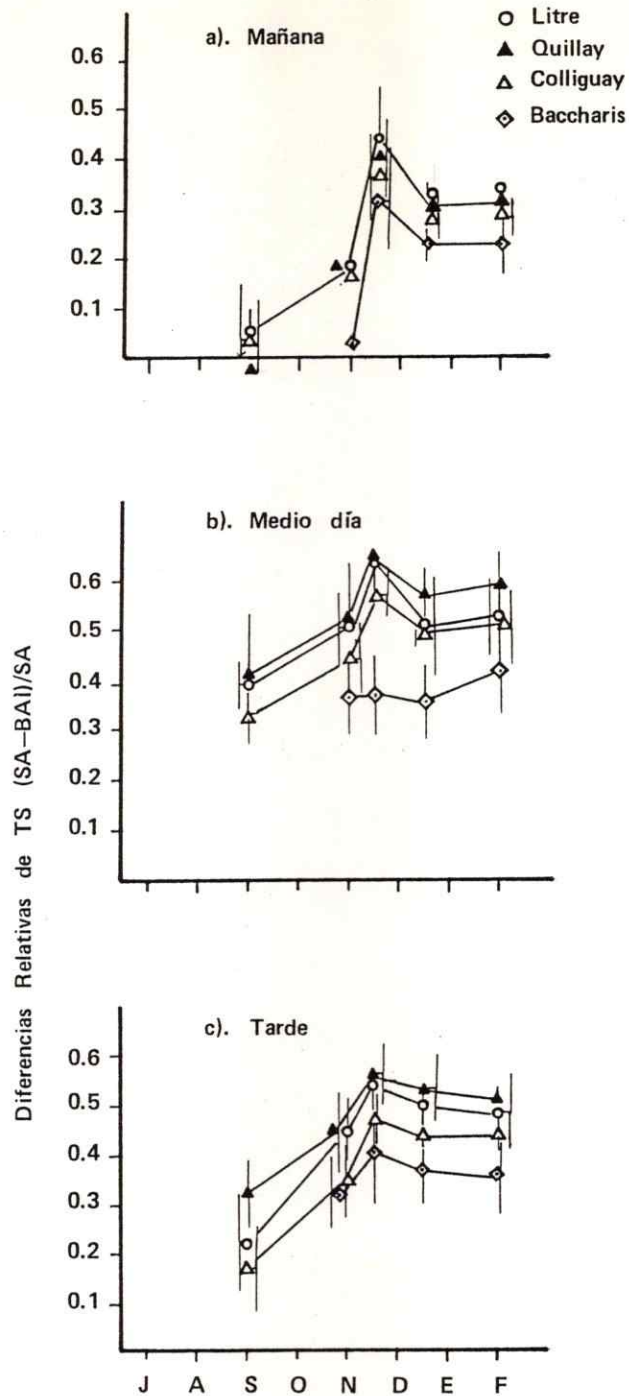


Figura 12: Diferencias relativas de temperatura del suelo (TS) (promedios por momento del día), entre sitio abierto (SA) y bajo arbusto de la especie  $i$  ( $BA_i$ ).

TABLA 8.- RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA TIPO SPLIT-PLOT DE 3 FACTORES  
 CON MEDIDAS REPETIDAS Y 5 REPLICAS, PARA LA TEMPERATURA DEL SUELO  
 A 5 cm. BAJO LA SUPERFICIE.

Fuente	Error	S.C	G.L	M.C	F	PROB.
Promedio	R(A)	140041.450	1	140041.4496	9782.69	< 0.0001
A	R(A)	11461.407	4	2865.3517	199.75	< 0.0001
M	RM(A)	4275.741	3	1425.2470	330.42	< 0.0001
H	RH(A)	3080.584	2	1540.2920	209.54	< 0.0001
R(A)		286.891	20	14.3445		
AM	RM(A)	667.013	12	55.5814	12.89	< 0.0001
AH	RM(A)	1985.892	8	248.2365	33.77	< 0.0001
MH	RMH(A)	98.786	6	16.4643	5.55	< 0.0001
RM(A)		258.809	60	4.3135		
RH(A)		294.034	40	7.3509		
AMH	RMH(A)	111.518	24	4.6466	1.57	0.0604
RMA(A)		356.126	120	2.9677		

M : Mes      A : Micrositio      R : Réplicas      H : Momentos del día.

TABLA 9.— VALORES PROMEDIOS DE TEMPERATURA DEL SUELO A 5 cm. BAJO LA SUPERFICIE (°C), DE LOS TRES PERIODOS DEL DIA (MAÑANA, MEDIO DIA Y TARDE). LOS PROMEDIOS DENTRO DE CADA MES QUE NO TIENEN LETRAS EN COMUN, SON ESTADISTICAMENTE DIFERENTES (TEST DE TUKEY,  $W= 1.95$ ;  $P \leq 0.05$ )

M	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero
Litre	13.1 a	15.2 a	20.1 ab	21.1 ab
Quillay	12.9 a	15.2 a	18.8 a	19.7 a
Colliguay	14.6 a	17.4 b	21.3 b	22.1 b
Baccharis	16.3 c	20.0 c	24.7 c	25.3 c
Sitio abierto	22.9 d	34.2 d	37.3 d	39.5 d

En la Tabla 10 se presentan los resultados de significancia, para la interacción micrositio-momento del día. El test de Tukey indica que hay diferencias significativas entre litre, quillay y colliguay, a medio día y en la tarde, siendo la temperatura del suelo bajo colliguay mayor que bajo litre y quillay.

La Fig. 13 muestra los resultados de la humedad del suelo entre 5 y 10 cm, de sitio abierto y bajo las cuatro especies de arbustos. En esta figura se ve que la humedad del suelo entre enero y marzo de 1982, fue similar a la del mismo período en 1983, tanto en sitio abierto como bajo arbustos. También se observa que la humedad del suelo en sitio abierto fue menor que bajo arbustos, a través de todo el año.

En la tabla 11 se muestran los resultados del ANDEVA de dos factores con medidas repetidas y 5 réplicas. Los factores son micrositios y mes, este último con medidas repetidas. El ANDEVA se hizo entre noviembre de 1982 y marzo de 1983, que es la época en que se hicieron las mediciones bajo Baccharis. Además, es la época en que el suelo se seca y donde probablemente las diferencias en humedad del suelo tengan un efecto en la comunidad.

En el ANDEVA, el factor microclima y el factor mes, son significativos. La prueba de Tukey para la interacción micrositio-mes (Tabla 12), indica que hay diferencias significativas entre sitio abierto y las 4 especies de arbustos, como

TABLA 10.— VALORES PROMEDIOS DE TEMPERATURA DEL SUELO (°C),  
 DE LAS MEDICIONES DE CUATRO MESES (OCT., NOV.,  
 DIC. Y ENE.). LOS PROMEDIOS DENTRO DE CADA PERIODO  
 DEL DIA QUE NO TIENEN LETRAS EN COMUN SON ESTA-  
 DISTICAMENTE DIFERENTES (TEST DE TUKEY  $W=2.02$  ;  
 $P \leq 0.05$ ).

H	Mañana	Medio día	Tarde
Litre	17.01 a	18.70 ab	18.52 ab
Quillay	15.20 ab	17.17 a	17.69 a
Colliguay	15.83 ab	20.12 b	20.66 b
Baccharis	17.24 c	24.49 d	23.05 d
Sitio abierto	22.43 b	41.62 c	36.46 c

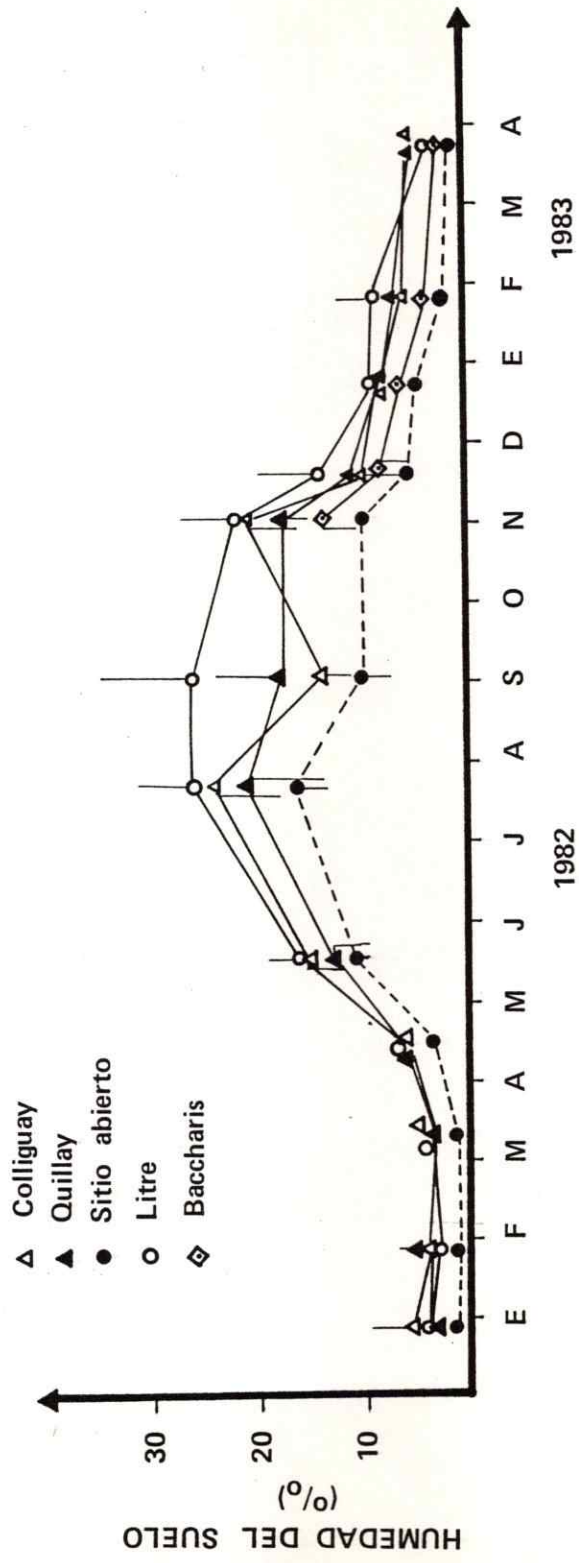


Figura 13: Humedad del suelo (peso de agua,%) entre 5 y 10 cm bajo la superficie de sitio abierto, bajo litre, bajo quillay, bajo colliguay y bajo Baccharis. Promedio de 5 réplicas con 2 errores estándares.

TABLA 11.- RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA TIPO SPLIT-PLOT, DE 2 FACTORES CON MEDIDAS REPETIDAS Y 5 REPLICAS, PARA LA HUMEDAD DEL SUELO ENTRE 5-10 cm. EL FACTOR PRINCIPAL EN MICROSITIO Y LA MEDIDA REPETIDA ES MES.

Fuente	Error	S.C.	G.L.	M.C.	F	PROB.
Promedio	R(A)	9135.42	1	9135.4187	538.55	< 0.0001
A	R(A)	953.94	4	238.4846	14.96	< 0.0001
M	RM(A)	2874.03	4	718.5083	124.74	< 0.0001
R(A)		339.26	20	16.9631		
AM	RM(A)	276.03	16	17.2516	3.00	0.0006
RM(A)		460.79	80	5.7599		

A : Micrositio; M : Mes; R : Réplicas



TABLA 12.- HUMEDAD DEL SUELO (%) ENTRE 5 y 10 cm BAJO LA SUPERFICIE.  
 LOS PROMEDIOS(1) DENTRO DE CADA MES, QUE NO TIENEN LETRAS  
 EN COMUN, SON ESTADISTICAMENTE DIFERENTES (TEST DE TUKEY,  
 W : 3.63; P  $\leq$  0.05).

A	Litre	Quillay	Colliguay	Baccharis	Sitio abierto
Octubre	24.09 a	17.68 b	21.35 c	14.04 d	9.98 e
Noviembre	13.91 a	11.05 ab	9.91 b	8.51 b	3.72 c
Diciembre	8.87 a	7.88 a	8.55 a	4.17 b	2.39 b
Enero	8.72 a	6.55 ab	6.02 ab	4.58 b	2.78 b
Marzo	4.11 ab	4.98 ab	5.30 a	2.90 ab	1.65 b

(1) Promedios de 5 réplicas.

también entre Baccharis y litre, quillay y colliguay.

En la Fig. 14 se muestra la precipitación diaria durante el año 1982 y parte de 1983. Si se compara este gráfico con el de humedad del suelo (Fig.13) se ve que la desecación del suelo comienza cuando la precipitación se hace igual a cero.

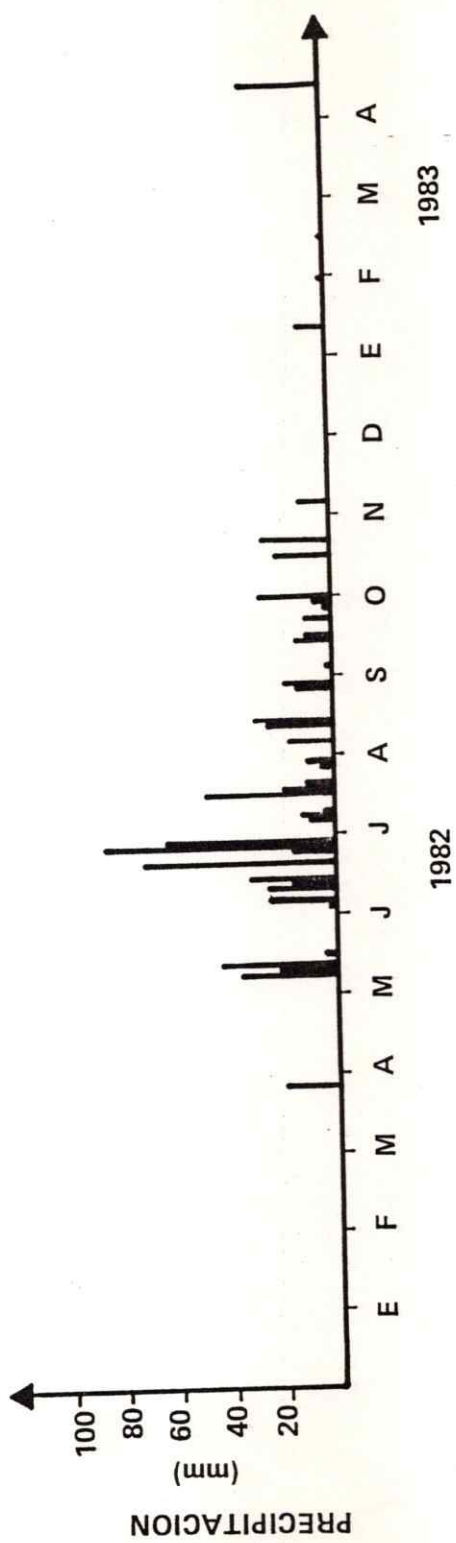


Figura 14: Precipitación diaria en San Carlos de Apoquindo, durante el período de estudio.

## 1c      Discusión

Los resultados obtenidos permiten evaluar, en cierto grado, nuestras preguntas planteadas acerca del microclima de los manchones y de los sitios abiertos. En cierto grado, porque las mediciones se hacían sólo en tres momentos del día, pensando que éstos representaba lo que ocurría en el día. Además, las mediciones se hacían, en general, una vez al mes, por lo cual ese día debía ser representativo del mes o del período. En este sentido los promedios mensuales de temperatura del aire medido en caseta (Fig. 6), indican que los días en que se hicieron las mediciones, probablemente no eran muy distintas del promedio del mes correspondiente.

Por otro lado, las réplicas de las distintas especies de arbustos y sitio abierto, no fueron medidas en forma simultánea lo cual, en muchos casos, produjo un aumento de la varianza entre réplicas. El efecto de este aumento de la varianza, al comparar microsítios, depende de la magnitud de las diferencias microclimáticas.

De todos modos, las diferencias entre sitio abierto y las 4 especies de arbusto (litre, quillay, colliguay y Baccharis), son significativas en prácticamente todas las variables climáticas medidas.

Bajo arbustos (manchones), la luz difusa es considerablemente menor (en un 90% aprox.) como lo es la evaporación potencial y la temperatura del suelo. La humedad del suelo es mayor bajo manchones, durante todo el año.

Las menores diferencias entre sitio abierto y manchones, son en la temperatura del aire a 5 cm. sobre la superficie del suelo y en la humedad relativa. Esto es explicable, puesto que en la superficie del suelo hay circulación de aire, lo que por un lado evita que haya un mayor calentamiento de las masas de aire expuestas a la radiación solar ( en sitios abiertos) y por otro lado, es probable que se mezclen las masas de aire de bajo los arbustos con las de los sitios abiertos, disminuyendo así las diferencias entre sitio abiertos, bajo manchones. A pesar de esto, a mediodía aparecen diferencias significativas entre sitio abierto y bajo arbusto.

Por esta misma razón, las diferencias relativas en temperatura del aire a 5 cm sobre el suelo, entre sitio abierto y manchones, son mucho menores que las diferencias en la temperatura del suelo. Además, el perfil de temperatura en los sitios abiertos es distinto al registrado bajo los manchones. En sitios abiertos, la temperatura del suelo es mayor que la temperatura del aire (10°C mayor en enero ), en cambio bajo manchones, la temperatura del aire es mayor que la temperatura del suelo (11°C mayor en enero ) (ver

Figs. 5 y 11).

Entre las variables climáticas analizadas, son de particular importancia la evaporación potencial y la humedad del suelo. La evaporación potencial integra varios parámetros: por un lado, es la resultante de muchas variables climáticas (radiación, temperatura, humedad relativa, viento, etcétera), actuando conjuntamente y, por otro lado, integra tiempo. La humedad del suelo también integra tiempo; en general, no depende tanto de las condiciones imperantes en el día en que se sacan las muestras, sino más bien, de las condiciones climáticas (o microclimáticas) de un período más largo de tiempo (días o semanas). También tiene que ver con las características físico-químicas del suelo. Si se observa la Fig. 13, se puede ver que a través de todo el año, la humedad del suelo en sitio abierto, fue menor que bajo arbusto, incluso en abril de 1983, después de un período de 5 meses, donde prácticamente no hubo lluvias (ver Fig. 14). Es probable que esto en parte tenga que ver con que la capacidad del suelo para retener agua, sea mayor en el suelo debajo de los arbustos, ya que aparentemente estos sitios tienen mayor cantidad de materia orgánica.

Al comparar las 4 especies de arbustos, se encuentra que el microclima bajo Baccharis es significativamente diferente del litre, quillay y colliguay, al menos en primavera y verano. Bajo Baccharis, la luz difusa es mayor (Fig. 3),

como también lo es la temperatura del suelo (Figs. 11 y 12). La humedad del suelo es menor que bajo las otras tres especies de arbustos (Fig. 13).

Entre litre, quillay y colliguay, sólo se encontraron diferencias significativas en la temperatura del suelo, siendo esta mayor bajo colliguay. Sin embargo, en las demás variables aparecen algunas tendencias, que hacen pensar que el microclima bajo colliguay podría ser un poco diferente del de litre y quillay. Estas tendencias son más notorias en las diferencias relativas de la temperatura del aire y la humedad relativa (Figs. 7 y 9). Las diferencias relativas de la temperatura del aire en colliguay son menores que en litre y quillay y mayores (menos negativas), en el caso de la humedad relativa. Esto significa, que la temperatura bajo colliguay sería ligeramente superior que bajo litre y quillay y la humedad relativa sería un poco menor. Algo similar se observa en la luz difusa (Fig. 4). Esta tendencia que se observa en el colliguay, concuerda con la menor densidad foliar que presenta el colliguay, en comparación a litre y quillay; el índice de área foliar (área foliar/ área de suelo) del colliguay es de 0.91, siendo en litre 1.75 y en quillay 2.24 (Mooney et al, 1977).

Si bien es cierto que estas son sólo tendencias y no diferencias estadísticamente significativas, debe recordarse

que las pruebas estadísticas usadas son conservadoras, en el sentido que la varianza entre réplicas está aumentada, sobre todo en el caso de la temperatura del aire y de la humedad relativa. Es decir, con este tipo de muestreo las diferencias entre microclimas deben ser muy grandes, para ser significativas.

Cabe destacar que las diferencias entre micrositios (abierto y bajo arbusto) dependen fuertemente del momento del día y de la época del año. Estas son en general, mayores a mediodía como también lo son en primavera y verano.

También de estos resultados, se puede concluir que las diferencias entre sitio abierto y manchones son considerablemente mayores que las diferencias entre las 4 especies de arbustos estudiadas.



## 2 MEDICIONES MICROCLIMATICAS EN LADERA DE EXPOSICION POLAR Y LADERA DE EXPOSICION ECUATORIAL

El hecho de que las diferencias microclimáticas entre sitio abierto y bajo manchones sean grandes o pequeñas, poco dice acerca de si ellas pueden tener un efecto biológico de significado en la comunidad.

Es por esto que comparamos la situación recién descrita de sitio abierto vs. manchones, con la situación microclimática en ladera de exposición ecuatorial vs. ladera de exposición polar. Subyace a este criterio, el que el microclima de laderas, parece tener un efecto biológico al afectar la vegetación y a los insectos herbívoros.

Como es sabido, las laderas de exposición polar y ecuatorial del matorral, difieren notablemente en cuanto a su composición florística y cobertura vegetal. Armesto y Martínez (1978) en un estudio hecho en el fundo Manantiales ( $32^{\circ} 38' S$ ,  $71^{\circ} 18' W$ ), encontraron que en la ladera de exposición polar predominaban las especies siempre-verdes, con una cobertura relativa de un 90%, mientras que en la ladera de exposición ecuatorial, las especies dominantes eran las deciduas de verano, con una cobertura relativa de un 50% y las siempre-verdes, con un 19%. Por otra parte Johnson y Carter (1977), en

el fundo Santa Laura ( $33^{\circ} 04' S$ ,  $71^{\circ} W$ ) encontraron que la cobertura total de arbustos era de un 75% en ladera de exposición polar y de un 40% en ladera de exposición ecuatorial. La cobertura de hierbas, era mayor en ladera de exposición ecuatorial en un 15%, aproximadamente.

De esta manera, la comparación de esas dos situaciones (sitio abierto-manchones y ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar), serviría para ver si ellas son análogas en microclima.

Para esto nos planteamos la siguiente hipótesis nula:

Las diferencias microclimáticas entre sitio abierto y bajo manchones, son iguales a las diferencias que existen entre una ladera de exposición ecuatorial y una de exposición polar.

Para evaluar esta hipótesis se hicieron mediciones de microclima en una ladera de exposición ecuatorial y una de exposición polar y los resultados se compararon con la situación sitio abierto vs. manchones.

## 2a Materiales y Métodos

Se instalaron dos casetas meteorológicas, una en la ladera de exposición polar y otra en la ladera de exposición ecuatorial (Fig.1). En cada caseta se colocó un termómetro de máxima y mínima tipo Six y un termohigrógrafo (Weather Measure). Con este último se registró temperatura del aire y humedad relativa.

La humedad del suelo se midió por el método gravimétrico. Para esto se sacaron mensualmente 10 muestras en cada ladera, entre 5 y 10 cm de profundidad, de las cuales 5 eran de sitios abiertos y 5 bajo arbusto (litre).

La temperatura del aire 5 cm sobre la superficie, se estimó por regresión de la temperatura medida en caseta (a 150 cm). Para esto se hicieron mediciones en 3 fechas diferentes (abril, septiembre y noviembre de 1983) en ambas laderas. Estas se hicieron con Teletermómetros y sondas de termistores. También se hicieron mediciones de temperatura del suelo, a 5 cm de profundidad, en sitios abiertos y bajo arbustos.

La evaporación potencial se midió con evaporímetro Piché. Se colocaba uno en cada ladera (en sitio abierto) a 5 cm sobre la superficie.

La radiación que llega a las laderas se calculó a partir de la radiación que llega a un plano horizontal (Sarmiento, 1980; Gates, 1980; Miller et al., 1981):

$$I_s = I_o (\cos i / \cos z )$$

donde  $I_s$  es la radiación directa en una superficie inclinada,  $I_o$  la radiación directa en plano horizontal,  $\cos i$  es el coseno del ángulo de incidencia, es decir el ángulo que se forma entre el rayo directo y una línea perpendicular a la pendiente.  $\cos z$  es el coseno del ángulo zenit, esto es el ángulo formado por el rayo directo y la línea zenit.

$$\cos z = \sin \delta \sin L + \cos \delta \cos L \cos H$$

$$\cos i = \sin \delta \sin(L - \beta) + \cos \delta \cos H \cos(L - \beta)$$

con  $\beta > 0$  para superficies inclinadas al Sur

$\beta < 0$  para superficies inclinadas al Norte

siendo  $\delta$  la declinación del sol,  $L$  la latitud,  $H$  el ángulo horario y  $\beta$  el ángulo de inclinación de la superficie respecto al horizonte. La declinación del sol en su distancia angular, hacia el Norte (+) o hacia el Sur (-), del ecuador celeste. Varía entre  $+ 23^\circ 27'$  (solsticio de invierno) y  $-23^\circ 27'$  (solsticio de verano).

Entonces

$$\text{rad. total} = \text{rad. directa} + \text{rad. difusa}$$

$$\text{rad. difusa sup. horiz.} = \text{rad. difusa sup. inclin.}$$

luego

$$\text{rad. total sup. inclin.} = \text{rad. direc. sup. inclin.} +$$

$$\text{rad. difusa sup. horiz.}$$

Para medir la radiación total y la radiación difusa en

superficie horizontal, se usaron dos Pirheliógrafos marca Belfort de registro diario, uno de los cuales se cubrió con una cinta metálica negra por el interior y blanca por el exterior, para medir la radiación difusa.

Para probar si los valores calculados correspondían realmente a la radiación que llegaba a las laderas, se hicieron mediciones de radiación en laderas. Para este se colocaron en cada ladera dos solarímetros marca Kipp & Zonen, Holanda. Los solarímetros miden a longitudes de onda similares a los Pirheliógrafos. En cada ladera, uno de los solarímetros se sombreó, para medir la radiación difusa. Estos se pusieron inclinados en forma paralela a la pendiente.

Finalmente, a partir de la radiación, se calculó la luz fotosintéticamente activa en laderas, mediante una regresión entre radiación y luz fotosintéticamente activa. De esta manera, las mediciones en laderas se hicieron comparables a las mediciones de luz en sitios abiertos y manchones. Todas las mediciones se hicieron aproximadamente una vez al mes y en forma simultánea a las mediciones de sitio abierto y manchones.

## 2b Resultados

En la Fig. 15 se muestra la regresión lineal entre la radiación calculada y la radiación en ladera de exposición ecuatorial y en ladera de exposición polar. Los puntos en el gráfico, corresponden a mediciones hechas en diferentes meses, desde octubre de 1982 a marzo de 1983. Se observa una muy buena correlación ( $r^2 = 0.93$ ,  $P < 0.01$ ) entre la radiación medida y la radiación calculada, siendo la radiación estimada por el modelo menor que la medida. El intercepto no es significativamente distinto de cero ( $t = -1.85$ ,  $P > 0.05$ ).

En la Fig.16 se muestran los datos de luz fotosintéticamente activa total incidente (luz total) de laderas y los de luz total de sitio abierto en el plano. La luz en laderas se estimó por medio de la regresión:

$$\text{Luz total} = 21.27 + 1209.99 \times \text{RAD} \quad (r^2 = 0.98, P < 0.01)$$

donde RAD es la radiación total incidente.

En esta figura se observa que desde marzo a septiembre la luz total en la ladera de exposición ecuatorial es mayor o igual que en ladera de exposición polar y que en sitio abierto. Esta es la época en que la declinación del sol es hacia el norte y por lo tanto, los rayos del sol inciden en forma más perpendicular en la ladera de exposición ecuatorial.

Si se comparan ambas laderas, se observa que la luz

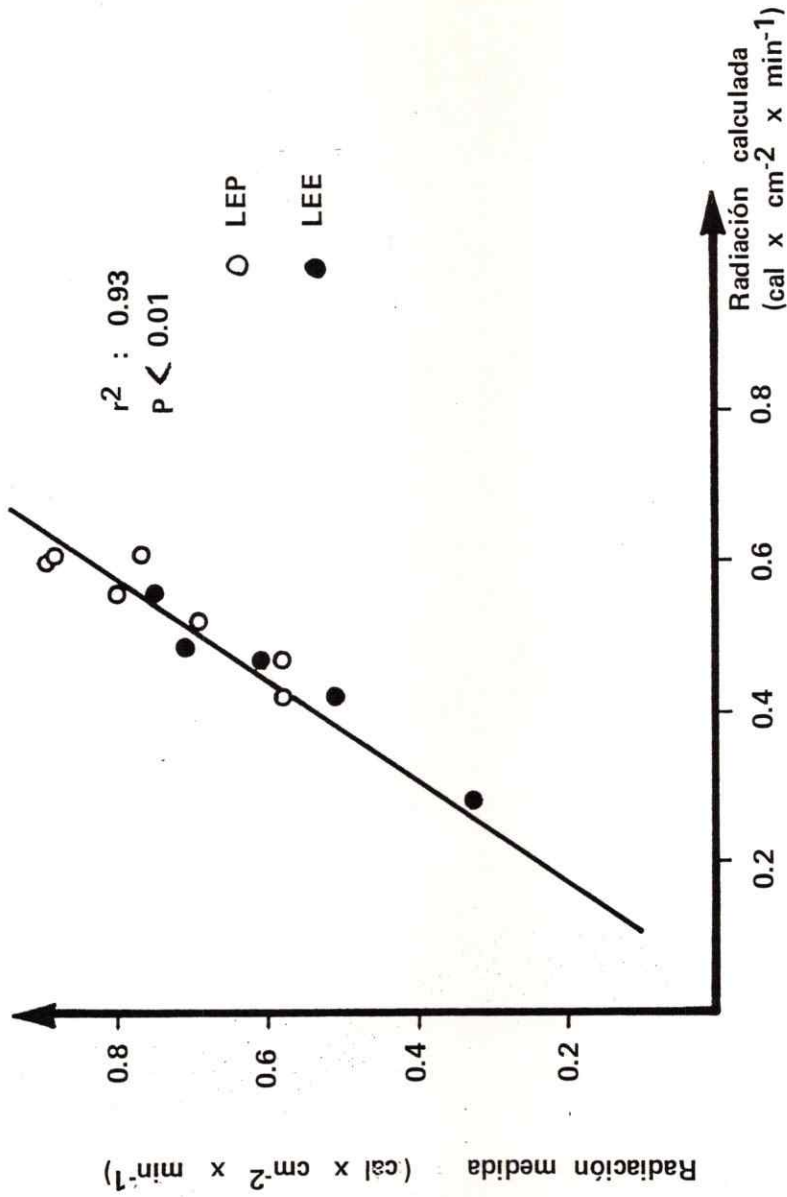


Figura 15: Relación entre la radiación medida en las laderas de exposición ecuatorial (LEE) y polar (LEP) y la radiación calculada por el modelo. Los puntos son promedios diarios  $y = 0.13 + 1.6x$  ( $r = 0.96$ ,  $n = 12$ ;  $P < 0.1$ ).  $\beta_0$  no significativamente distintos de cero ( $t = 1.85$ ,  $P > 0.05$ ).

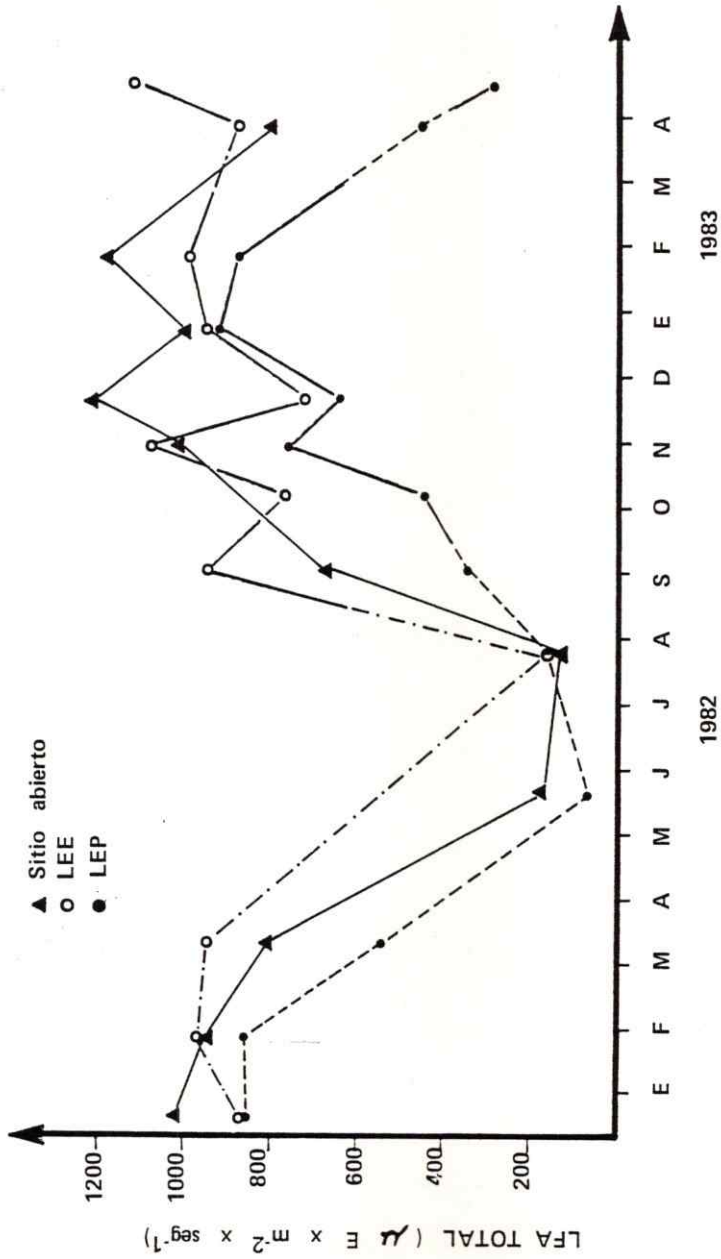


Figura 16: Comparación de la luz fotosintéticamente activa total (LFA total) de las laderas de exposición ecuatorial (LEE) y de exposición polar (LEP) con las de sitio abierto (SA). Las líneas punteadas indican que esos valores de LFA total, fueron estimados mediante el modelo.



total es mayor en la ladera de exposición ecuatorial a excepción de diciembre y julio. En diciembre la declinación es máxima hacia el Sur (solsticio de verano), por lo que la radiación que llega a ambas laderas, es prácticamente la misma. En junio y julio, la declinación es hacia el norte, luego la luz en ladera de exposición ecuatorial debería ser mucho mayor que en ladera de exposición polar. Sin embargo, en estos meses predominan los días nublados, siendo la luz preferentemente difusa y similar en ambas laderas.

En la Fig. 17 se muestran las diferencias relativas de luz difusa, entre sitio abierto y las 4 especies y las diferencias relativas de luz total, entre ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar.

Como se recordará, bajo los arbustos no se pudo medir luz total y sólo se midió luz difusa. Por otro lado, las diferencias en luz entre las dos laderas, son en luz total incidente y no en luz difusa, ya que ésta es igual en ambas laderas.

Por esta razón se comparan en la Fig. 17, diferencias en luz difusa (en el caso de sitio abierto vs. bajo manchones) con diferencias en luz total (en el caso de laderas), teniendo en cuenta que las diferencias en luz difusa entre sitio abierto y manchones, son probablemente menores que las diferencias en luz total. Se observa que las diferencias relativas en luz total entre las dos laderas, presentan

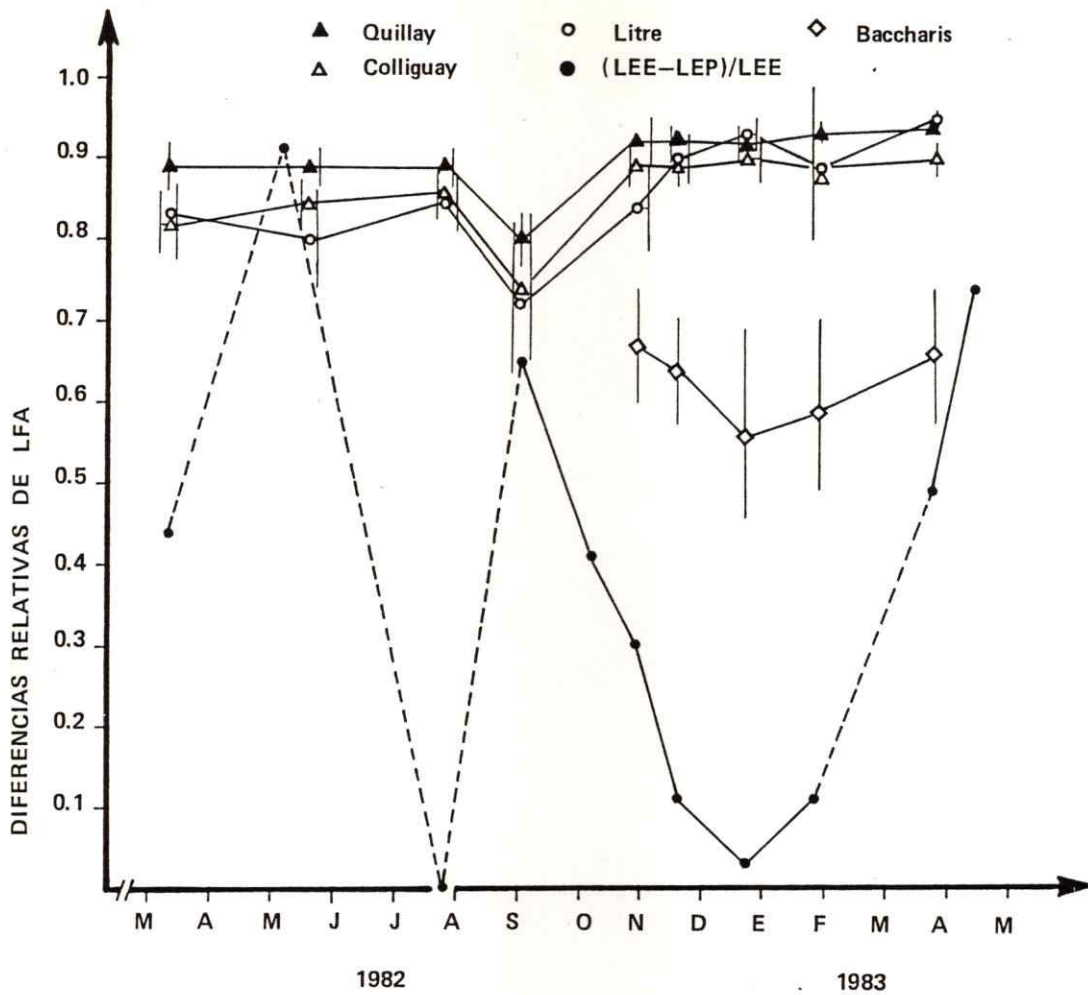


Figura 17: Comparación de las diferencias relativas de luz fotosintéticamente activa (LFA), de la situación sitio abierto (SA) vs. arbusto (BA), con la situación ladera de exposición ecuatorial (LEE) vs. ladera de exposición polar (LEP). Los valores de la situación SA vs. BA son diferencias en LFA difusa, en cambio en LEE vs. LEP son diferencias en LFA total.

grandes fluctuaciones a través del año y no así las diferencias relativas en luz difusa, entre sitio abierto y manchones, que varían relativamente poco. Las diferencias en luz entre laderas, dependen fuertemente de la declinación del sol y particularmente de la nubosidad.

Las diferencias entre laderas fluctúan entre 0 y 90%, mientras que las diferencias relativas entre sitio abierto y manchones fluctúan entre 72 y 95%, en el caso de litre, quillay y colliguay. Las máximas diferencias entre laderas se encuentran en marzo-abril y en septiembre, siendo la luz total en ladera de exposición polar hasta un 90% menor que en ladera de exposición ecuatorial (en marzo de 1982).

En la Fig. 18 se presentan las temperaturas máximas, mínimas y promedio del día, medidas en caseta meteorológica, en ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar. Se observa que desde noviembre a marzo, las temperaturas máximas son mayores en ladera de exposición polar, en cambio las mínimas son mayores en ladera de exposición ecuatorial. En otras palabras, la amplitud térmica, definida como la diferencia entre temperatura máxima y temperatura mínima, es en este período mayor en ladera de exposición polar. En mayo y julio, tanto la temperatura máxima como la temperatura mínima son mayores en ladera de exposición ecuatorial.

Las regresiones entre la temperatura del aire a 5 cm sobre la superficie del suelo y la temperatura medida en

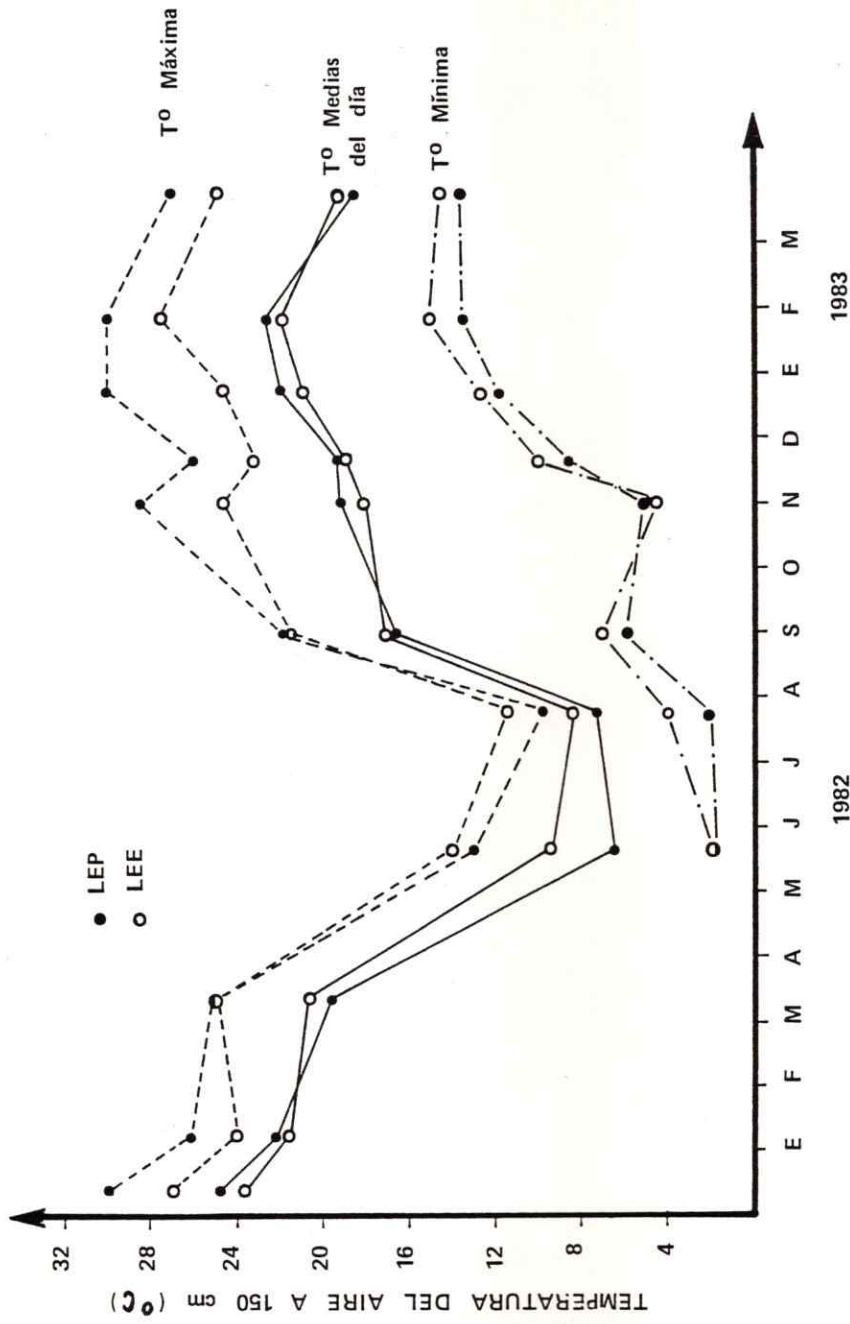


Figura 18: Comparación de las temperaturas máximas, mínimas y promedios diarios, medidas en caseta (a 150 cm) de laderas de exposición ecuatorial (LEE) y de exposición polar (LEP)

caseta ( a 150 cm), se muestran en la Fig. 19. En ladera de exposición ecuatorial (Fig. 19a), a pesar de existir bastante dispersión, los puntos de las tres fechas caen más o menos en la misma línea de regresión, al igual que los promedios diarios. En cambio, en ladera de exposición polar (Fig. 19b) los resultados de septiembre difieren totalmente de las otras dos fechas. Por otro lado, la dispersión de los puntos es mucho menor que en ladera de exposición ecuatorial (hay un mejor ajuste), lo cual se refleja en los coeficientes de determinación.

Las diferencias especialmente en el intercepto entre las dos regresiones de la ladera de exposición polar, se debe a que en abril y noviembre la temperatura a 5 cm fue mayor que a 150 cm, mientras que en septiembre la temperatura a 150 cm fue mayor que a 5 cm. El mayor contenido de agua en el suelo el 10 de septiembre (22%) en relación al 13 de abril y al 6 de noviembre(5%), impediría un mayor calentamiento del suelo, lo que hace que la temperatura a 5 cm sobre el suelo sea mayor que a 150 cm.

Por otro lado, la declinación del sol el 13 de abril y el 6 de noviembre, son muy distintas ( $+8^\circ$  y  $-16^\circ$  respectivamente), por lo cual la radiación en ladera de exposición polar en noviembre debió haber sido mayor que en abril, sin embargo, la temperatura a 5 cm en ambas fechas fue mayor que la temperatura de caseta (Fig.19 b). El 10 de septiembre en

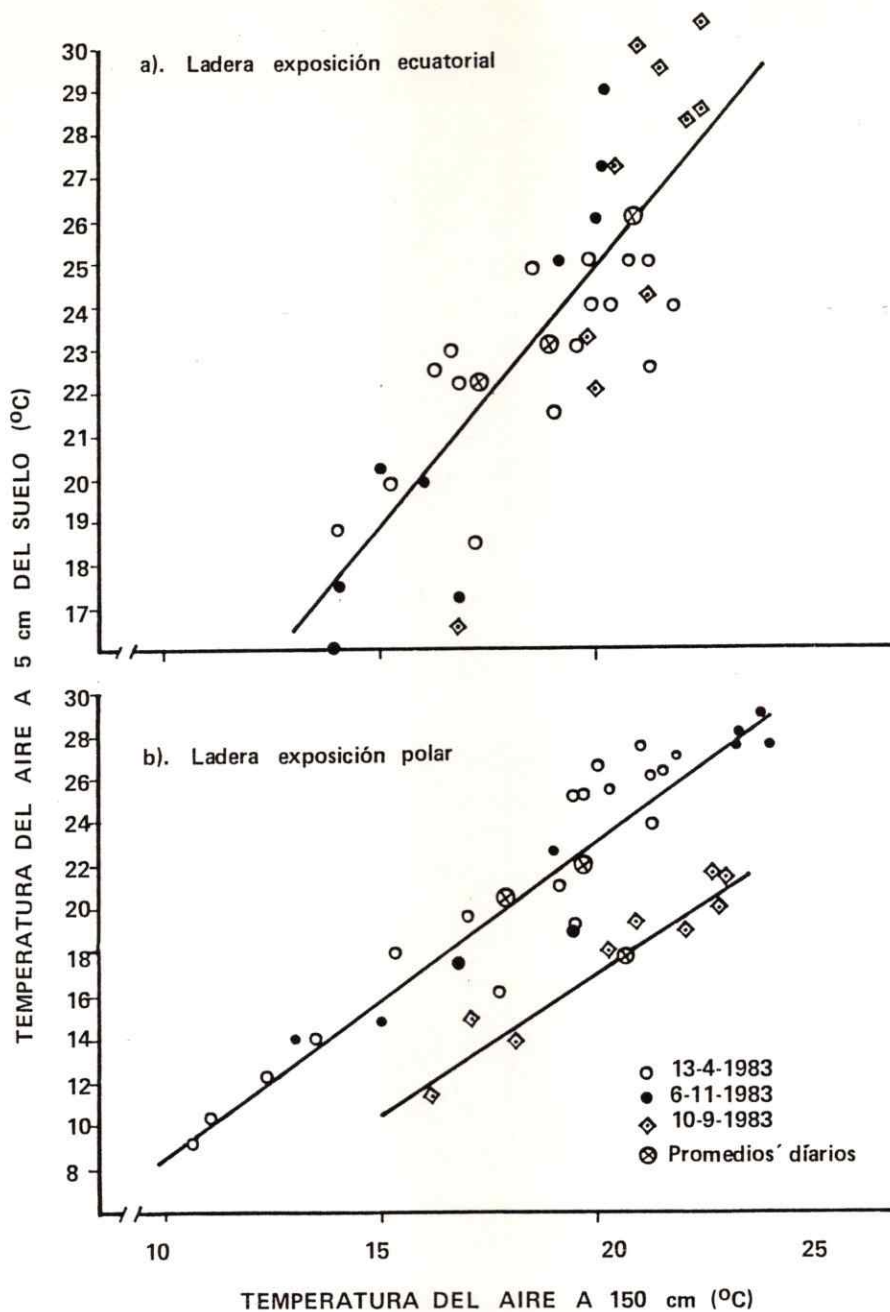


Figura 19: Regresión entre la temperatura de caseta (a 150 cm) y la temperatura a 5 cm sobre la superficie del suelo. En a)  $y = -0.89 + 1.20x$  ( $r^2 = 0.68$ ,  $n = 35$ ;  $P < 0.01$ ) y en b)  $y = -5.94 + 1.46x$  ( $r^2 = 0.90$ ,  $n = 27$ ;  $P < 0.01$ ) para las fechas 13.4.83 y 6.11.83 e  $y = -8.61 + 1.29x$  ( $r^2 = 0.93$ ,  $n = 9$ ,  $P < 0.01$ ) para la fecha 10-9-83.

cambio, la declinación es similar a la del 13 de abril, sin embargo, la temperatura a 5 cm fue menor que la temperatura de caseta.

En ladera de exposición ecuatorial la humedad del suelo en sitio abierto varió en las tres fechas, entre 2.5% y 10%, es decir, el suelo estaba relativamente seco en las tres fechas. Por lo tanto, para estimar la temperatura a 5 cm sobre la superficie a partir de la temperatura de caseta se usó, en el caso de ladera de exposición ecuatorial, una sola ecuación, puesto que la humedad del suelo en ladera de exposición ecuatorial (en el año 1982), sólo en la medición de julio superó el 10%. En cambio, en ladera de exposición polar, se usaron dos regresiones para estimar la temperatura a 5 cm; una para cuando la humedad del suelo era alta (alrededor de un 20%) y otra para valores cercanos al 5%.

En la Fig. 20a se comparan los promedios diarios de temperatura del aire a 5 cm sobre el suelo, de la situación ladera de exposición ecuatorial vs. ladera de exposición polar, con la de sitio abierto vs. manchones. En la Fig. 20b se encuentran graficadas las diferencias relativas, de ambas situaciones. En el caso de ladera de exposición ecuatorial vs. ladera de exposición polar, se graficaron además las diferencias relativas en temperatura del aire medida en caseta.

En esta figura se observa, que las diferencias relativas entre laderas, tienen un patrón distinto a la situación

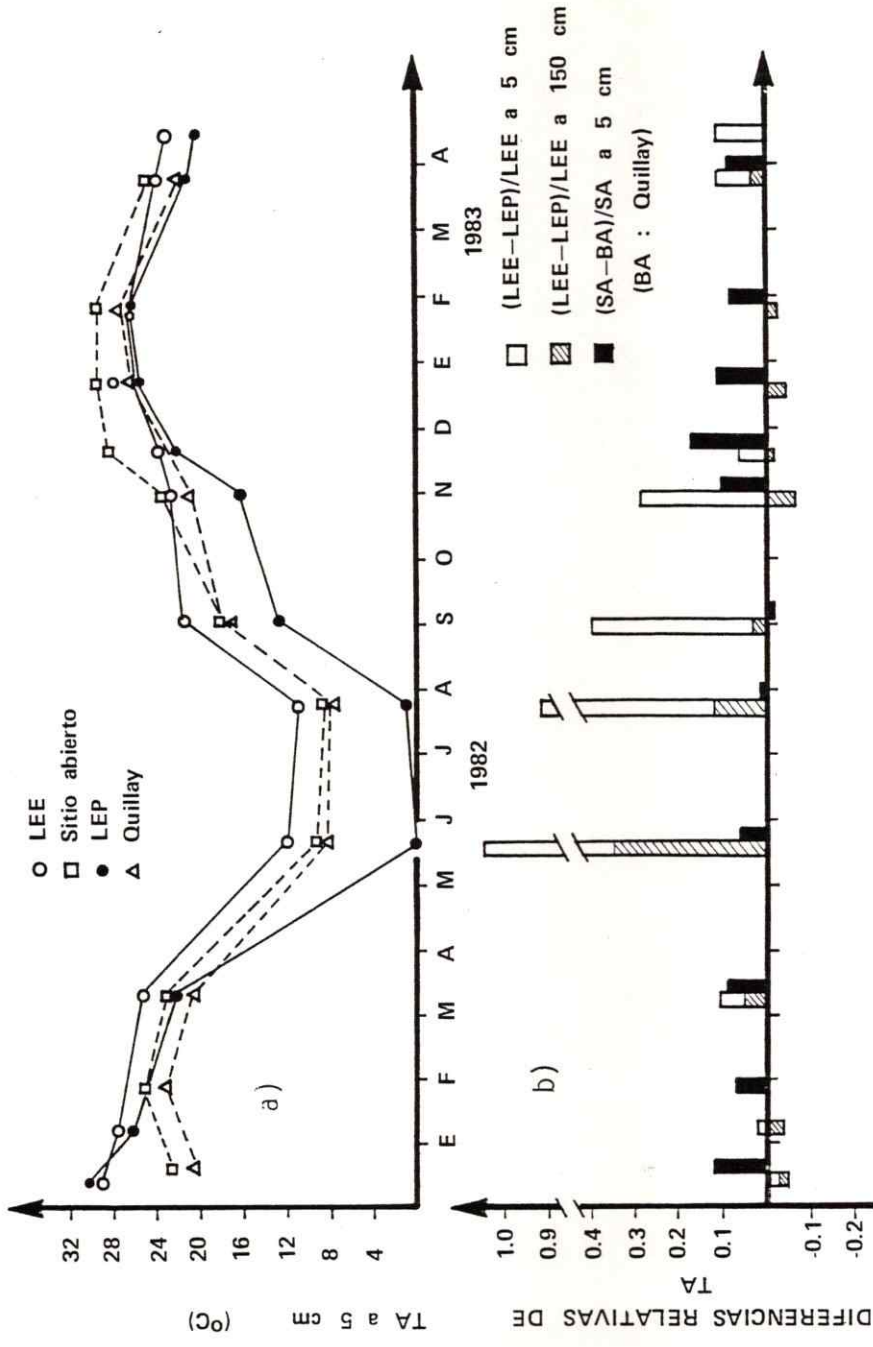


Figura 20: a) Temperatura del aire (TA) a 5 cm del suelo (promedios diarios); comparación de la situación sitio abierto (SA) vs. bajo arbusto (quillay), con la situación ladera de exposición ecuatorial (LEE) vs. ladera exposición polar (LEP). b) Diferencias relativas de TA a 5 cm y 150 cm sobre la superficie del suelo.



sitio abierto vs. manchones. Las diferencias entre laderas son máximas en los meses de invierno y mayores que las diferencias entre sitio abierto y manchones. En cambio, las diferencias relativas entre sitio abierto y manchones son máximas en primavera-verano y mayores que las diferencias entre laderas en verano.

Por otro lado, si se comparan las diferencias relativas en temperatura del aire medida en caseta con las diferencias a 5 cm del suelo (en laderas), se observa que las diferencias a 5 cm del suelo (estimadas) son siempre mayores que las diferencias entre casetas (Fig. 20b).

Esto se comprueba en la Fig. 21 donde se muestran los perfiles de temperatura de mediciones hechas en tres épocas diferentes (promedios diarios). En ésta se observa que las diferencias entre ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar son mayores a 5 cm que a 150 cm de altura. Además, las diferencias en temperatura del suelo de sitios abiertos son considerablemente mayores que las diferencias en temperaturas del aire. Las diferencias relativas de estos valores se encuentran en la Tabla 13.

En la Fig. 22 se encuentran graficados los promedios diarios de humedad relativa de ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar. En ésta se puede ver que, al igual que la temperatura promedio a 150 cm, prácticamente no hay diferencias en la humedad relativa medida en

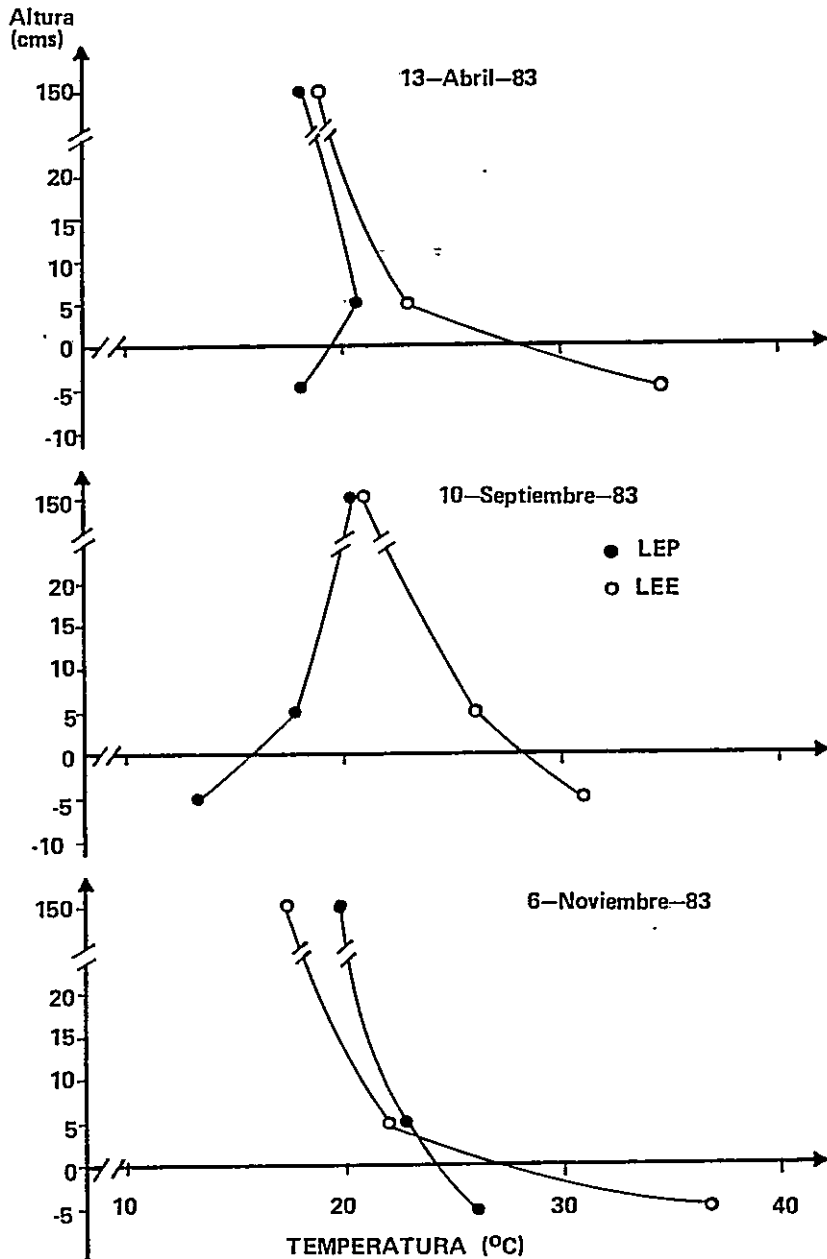


Figura 21: Perfil de temperatura (promedios diarios) en laderas de exposición ecuatorial (LEE) y de exposición polar (LEP) en tres fechas distintas. Los promedios son de sitio abierto.

TABLA 13.— DIFERENCIAS RELATIVAS EN TEMPERATURA DEL AIRE Y DEL SUELO, ENTRE LADERA DE EXPOSICION ECUATORIAL Y LADERA DE EXPOSICION POLAR. LOS VALORES SON PROMEDIOS DIARIOS.

Fecha	Caseta 150 cm	5 cm	Temperatura del suelo	
			BA	SA
13 - 4 - 83	0.05	0.11	0.16	0.48
10 - 9 - 83	0.01	0.32	0.31	0.57
6 - 11 - 83	- 0.14	0.01	0.06	0.29

BA : Bajo Arbusto (Litro)

SA : Sitio Abierto entre arbustos.

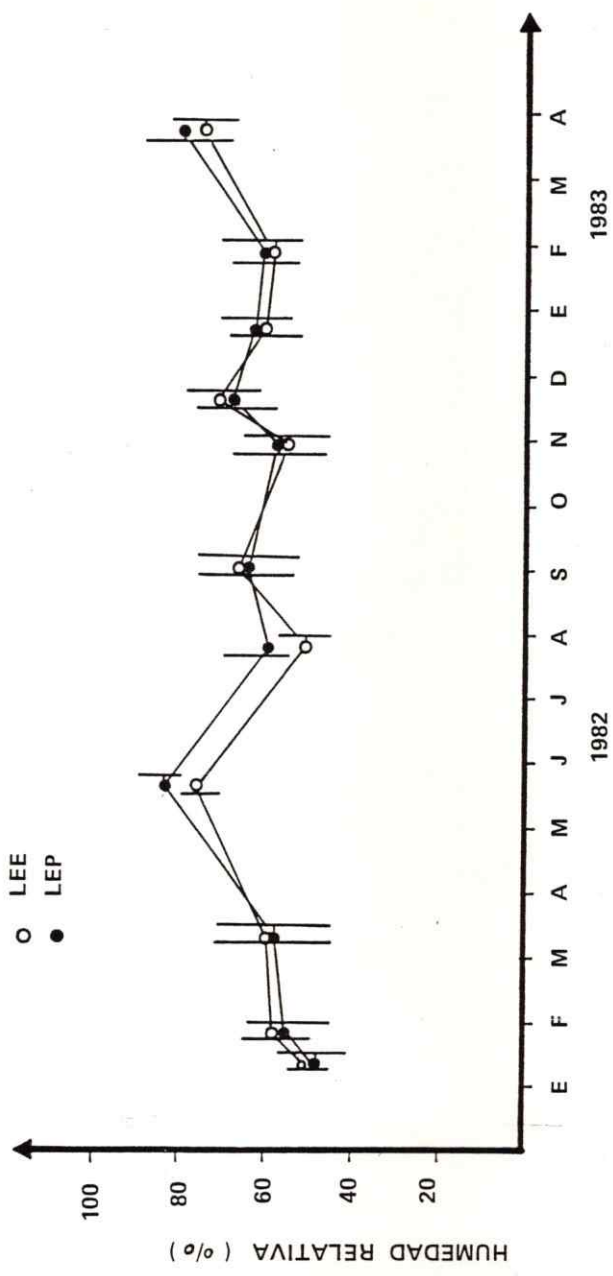


Figura 22: Humedad relativa del aire en laderas de exposición ecuatorial(LEE) y de exposición polar(LEP), medidas en caseta meteorológica (promedios diarios y 2 errores estándares).

caseta, sobre todo en primavera y verano.

En la Fig. 23 se muestran las diferencias relativas en humedad relativa, de la situación sitio abierto vs. manchones y de la situación ladera de exposición ecuatorial vs. ladera de exposición polar. Las diferencias entre ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar fueron calculadas a partir de los promedios de caseta (a 150 cm). Es probable entonces, que las diferencias en humedad relativa a 5 cm del suelo, sean mayores que las diferencias entre casetas y por lo tanto las dos curvas mostradas en esta figura, en realidad no son muy comparables. Sin embargo, lo que es importante en este gráfico, son las diferentes tendencias de las dos curvas. Las diferencias relativas entre sitio abierto y manchones son máximas en verano, mientras que las diferencias entre laderas son mínimas en esta época.

En la Fig. 24 se comparan las diferencias relativas en evaporación potencial de las dos situaciones. Se observa que prácticamente en todas las mediciones, las diferencias relativas entre sitio abierto y manchones son mayores o iguales que las diferencias entre laderas. Entre noviembre y enero, las diferencias entre sitio abierto y manchones, son entre 2 y 4 veces mayores que las diferencias entre laderas, para valores comparables de evaporación en sitio abierto y laderas.

En la Fig. 25 se presentan los resultados de humedad

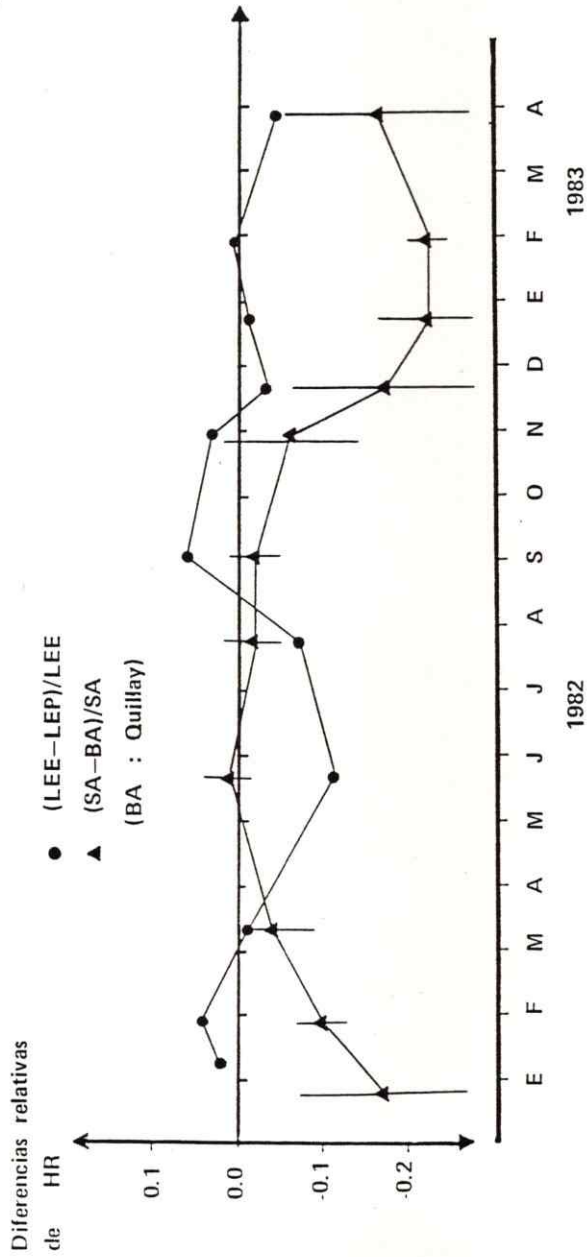


Figura 23: Diferencias relativas de humedad relativa del aire(HR); comparación de la situación sitio abierto(SA) vs. bajo arbusto (BA), con la situación ladera de exposición ecuatorial(LEE) vs.ladera de exposición polar (LEP)(ver texto para mayor explicación).

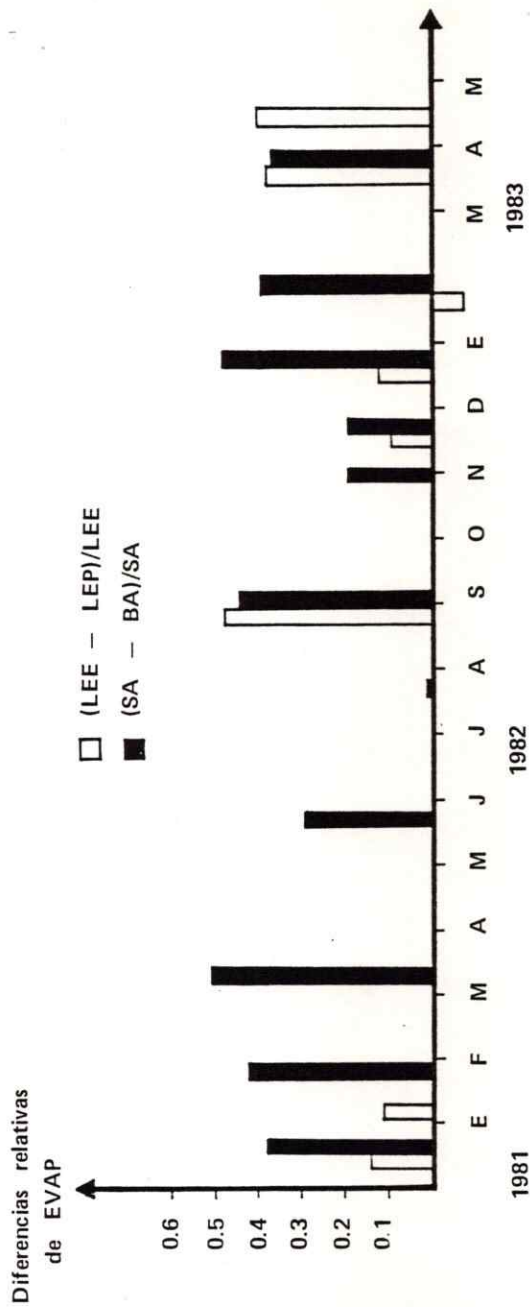


Figura 24: Diferencias relativas de evaporación potencial (EVAP) a 5 cm del suelo; comparación de la situación SA vs.BA con la situación LEE vs. LEP.

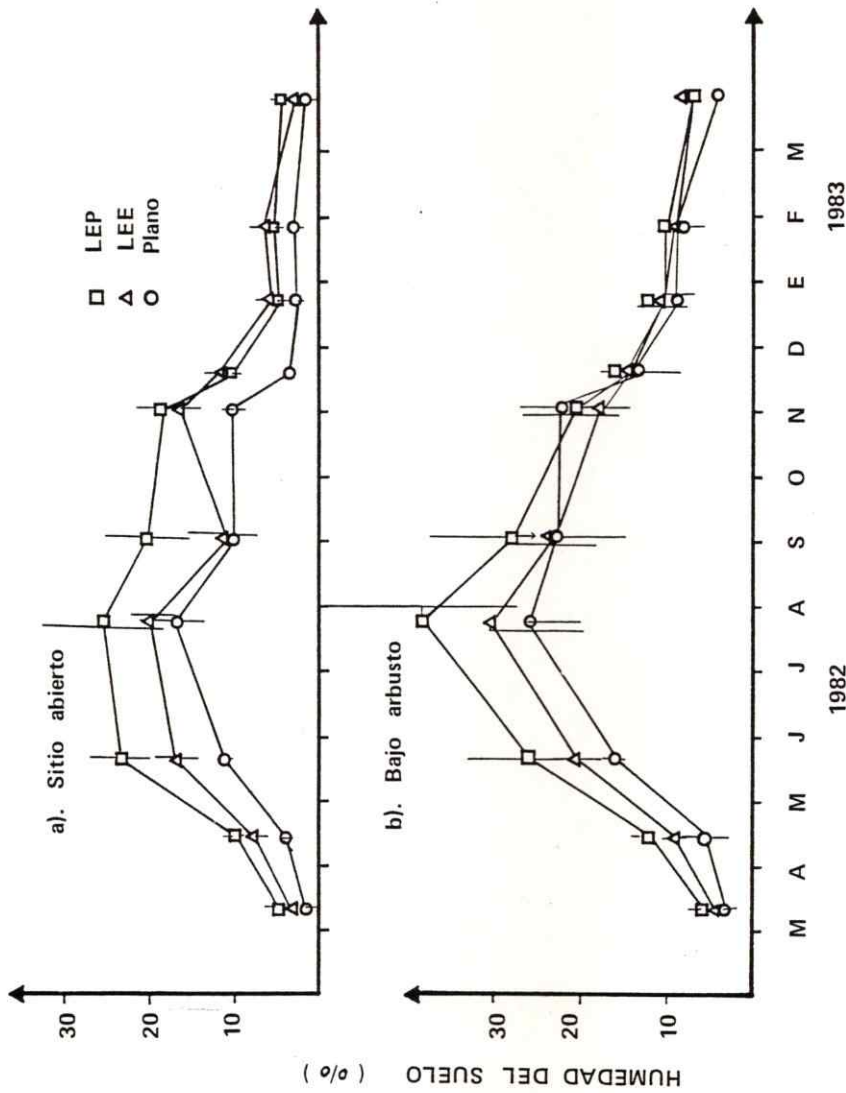


Figura 25: Comparación de la humedad del suelo, entre 5 y 10 cm de profundidad, de los tres sitios de medición: plano, ladera de exposición ecuatorial (LEE) y ladera de exposición polar (LEP). Se comparan por separado la humedad del suelo en sitio abierto y bajo arbusto (litre).



del suelo de sitio abierto y bajo arbusto (litre), obtenidos en ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar y en el plano. La Fig. 25a muestra que la humedad del suelo de sitios abiertos es, en el plano, menor que en laderas. El ANDEVA de dos vías y 5 réplicas, correspondientes a las mediciones en sitios abiertos entre septiembre y marzo de 1983, indica que la interacción exposición (ladera de exposición ecuatorial, ladera de exposición polar y plano)-mes, es significativa ( $P < 0.01$ ). En cambio, la humedad del suelo bajo arbustos (Fig. 25), desde septiembre en adelante, es similar en las tres exposiciones (valores de F del ANDEVA, no significativos) .

En la Fig. 26a muestra las diferencias relativas en humedad del suelo, de sitio abierto vs. manchones y ladera de exposición ecuatorial vs. ladera de exposición polar. Estas últimas se calcularon para sitio abierto y bajo arbusto. En este gráfico se observa que las diferencias entre sitio abierto y manchones en el plano, son mayores que las diferencias entre laderas (tanto en sitios abiertos como bajo arbustos), en los meses de primavera y verano.

En la Fig. 26b se comparan las diferencias relativas en humedad del suelo, entre sitio abierto y bajo arbusto (litre), obtenidas en el plano, ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar. Se observa que las diferencias entre sitio abierto y bajo arbusto en el plano, son incluso mayores que las mismas diferencias en ladera de exposición ecuatorial.

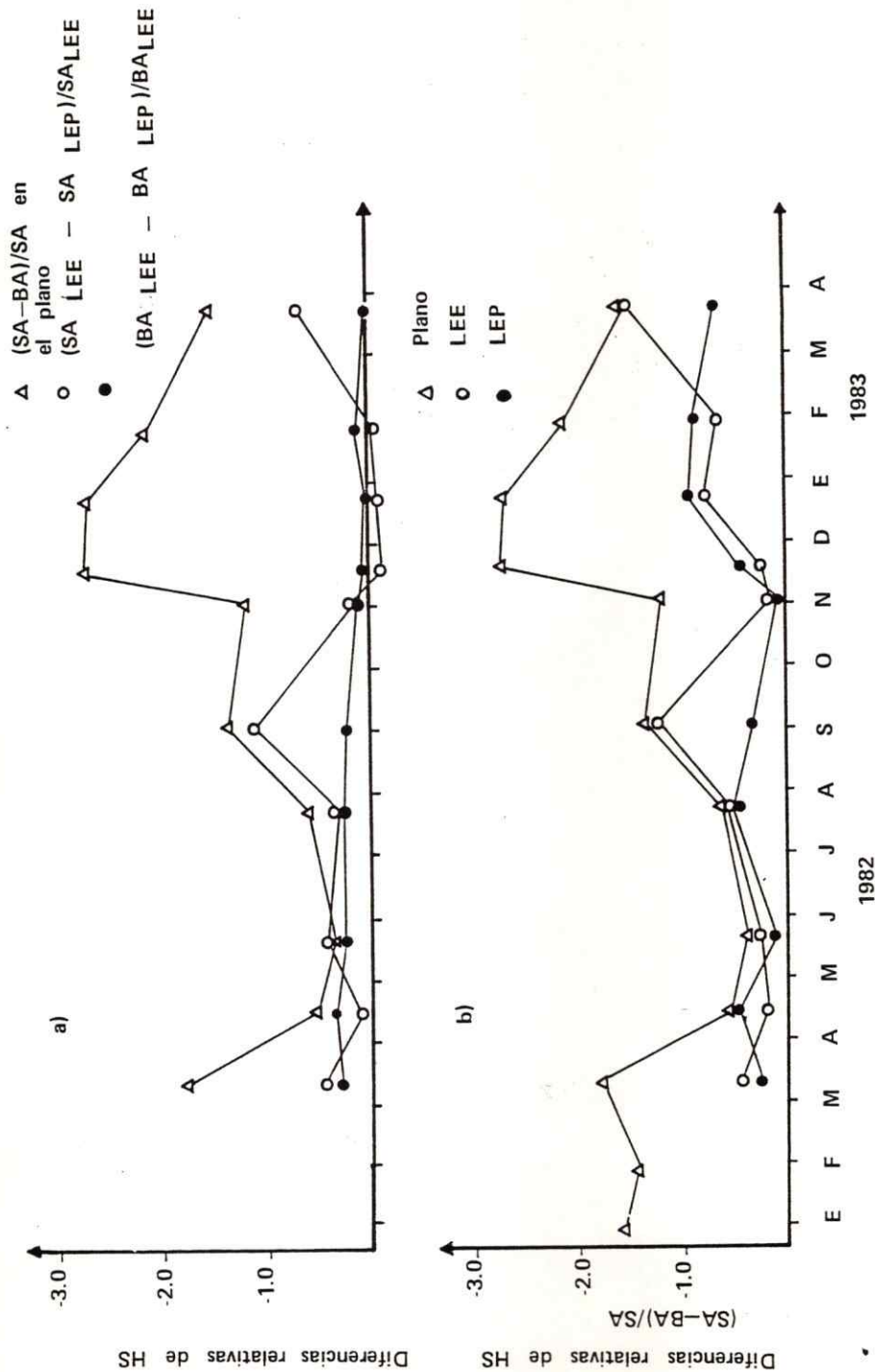


Figura 26: Diferencias relativas de humedad del suelo (HS) entre 5 y 10 cm de profundidad. a). Se comparan las diferencias relativas de la situación LEE vs. LEP, con la situación SA vs. BA en el plano. En este caso BA es bajo litre. b) Se comparan las diferencias relativas ((SA-BA)/SA) de los tres sitios de medición; plano, LEE y LEP. BA es bajo litre.

## 2c      Discusión

Los resultados obtenidos de radiación (o luz) en laderas corroboran lo ya descrito por Miller et al.(1981), en el sentido de que la radiación incidente en ladera de exposición ecuatorial es mayor que la radiación en ladera de exposición polar.

En estas dos laderas, que tienen pendientes similares en el sitio de mediciones, las diferencias en radiación dependen esencialmente de la declinación del sol, a excepción de los días en que está completamente nublado. En días nublados, la radiación es esencialmente difusa por lo que la radiación que llega a ambas laderas, es la misma (ver julio en Fig. 16).

Sin embargo, a pesar de ser mayor la radiación en ladera de exposición ecuatorial que en ladera de exposición polar, las temperaturas máximas del aire medidas en caseta (a 150 cm de altura), son mayores en ladera de exposición polar (Fig. 18). Esta paradoja se explicaría por el hecho de que en ladera de exposición ecuatorial el viento aparentemente es mayor que en ladera de exposición polar, especialmente en primavera y verano. En ladera de exposición polar la mayor cobertura de arbustos, la hace ser más protegida del viento, como también es posible que la acumulación de calor sea mayor, por efectos de la mayor biomasa de arbustos.

La amplitud térmica (temperatura máxima-temperatura mínima) es mayor en ladera de exposición polar (Fig. 18). Los promedios diarios en cambio, son similares en ambas laderas (Fig. 19) y lo mismo sucede con la humedad relativa medida en caseta (Fig. 22).

Distinto es lo que se observa a 5 cm sobre el suelo, puesto que las diferencias relativas en la temperatura promedio, entre ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar, son mayores que a 150 cm de altura (Fig. 20 b). A pesar de esto, entre diciembre y febrero, las diferencias relativas en la temperatura del aire a 5 cm son prácticamente cero (Fig. 20a y b).

Pero, las mayores diferencias de temperatura entre las dos laderas, están en el suelo de sitios abiertos (Fig. 21). No ocurre lo mismo con las diferencias relativas en la temperatura del suelo bajo arbusto. Estas son más o menos iguales a las diferencias relativas a 5 cm sobre el suelo (Tabla 16).

Al analizar las diferencias relativas de todas las variables estudiadas (luz, temperatura del aire, humedad relativa, evaporación y humedad del suelo), se encuentra que las máximas diferencias entre laderas, son en marzo-abril y septiembre. Desde noviembre a enero, la época más seca en el matorral, las diferencias entre laderas son mínimas e incluso cero.

Muy diferentes es lo que ocurre con las diferencias relativas entre sitio abierto y bajo manchones. Estas son máximas, precisamente en la época más seca en el matorral (de noviembre a marzo).

Al comparar la situación laderas con la situación sitio abierto vs. manchones, se encuentra que los patrones de diferencias son distintos y que las diferencias entre sitio abierto y bajo manchones, son considerablemente mayores en la época donde el clima pone mayores restricciones a la actividad de los organismos. Esto se observa con prácticamente todas las variables climáticas medidos y estimados, especialmente con luz, evaporación y humedad del suelo.

En esta época (noviembre a marzo) las diferencias en luz difusa, entre sitio abierto y bajo arbusto, son mucho mayores que las diferencias en luz total entre ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar (Fig.17), luego, las diferencias en luz total entre sitio abierto y bajo arbusto, deberían ser aún mayores.

### 3 EFECTO DEL MICROCLIMA DE LOS MANCHONES DE ARBUSTOS EN LA SOBREVIVENCIA DE PLANTULAS DE LITRE Y QUILLAY.

En las dos secciones anteriores vimos que en la época más seca del matorral, las diferencias microclimáticas entre sitios abiertos y los manchones de arbustos, son mayores que las diferencias entre una ladera de exposición ecuatorial y una ladera de exposición polar. Este es el período durante el cual el clima impone mayores restricciones a la actividad de los organismos del matorral, entre otros las plantas y los insectos (Mooney y Dunn, 1970; Atkins, 1977). También hemos mostrado que hay diferencias en el microclima bajo el dosel de distintas especies de arbustos. La pregunta ahora es por posibles significados biológicos de esta zonación.

En la introducción mencionamos que la distribución de las plántulas de arbustos como litre, quillay y colliguay, está restringida a los manchones, no así las plántulas de Baccharis spp., que se encuentran en los sitios abiertos (Fuentes et al, 1984).— Estos mismos autores encontraron, además, que la sobrevivencia de plántulas plantadas (y protegidas de mamíferos herbívoros), era cualitativamente mayor bajo los manchones que en sitios abiertos.

Siendo mayores las diferencias microclimáticas entre

sitios abiertos y los manchones de arbustos que las diferencias entre laderas, en la época de mayor "stress" hídrico para las plantas, es posible explicar por diferencias microclimáticas, la sobrevivencia y distribución de las plántulas encontradas por Fuentes et al (1984).

Sin embargo, bajo los arbustos no sólo el microclima es distinto al de sitios abiertos, sino que al parecer también hay diferencias en las características físico químicas del suelo. Bajo los arbustos aparentemente hay mayor cantidad de materia orgánica, la profundidad del suelo es mayor y probablemente la capacidad de retención de agua y de nutrientes de estos suelos, sea mayor que en los sitios abiertos. De aquí que sea posible pensar que el suelo bajo los arbustos pueda también mejorar la "suerte" de las plántulas de arbustos.

Por otro lado, dado que existen diferencias microclimáticas bajo las especies de arbustos dominantes del matorral, es interesante ver si tales diferencias en microclima se "traducen" en sobrevivencias de plántulas de arbustos. Los resultados de Fuentes et al. (no publicado) muestran que la sobrevivencia de plántulas plantadas ( y protegidas de mamíferos herbívoros) bajo litre y quillay, era mayor que bajo Baccharis spp. Estas diferencias en sobrevivencia de plántulas, podrían ser explicadas por las diferencias microclimáticas que existen entre esas especies de arbustos (entre

litre, quillay y Baccharis ). Sin embargo, podrían haber otros factores que estén dando cuenta del fenómeno, como ser diferencias en la cantidad de nutrientes del suelo y no sólo el microclima.

En esta sección se quiere ver si la distribución y sobrevivencia de plántulas encontradas por Fuentes et al. (1984) y Fuentes et al. (no publicado), se explican por diferencias microclimáticas. Para averiguar esto, nos planteamos las siguientes hipótesis de trabajo:

- a) El efecto en la sobrevivencia de plántulas del microclima de manchones de arbustos, es igual al efecto del microclima de sitios abiertos.
- b) El microclima bajo las especies de arbustos dominantes del matorral (litre, quillay, colliguay y Baccharis), es para las plántulas de arbustos, ambiente igual. Es decir, la sobrevivencia de las plántulas es igual bajo esas especies de arbustos.

De esta manera, el microclima de manchones no sólo lo estaríamos midiendo en términos de parámetros abióticos, sino que también en términos de sobrevivencia de plántulas de arbustos.



### 3a Materiales y Métodos

Se estudio el efecto del microclima de los arbustos litre, quillay, colliguay y Baccharis spp. y de sitio abierto en la sobrevivencia de plántulas de litre y quillay.

Para comparar la sobrevivencia relativa de plántulas en los distintos micrositos (bajo arbusto y abierto), se plantaron plántulas de litre y quillay bajo litre, quillay, colliguay y Baccharis y en sitios abiertos. En cada microsito, se plantaron 8 plántulas de litre y 8 de quillay, de 5 cm de altura aproximadamente. Estas se cubrieron con una malla de alambre para evitar que fueran depredadas por mamíferos herbívoros.

Con el fin de separar el efecto del microclima del posible efecto del suelo en la sobrevivencia de plántulas, se hicieron experimentos en macetas. De esta manera se quiso evitar además, las posibles interacciones competitivas entre plántulas y hierbas y/o entre plántulas y el arbusto "nodriza" (el arbusto bajo el cual se plantaron). Lo que interesa son sobrevivencias relativas de plántulas en las distintas situaciones de microclima y de suelo.

Se plantaron plántulas de litre y quillay del mismo tamaño que en el experimento anterior en maceteros de pluma- vit de 15 cm de altura y de 15 cm en el diámetro mayor y se colocaron bajo arbustos y en un sitio abierto. Se plantó una

plántula por macetero. Los maceteros fueron llenados con tierra extraída bajo los arbustos y de sitio abiertos. Estos se llenaron con bloques de suelo, a fin de no alterar mayormente el perfil del suelo. Las plántulas se cubrieron con una malla de alambre. Se hicieron 8 réplicas por cada tratamiento.

Todas las plántulas se plantaron durante la segunda semana de octubre de 1982. El tamaño de éstas fue similar al de las plántulas naturales (5 cm), en esa época. Estas se revisaron semanalmente y lo que se registró fue sobrevivencia.

Para comparar el efecto sobre la sobrevivencia de plántulas del microclima bajo manchones, con el efecto del microclima de sitios abiertos, se diseñó el siguiente experimento:

	<u>Plántula</u>	<u>Microclima</u>	<u>Origen del Suelo</u>
Experimento	Litre	BAi	Si
	Litre	SA	Si
Control	Litre	BAi	SA
Experimento	Quillay	BAi	Si
	Quillay	SA	Si
Control	Quillay	BAi	SA

donde BAi es microclima bajo el arbusto i, Si, el suelo bajo el arbusto de la especie i, SA es sitio abierto (microclima o suelo) e i es litre, quillay o Baccharis spp. Las 8

réplicas de los experimentos bajo arbusto, se colocaron bajo 3 arbustos (individuos), quedando experimento y control bajo los mismos individuos.

Para comparar el efecto sobre la sobrevivencia plántulas, del microclima bajo litre, quillay, colliguay y Baccharis, se plantaron plántulas de litre y colliguay en maceteros con suelo de litre y se colocaron bajo el dosel de litre, quillay, colliguay y Baccharis. Al usar el mismo suelo, se quiso aislar el efecto del microclima.

Se hizo un control de suelo, en el cual se comparó la sobrevivencia de plántulas en los distintos suelos (suelo bajo litre, quillay, colliguay y Baccharis), en un mismo microclima.

Se analizó la distribución de frecuencias del tiempo de sobrevivencia de las plántulas, con el fin de determinar el significado estadístico de los distintos tratamientos.

En los análisis se usó estadística no paramétrica, al encontrarse que las frecuencias esperadas en base a una distribución de t, eran significativamente diferentes de las frecuencias observadas ( $\chi^2 = 19.74$ ,  $P < 0.001$  (Sokal, 1981)).

## 3b Resultados

En la Fig. 27 se muestran las curvas de sobrevivencia de plántulas de litre y quillay, plantadas bajo litre, quillay, colliguay y Baccharis y en sitio abierto. En el gráfico, las plántulas de litre y quillay se juntaron para aumentar el número de réplicas, ya que varias plántulas fueron predadas por insectos y se secaron. La semana N° 27 (última semana de abril de 1983), se consideró como el fin del experimento por ser la época en que comenzaron las lluvias. Después de esta semana se supuso que el efecto del microclima en la sobrevivencia de plántulas, era mínimo en relación a lo que ocurría en primavera y verano. De hecho, ya en la semana N° 9 la sobrevivencia de plántulas en sitios abiertos era de sólo un 7% (1 plántula viva).

En esta figura se observa que el porcentaje de plántulas que sobrevivieron el período seco (plántulas que llegaron hasta la semana N° 27, fue mucho mayor bajo litre, quillay y colliguay (100%, 80% y 46% respectivamente), que en sitio abierto (7% de las plántulas). Bajo Baccharis la sobrevivencia de plántulas fue también mayor que en sitio abierto.

En la Fig. 28 se muestran los resultados de los ensayos en maceteros, para la comparación del efecto del microclima aislado del efecto del suelo bajo arbusto vs. el de sitio abierto, en la sobrevivencia de plántulas de litre y quillay.

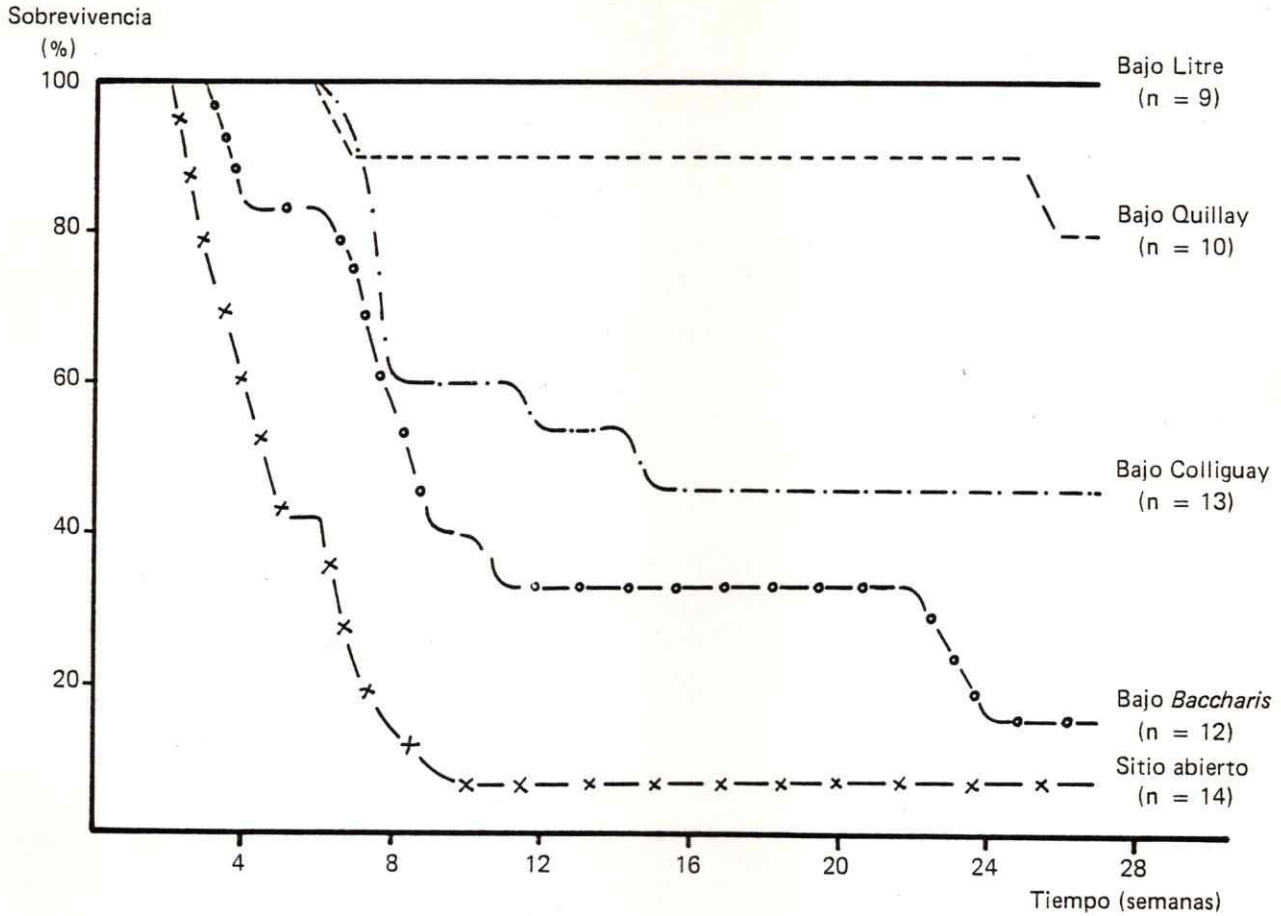


Figura 27: Sobrevivencia de plántulas de litre y quillay, plantadas bajo litre, quillay, colliguay y Baccharis spp. y en sitio abierto.

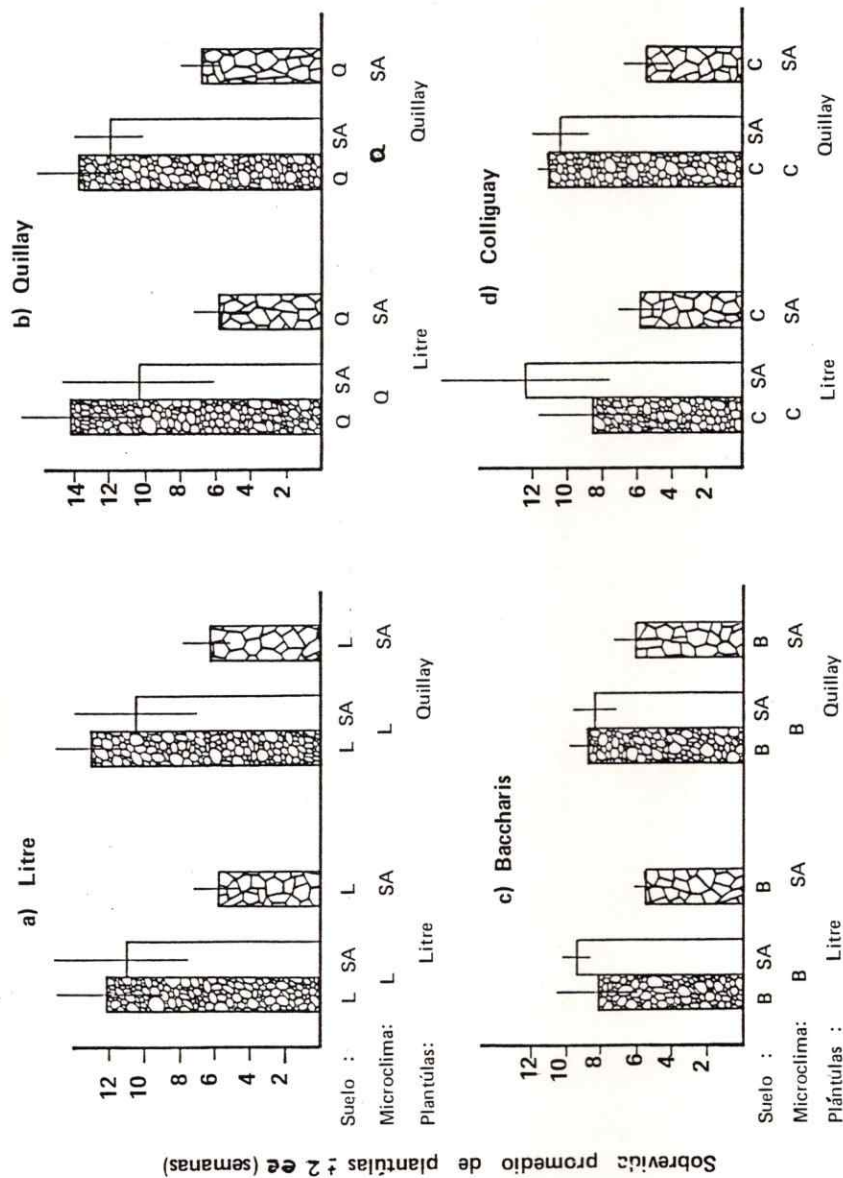


Figura 28: Tiempo de sobrevida promedio de plántulas ( $\pm 2$  errores estándares) de litre y quillay plantadas en macetero. Se compara por separado, el tiempo de sobrevida de plántulas bajo litre(L), quillay(Q), colliguay(C) y Baccharis(B), con el tiempo de sobrevida en sitio abierto(SA). También se muestra en cada caso, el control de suelo correspondiente.

También se muestra el control de suelo.

La prueba de Mann-Whitney para el tiempo de sobrevivida, indica que la sobrevivida promedio de plántulas tanto de quillay como de litre puesta en macetas con suelo de quillay (Fig.28 b), fue significativamente mayor bajo quillay que en sitio abierto ( $P < 0.001$ ). Algo similar sucede con la sobrevivencia de plántulas bajo litre y colliguay (Fig.28a y d). En cambio, la sobrevivida promedio bajo Baccharis spp. no fue significativamente mayor que en sitio abierto ( $P > 0.10$ ), aunque el efecto del microclima tendió a ser mayor que el efecto de suelo (Fig. 28 c).

La sobrevivida promedio de plántulas puestas en macete-ro bajo quillay y con suelo de quillay (Fig. 28 b), no fue significativamente mayor que la sobrevivida de plántulas puestas bajo el mismo arbusto, pero en suelo de sitio abierto (control)(Mann-Whitney,  $P > 0.05$ ). Lo mismo sucede en el caso de los arbustos litre, colliguay y Baccharis. Esto significa que el tipo de suelo no tuvo un efecto significativo en la sobrevivencia de plántulas de litre y quillay.

De estos resultados se concluye que el microclima bajo los arbustos(manchones), constituye para las plántulas un ambiente distinto que el de sitio abierto y, que el efecto del microclima en la sobrevivencia de plántulas es considerablemente mayor que el efecto del suelo.

En la Fig. 29 se compara el tiempo de sobrevida de las plántulas de litre y quillay puestas en maceteros, bajo litre, quillay, colliguay y Baccharis. En este ensayo se usó el mismo tipo de suelo en todos los maceteros (suelo de litre). El ANDEVA de Kruskal-Wallis indica que hay diferencias significativas en la sobrevida de plántulas bajo las cuatro especies de arbustos consideradas ( $P < 0.005$ ).

Comparaciones múltiples mediante la prueba de Mann-Whitney (Kirk, 1968) indican que la sobrevida promedio de plántulas bajo Baccharis spp., fue significativamente menor que bajo litre, quillay y colliguay ( $P < 0.001$ ).

En la Fig. 30 se muestra el control de suelo. En esto se observa que la sobrevivencia de plántulas en suelo de litre, quillay, colliguay y Baccharis, fue similar.



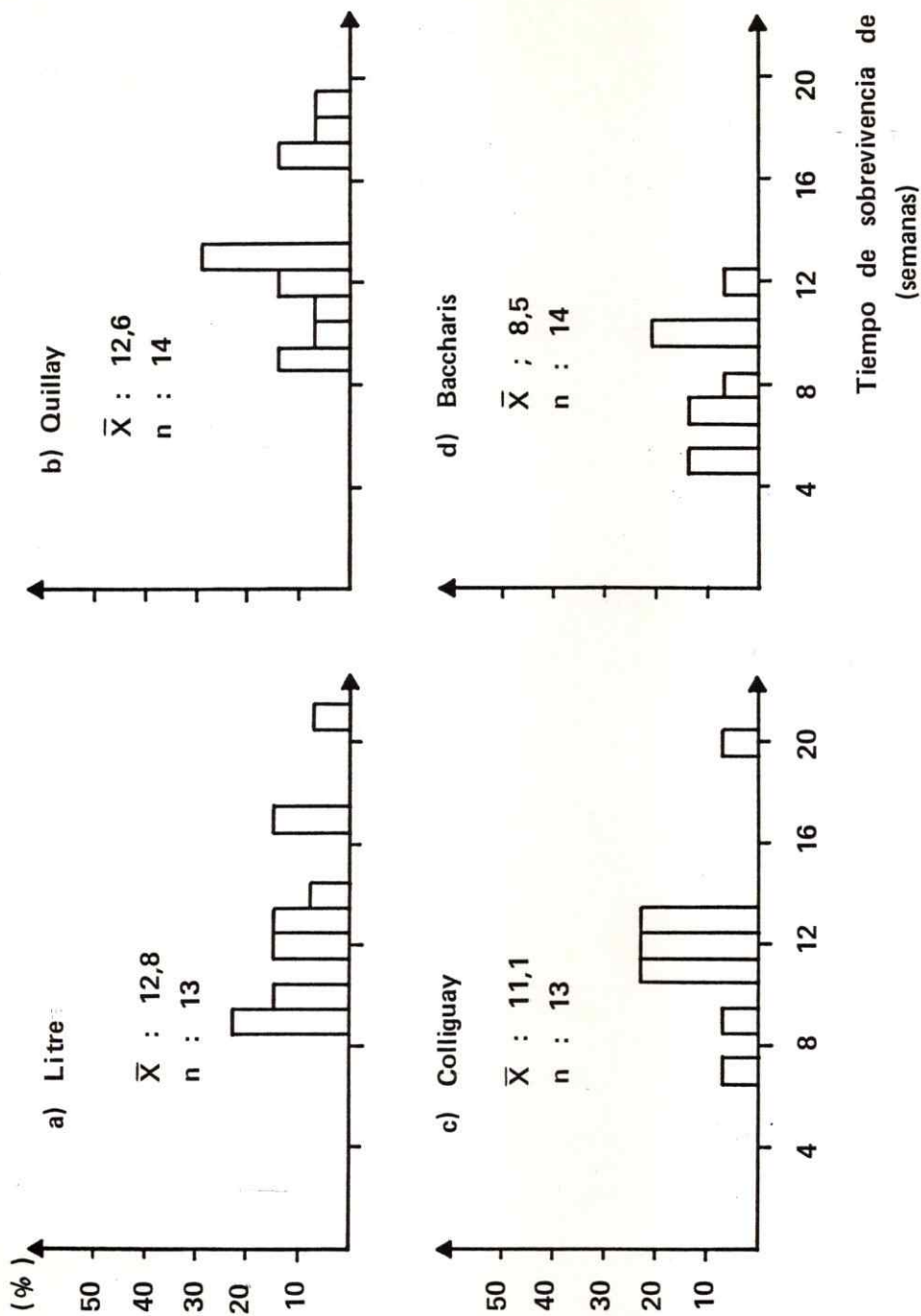


Figura 29: Tiempo de sobrevivencia de plántulas ( litre + quillay) plantadas en maceteros bajo litre, quillay, colliguay y Baccharis. Se muestra el porcentaje de plántulas que sobrevivieron los diferentes tiempos. Todos los maceteros llenados con tierra sacada bajo litre.



Figura 30: Control de suelo; tiempo de sobrevida promedio ( $\pm$  2 errores estándares) de plántulas de litre y quillay, plantadas en macetero, con suelo de litre (L), quillay (Q), colliguay (C) y *Baccharis* (B). Todos los maceteros fueron colocados en un sitio abierto.

## 3c      Discusión

Los resultados obtenidos corroboran lo encontrado por Fuentes et al. (1984), en el sentido de que la sobrevivencia de plántulas plantadas bajo manchones de arbustos y protegidas de mamíferos herbívoros es, a excepción de las de Baccharis, cualitativamente mayor que en sitios abiertos entre manchones.

Los experimentos en maceta indican que el microclima bajo los manchones de litre, quillay y colliguay, aumentan significativamente la expectativa de vida de las plántulas de arbustos en relación a sitio abierto y no así el suelo bajo los manchones (primera hipótesis). Si bien es cierto, que el efecto del microclima en la sobrevivencia de las plántulas aislado del efecto del suelo, lo evaluamos mediante experimentos en maceteros, lo que interesa son diferencias relativas, es decir, que el efecto del microclima en la sobrevivencia de plántulas es considerablemente mayor que el efecto del suelo (Fig. 28).

Es claro entonces, que las diferencias en microclima que existen entre los sitios abiertos y bajo los manchones de arbustos, se "traducen" en diferencias en sobrevivencias de plántulas de arbusto. En sitios abiertos la mayor evaporación, junto a una menor humedad del suelo, hacen que el "stress" hídrico para las plántulas sea mayor que bajo

manchones.

Por lo tanto, la menor sobrevivencia de plántulas plántadas en sitios abiertos en relación a las plantadas bajo manchones, se debe más bien a las diferencias en microclima entre los dos micrositios que a las diferencias de suelo. En sitio abierto la sobrevivencia de plántulas después de la estación seca fue casi cero, en cambio, bajo litre, quillay y colliguay fue de un 100, 80 y 46%, respectivamente (Fig. 27). La mayoría de estas plántulas sobrevivieron a la estación seca del año siguiente. Si se considera que el año en que se hicieron estos ensayos fue un año excepcionalmente lluvioso (sobre 800 mm de agua caída) y aún así, la sobrevivencia de plántulas en sitio abierto fue casi cero, entonces es posible pensar que el microclima en sitios abiertos es un impedimento muy grande, para la colonización por parte de plántulas de arbustos como litre y quillay.

Por lo tanto, el fenómeno de la distribución de las plántulas de arbustos en el matorral, las cuales se encuentran casi exclusivamente bajo los manchones, a excepción de las de Baccharis, podría ser explicado en parte por la zonación microclimática que existe en el matorral.

También bajo Baccharis la sobrevivencia de plántulas fue mayor que en sitio abierto (Fig. 27). Los resultados de las mediciones de microclima, indican que las condiciones microclimáticas bajo Baccharis son distintas a los de sitio

abierto; la luz difusa ( o radiación) es alrededor de un 60% menor que en sitio abierto(Fig. 3), la humedad relativa tiende a ser mayor bajo Baccharis que en sitio abierto (Fig. 9), la temperatura del suelo es hasta un 40% menor que en sitio abierto (Fig.9) y la humedad del suelo tiende a ser mayor bajo Baccharis que en sitio abierto (Fig. 13).

Estas diferencias microclimáticas entre Baccharis y sitio abierto tienen un efecto en la sobrevivencia de las plántulas, como lo demuestran los resultados de los experimentos en maceta, donde se aisló el efecto del microclima del efecto del suelo (Fig. 28c). Esto está indicando que el microclima bajo el dosel de Baccharis, es para las plántulas de arbustos un ambiente distinto del de sitios abiertos.

Nuestros resultados también nos permiten evaluar nuestra segunda hipótesis, que dice relación con la sobrevivencia de plántulas bajo distintas especies de arbustos. Estos indican que la sobrevivencia de las plántulas plantadas, no es igual bajo las cuatro especies de arbustos estudiadas (litre, quillay, colliguay y Baccharis), sino que ésta es mayor bajo litre y quillay, en relación a colliguay y mayor aún, si se compara con la sobrevivencia de plántulas bajo Baccharis(ver Fig.27). Algo similar encontraron Fuentes et al.(no publicado).

Estas diferencias en la sobrevivencia de plántulas, son más bien explicadas por diferencias microclimáticas entre las cuatro especies de arbustos(Fig.29), que por diferencias

en las características físico químicas de los suelos (Fig. 30).

En la última sección de esta tesis se discute el significado ecológico de estos resultados.

#### 4 EFECTO DE LOS MANCHONES DE ARBUSTOS EN EL CRECIMIENTO Y SOBREVIVENCIA DE LARVAS DEFOLIADORAS (Macromphalia sp.)

En el capítulo anterior vimos que el microclima generado por los manchones, tiene un efecto biológico significativo en la sobrevivencia de plántulas de arbustos. Ahora se quiere ver si para los insectos el microclima de los manchones es un habitat más favorable que el microclima de los sitios abiertos. Es sabido que los insectos defoliadores se encuentran asociados a los manchones de arbustos (Fuentes y Etchegaray 1983) y que esa asociación podría ser el resultado de varios factores que están favoreciendo la "inmigración" o "emigración", en tiempo ecológico o evolutivo, de insectos hacia, o desde los manchones (Janzen, 1968).

Como mostramos en el primer capítulo la estructura en manchones del matorral genera una zonación microclimática, donde el microclima bajo los manchones es significativamente distinto del de sitios abiertos. Bajo los manchones el clima no sólo es más higrófilo (de mayor humedad relativa y menor temperatura), sino que también presenta menores fluctuaciones diarias y estacionales que en los sitios abiertos. De aquí que es posible pensar que una zonación microclimática de ésta naturaleza pueda tener un efecto en la adecuación

biológica (fitness) de los insectos, en particular de los defoliadores. De ser así, la asociación insecto-manchón podría estar favorecida por el microclima de los manchones.

En el caso de los insectos defoliadores, la interacción insecto-manchón ocurre esencialmente en la estación cálido-húmeda, durante el crecimiento de los arbustos siempre verdes (Fuentes et al. 1981). En verano, tanto la diversidad como la densidad de insectos disminuye abruptamente (Atkins, 1977). En esta misma época y asociado a un cambio climático estacional, se observa que las hojas de los arbustos siempreverdes maduran y se esclerifican (Montenegro et al., 1979).

Los resultados obtenidos por Poiani (1984), indican que la esclerificación de las hojas afecta la asociación insecto defoliador-manchón. Poiani encontró que la densidad de insectos defoliadores en litres que tenían sólo hojas esclerificadas (litres que no habían crecido ese año), era menor que en litres con hojas nuevas y hojas esclerificadas.

Es posible entonces, que para los insectos defoliadores las hojas nuevas y las maduras esclerificadas sean alimentos de distinta "calidad". De ser así, la edad de la hoja de los arbustos siempreverdes del matorral podría tener un efecto en la adecuación biológica de éstos y esclerificación ser una presión selectiva para los insectos defoliadores.

Puesto que la esclerificación de las hojas de los arbustos siempreverdes ocurre concomitante a un cambio climático,



entonces el efecto "microclimático" de los manchones sobre los insectos defoliadores, podría también ocurrir a través de un cambio en la "calidad" de las hojas.

En este capítulo se quiere ver si el "microclima" de los manchones tiene un efecto en los insectos, en particular los defoliadores.

Buenos representante de los insectos defoliadores, son las larvas de Lepidoptera. En el matorral de la precordillera de Santiago, asociado a Muehlenbeckia hastulata (arbusto siempreverde) se encuentran larvas de Macromphalia sp. (Lasiocampidae, Lepidoptera) desde octubre a diciembre. La abundancia de estas larvas es muy alta en octubre y noviembre, por lo que constituyen un buen material para hacer bioensayos.

Las hipótesis de trabajo son las siguientes:

- a) El crecimiento y/o sobrevivencia de insectos defoliadores bajo un manchón, es igual al crecimiento y/o sobrevivencia de insectos en un sitio abierto.
- b) La esclerificación de las hojas no tiene un efecto en el crecimiento y/o sobrevivencia de insectos defoliadores. Esto quiere decir que hojas nuevas y maduras (esclerificadas) de arbusto, son alimentos de la misma calidad para los insectos.

#### 4a Materiales y Métodos

Los manchones de Muehlenbeckia hastulata (quilo) se encuentran en el cono aluvial, en zonas que han sido muy intervenidas. En el matorral poco intervenido esta especie es muy poco frecuente.

Las larvas de Macromphalia sp. se encuentran casi exclusivamente asociadas a quilo, pero algunas veces se observan en Acacia caven (espino) que están junto a quilo.

Para poner a prueba las dos hipótesis planteadas, se pusieron larvas de Macromphalia sp., de los primeros estados larvales, en vasos plásticos transparentes ( 3 larvas por vaso y se colocaron bajo un manchón ( de quillay) y en un sitio abierto. Se eligió quillay por ser un buen representante de los manchones del matorral poco intervenido.

El diseño experimental fue un ANDEVA de dos vías (microclima y tipo de hojas). De esta manera se pudo evaluar el efecto del microclima y del tipo de hoja en el crecimiento y sobrevivencia de larvas, como también la interacción microclima-tipo de hoja. Los tratamientos fueron los siguientes:

- a) Larvas que se alimentaron con hojas de quilo y que se colocaron bajo manchón y en sitio abierto.

- b) Larvas que se alimentaron con hojas nuevas de litre, puestas bajo manchón y en sitio abierto.
- c) Larvas que se alimentaron con hojas viejas (esclerificadas) de litre, puestas bajo manchón y en sitio abierto.
- d) Larvas que no se alimentaron (control), puestas bajo manchón y en sitio abierto.

Se hicieron 5 réplicas por cada tratamiento. Para que circulara aire a través del interior de los vasos, estos se abrieron en la base y se taparon con una muselina en ambos extremos. Además, los vasos se mantuvieron a unos 15 cm. sobre el suelo mediante soportes de alambre, quedando ubicados en forma paralela a la superficie del suelo. Para evitar que los vasos puestos en sitio abierto se recalentaran, estos se protegieron de la radiación directa, mediante un pequeño techo de ramas de arbustos. Con este sistema, la temperatura dentro de los vasos (puestos en sitio abierto y bajo manchón), fue similar que en el exterior de éstos. El ensayo se inició el 26 de octubre de 1982.

Las larvas se alimentaron diariamente ad libitum. Se controló peso, sobrevivencia y número de pupas. Para ver si las diferencias entre tratamientos eran significativas, se usó estadística paramétrica en los resultados de crecimiento y estadística no paramétrica en los resultados de sobrevivencia.

En el laboratorio se vio como era la ingestión de los diferentes tipos de hojas. Para esto se pesaron grupos de 5 larvas y se pusieron en frascos de vidrio de 1 lt. Los tratamientos fueron:

- a) Larvas alimentadas con hojas de quilo
- b) Larvas alimentadas con hojas nuevas de litre
- c) Larvas alimentadas con hoja esclerificadas de litre
- d) Larvas alimentadas con hojas nuevas de quillay
- e) Larvas alimentadas con hojas esclerificadas de quillay
- f) Larvas sin alimentar (control).

Se hicieron 5 réplicas por cada tratamiento. Para estimar la ingestión se pesaron las hojas antes de alimentar con ellas a las larvas. Un día después se peso el resto de las hojas no comidas. La ingestión se calculó:

$$\text{Ingestión (I)} = (\text{Phi} - \text{Pdf} \times \text{Ph/Pd})$$

donde Phi es el peso inicial de las hojas (peso húmedo), Pdf es el peso de las hojas no comidas ( y deshidratadas) y Ph/Pd es un cuociente que corrige el efecto de la desecación de las hojas (Ph es el peso húmedo de las hojas y Pd es el peso de las hojas después de un día de desecación).

Las larvas se alimentaron todos los días ad libitum . Se controló peso de larvas, número y peso de pupas. Cabe destacar que en este experimento, el tamaño inicial de las larvas fue muy superior a las del ensayo hecho en terreno

(0.95 g/larva en promedio, en comparación a 0.3 g/larva en promedio), debido a que este ensayo se inició 14 días más tarde.

## 4b Resultados

En la Fig. 31 se muestran las curvas de crecimiento (en peso por larva), para las larvas puestas bajo manchón y en sitio abierto, alimentadas con diferentes tipos de hojas.

El microclima no tuvo un efecto significativo en el peso de las larvas ( ANDEVA dos vías,  $P > 0,58$  ) pero sí hubo un gran efecto del tipo de hoja con el cual fueron alimentadas ( ANDEVA dos vías,  $P < 0.001$ ). Las larvas alimentadas con hojas de quilo ( arbusto donde se encuentran naturalmente ) son las que más aumentaron de peso. Por otro lado, tanto el crecimiento como la sobrevivencia de larvas alimentadas con hojas de litre, fueron significativamente mayores que en larvas alimentadas con hojas viejas (esclerificadas) de litre. El día N° 21, el 100% de las larvas alimentadas con hojas viejas de litre había muerto; en cambio, hasta el mismo día, no había aún mortalidad de larvas alimentadas con hojas nuevas de litre. La interacción microclima-tipo de hoja no fue significativa ( ANDEVA dos vías,  $P > 0.22$ ). El ANDEVA se hizo para el día número 4 del ensayo ( Fig. 31).

En la Fig. 32 se compara la sobrevivencia promedio de larvas puestas bajo manchón con aquellas puestas en sitio abierto. Se puede ver que la sobrevivencia promedio de larvas

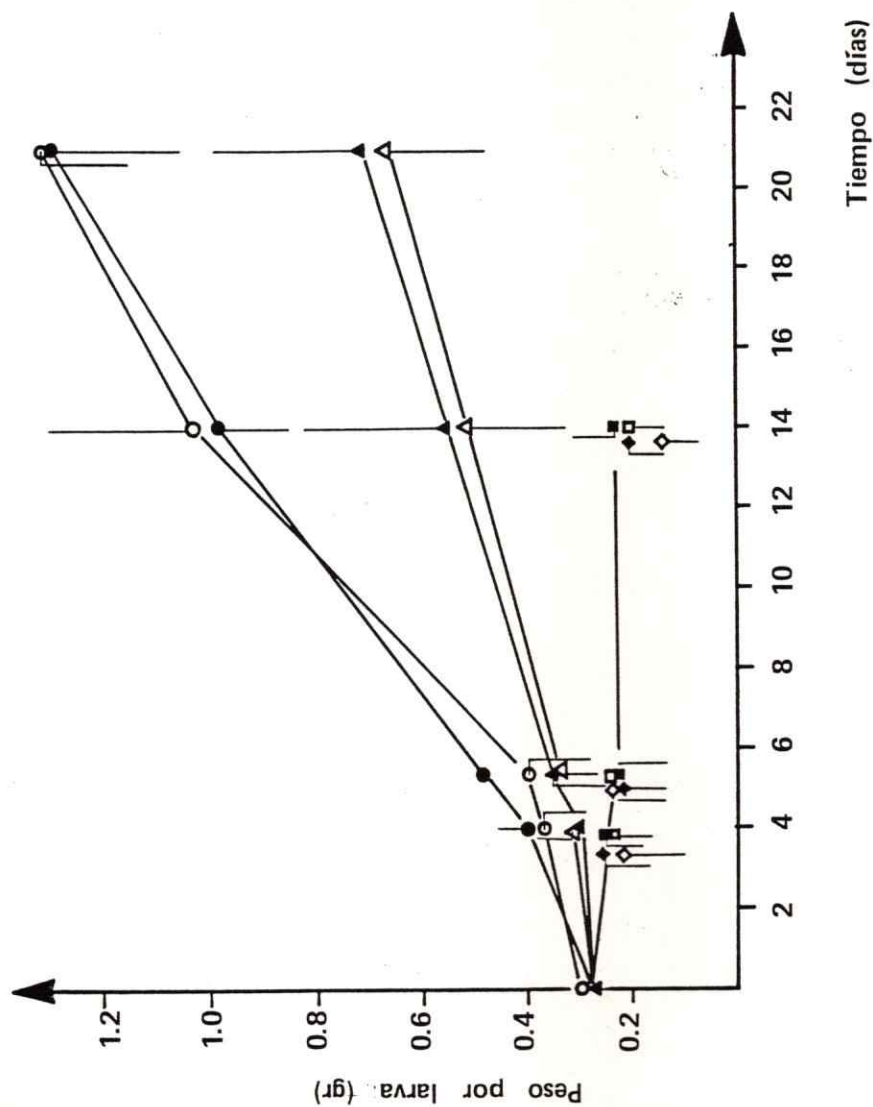


FIGURA 31 Efecto del microclima y del tipo de hoja en el crecimiento de larvas de Macromphalia sp. Cada punto es el promedio (+ 2EE) de 5 réplicas. Los símbolos claros indican las larvas puestas en sitio abierto y los oscuros, las larvas puestas bajo manchón. Los tratamientos de alimentación son hojas de quilo (O; ●), hojas nuevas de litre (Δ; ▲), hojas esclerificadas de litre (□; ■) y larvas sin alimentar(◇; ◆).

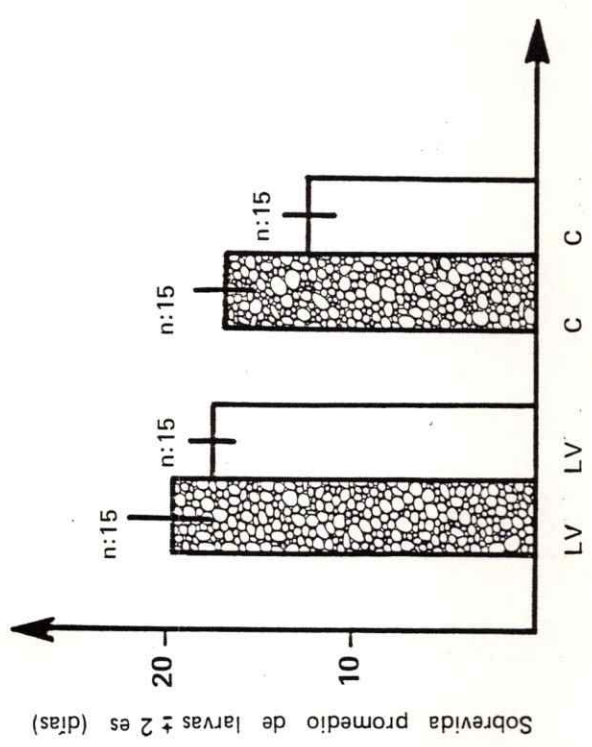


FIGURA 32 Sobrevida promedio de larvas alimentadas con hojas esclerificadas de litre (LV) y sin alimentar (C), puestas bajo manchón (BA, barras achuradas) y en sitio abierto (SA, barras claras).



alimentadas con hojas viejas de litre y el control (larvas sin alimentar), fue mayor bajo manchón que en sitio abierto (prueba de Mann-Whitney,  $P < 0,02$  en el caso de litre y  $P < 0,005$  para el control).

También el porcentaje de larvas alimentadas con hojas de quilo, que alcanzaron el estado de pupa, fue mucho mayor bajo manchón que en sitio abierto (67 y 13% respectivamente). En sitio abierto, la mayoría de las larvas murió en el momento de pupar, lo cual indica que probablemente esta etapa de desarrollo de las larvas, sea más sensible a la temperatura y/o humedad relativa.

En la Fig. 33 se muestran los resultados del ensayo montado en el laboratorio. En este caso se vio también el efecto de las hojas nuevas comparadas con hojas esclerificadas de quillay, en el crecimiento y sobrevivencia de larvas. Se observa, al igual que en el ensayo anterior, que las larvas que más ganaron peso fueron aquellas alimentadas con hojas de quilo. El efecto de la edad de la hoja fue también muy significativo; las larvas alimentadas con hojas nuevas de quillay perdieron peso, aunque significativamente menos que las alimentadas con hojas esclerificadas (prueba de t,  $P < 0,001$ ); en cambio, las larvas alimentadas con hojas nuevas de litre se mantuvieron cercanas al peso inicial.

La Fig. 34 muestra los resultados de la ingestión de hojas por las larvas. Claramente se observa que la ingestión

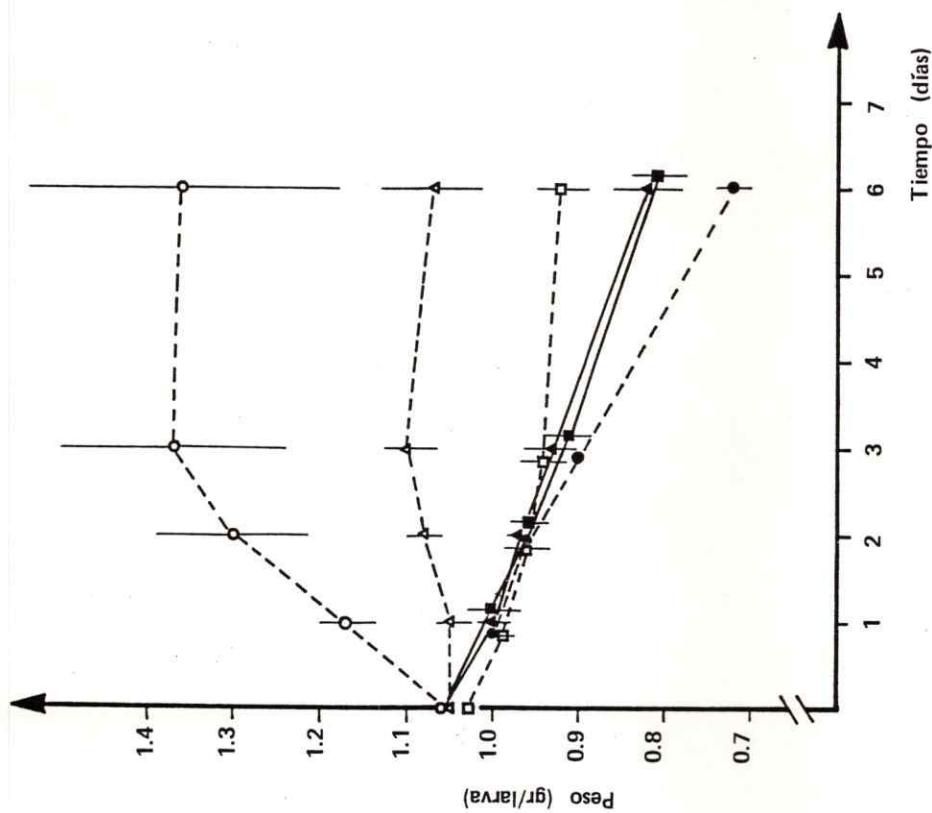


FIGURA 33 Efecto del tipo de hoja en el crecimiento de larvas. Resultados del experimento montado en laboratorio. Las larvas se alimentaron con hojas de quilo (O), hojas nuevas de lirre (Δ), hojas esclerificadas de lirre (▲), hojas de quillay nuevas (□), hojas esclerificadas de quillay (■) y control (larvas sin alimentar) (●).

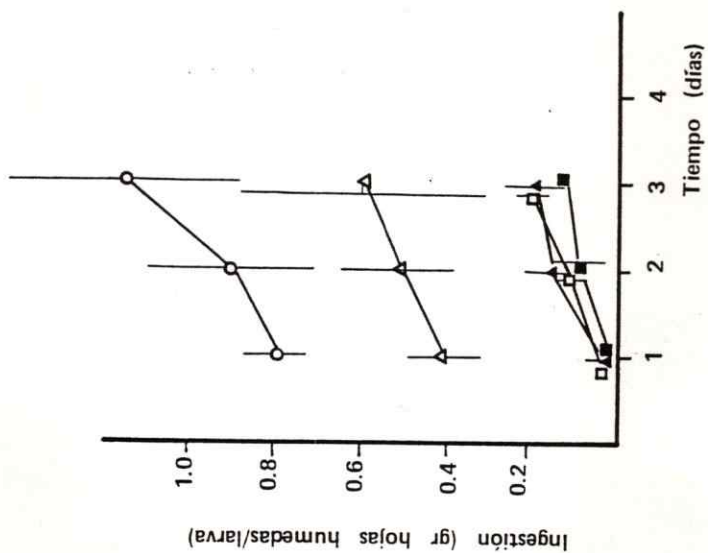


FIGURA 34 Ingestión de hojas (peso húmedo) de quillo (O), hojas de litre nuevas (Δ) y esclerificadas (▲), hojas de quillay nuevas (□) y esclerificadas (■).

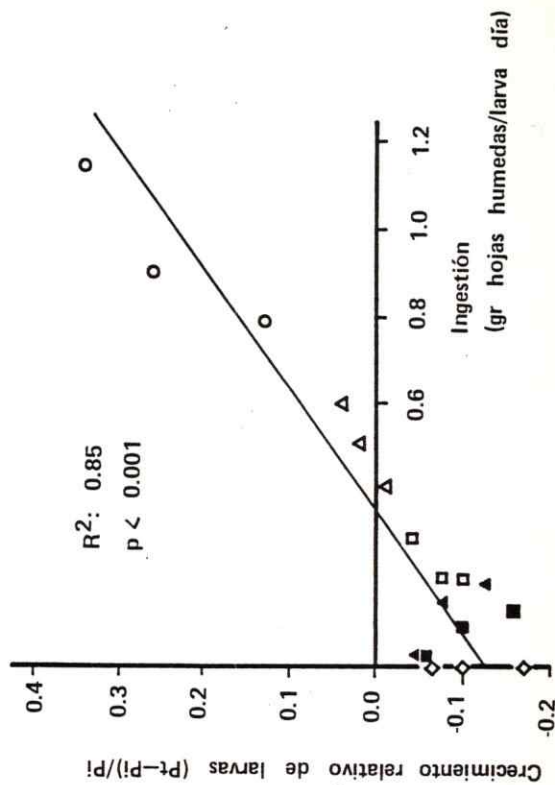


FIGURA 35 Relación entre el crecimiento relativo de larvas y la ingestión de hojas, para 3 días de medición. El significado de los símbolos es el mismo de la figura 33. (◊): control (larvas sin alimentar).

de hojas de quilo fue muy superior a las demás hojas. Por otro lado, la ingestión de hojas nuevas de litre fue notoriamente mayor que la de hojas viejas de litre. La ingestión de hojas nuevas de quillay, en cambio, fue sólo ligeramente superior a la ingestión de hojas esclerificadas de esta. En general se observó una buena correlación entre el crecimiento relativo de larvas (peso de larvas al tiempo  $t$  - peso inicial) / peso inicial) y la ingestión de los diferentes tipos de hojas. Esto se muestra en la Fig. 35). Valores negativos de crecimiento significan pérdidas de peso de las larvas. Del examen de esta figura se concluye, que las hojas esclerificadas son menos palatables para las larvas, que las hojas nuevas (no esclerificadas).

En la Fig. 36 se muestra el efecto de la alimentación en el porcentaje de pupación y en el peso (o tamaño de éstas). De este gráfico se puede concluir, que el porcentaje de larvas que llegaron hasta el estado de pupa, fue mayor en larvas alimentadas con hojas nuevas, que en larvas alimentadas con hojas esclerificadas (esto tanto con litre como con hojas de quillay). También en el caso de litre, el peso de las pupas fue mayor en larvas alimentadas con hojas nuevas, que en larvas alimentadas con hojas esclerificadas (ANDEVA; prueba de Tukey,  $P < 0,05$ ). Entre quilo y litre nuevo no se observaron diferencias en el número de pupas, pero sí en el peso de éste (ANDEVA; prueba de Tukey,  $P < 0,05$ ).

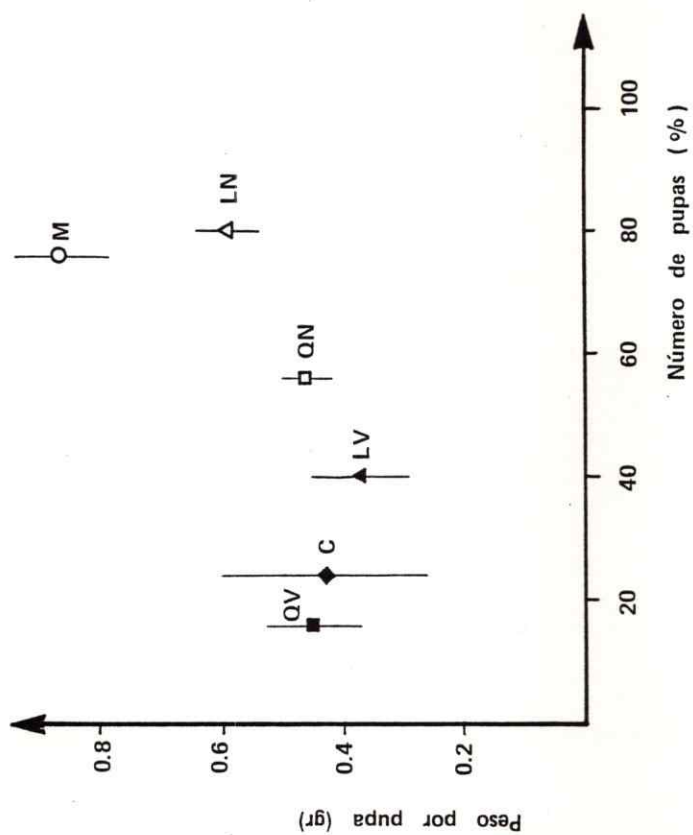


FIGURA 36 Relación entre el peso y el porcentaje de pupación de larvas alimentadas con diferentes tipos de hojas, en el laboratorio. M : quilo; LV: hojas de litre esclerificadas; LN: hojas nuevas de litre; QN:hojas nuevas quillay; QV: hojas esclerificadas de quillay; C: control.

## 4c      Discusión

Los resultados del bioensayo con larvas de Macromphalia sp. comprueban por un lado, que el microclima bajo los manchones, es para los insectos un "ambiente" distinto al microclima de sitios abiertos y por otro lado, que hojas nuevas y hojas esclerificadas serían alimentos de distinta calidad para los insectos defoliadores. Ambos factores (microclima y esclerificación), podrían tener un efecto en la adecuación biológica de los insectos defoliadores y ser presiones selectivas para estos.

Bajo manchón, la sobrevivencia de larvas fue mayor que en sitios abiertos, tanto en las larvas que perdieron de peso (las alimentadas con hojas esclerificadas de litre y las sin alimentar ) (Fig. 31), como las que aumentaron de peso (las alimentadas con hojas nuevas de litre y las con quilo). La mayor temperatura y la menor humedad relativa en sitios abiertos, no sólo afectaría a los estados larvales, sino que también afectaría el proceso de pupación. El efecto de la humedad relativa en la pupación, ha sido descrito para varias especies de lepidópteras y coleópteras (Scriber, 1977 y citas de éste), en el sentido de que el tamaño de las pupas es menor en regímenes de baja humedad relativa.

Cabe destacar que en sitio abierto, las larvas

estuvieron protegidas de la radiación directa, para evitar que los vasos plásticos se recalentaran, pero es muy probable que la mayor radiación en los sitios abiertos, haría que el efecto del microclima en el crecimiento y sobrevivencia de larvas, sea aún mayor que el encontrado.

De acuerdo a lo anterior, esperaríamos que la zonación microclimática del matorral "favorezca" la asociación insecto-manchón, pudiendo ser los manchones "refugios climáticos" para los insectos, al menos en las épocas más secas. Grandes movimientos de insectos hacia refugios más húmedos durante la estación seca, han sido descritos por Janzen (1973). También en el matorral, la densidad de insectos (número de insectos/arbusto) en una ladera de exposición polar, es mayor que en una ladera de exposición ecuatorial (Grez, datos no publicados).

Más notorio aún, fue el efecto del tipo de hoja en el crecimiento y sobrevivencia de larvas ( Fig. 30). Con hojas esclerificadas, el crecimiento y sobrevivencia de larvas fueron mucho menores que con hojas nuevas, tanto en larvas grandes ( 0.95 g en promedio), como en larvas pequeñas (0.3 g ).

El menor crecimiento y sobrevivencia de las larvas alimentadas con hojas esclerificadas, se debió a que éstas fueron menos comidas que las hojas nuevas no esclerificadas (Fig. 34).

Entre las posibles explicaciones de la menor ingestión de las hojas esclerificadas, se encuentra el menor contenido de agua que éstas presentan; el mayor contenido de fibras esclerínquimáticas y de tricomas (Montenegro et al., 1980) y posiblemente un mayor contenido de compuestos bioquímicos secundarios (Fuentes et al. 1981). Se ha visto que algunas de estas características de las hojas esclerificadas pueden tener un efecto detrimental en los insectos defoliadores (Feeny, 1970; Levin, 1976; Scriber, 1977).

Por lo tanto, los resultados del bioensayo con larvas de Lepidoptera, indican que la esclerificación podría tener un efecto detrimental en los insectos defoliadores, los que explicaría la menor densidad de insectos en manchones de litres sin crecimiento (litres con hojas esclerificadas solamente), en relación a litres con crecimiento vegetativo, encontrados por Poiani (1984).

Lo anterior sugiere que la esclerificación de las hojas de los arbustos siempreverdes del matorral, podría tener un papel defensivo contra los insectos defoliadores.

De acuerdo a esto, esperaríamos que en el matorral, donde los insectos son más bien generalista (Etchegaray y Fuentes, 1980), la esclerificación de las hojas sea una presión selectiva importante para los insectos defoliadores.

En síntesis, es posible que la asociación insecto-



manchón sea afectada por el "microclima" generado por los manchones de arbustos. El efecto biológico del "microclima" podría ser de un modo directo, a través del microclima mismo, como también de un modo indirecto, a través de cambios en la calidad del alimento, como lo sería la esclerificación de las hojas.

## DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES

El propósito de esta tesis ha sido evaluar los efectos de la presencia de manchones de arbustos en el matorral de la precordillera o montano en el microclima y, explorar el posible significado biológico de esta zonación.

En primer lugar mostramos que la presencia de manchones de arbustos en el matorral con grandes espacios abiertos entre estos, genera una zonación microclimática, siendo el microclima bajo los manchones significativamente distintos del microclima de sitios abiertos (Capítulo 1). Bajo los manchones la radiación es considerablemente menor que en los sitios abiertos, como también lo es la evaporación potencial, la temperatura y la humedad del suelo. Las diferencias encontradas entre sitio abierto y bajo manchones fueron menores en la temperatura del aire y en la humedad relativa a 5 cm sobre el suelo. Esto se explicaría por el intercambio de masas de aire que habría entre los sitios abiertos y bajo los manchones.

Grandes variaciones en las diferencias microclimáticas entre micrositios (abierto y bajo arbusto) se encuentran durante el día como también a través del año. En general las diferencias son mayores a medio día y, si se comparan los diferentes meses las diferencias son mayores en primavera y verano.

Pero, que existan diferencias entre el microclima bajo los manchones y el microclima de los sitios abiertos, poco dice acerca de si estas diferencias microclimáticas tendrían un efecto biológico de significado para la comunidad.

Es por esto que comparamos la situación recién descrita de sitio abierto vs manchones, con la situación microclimática de laderas de exposición ecuatorial vs ladera de exposición polar (Capítulo 2). La situación de las laderas serviría de referencia, dado que la diferencia de microclimas entre estas laderas, parecen ser lo suficiente como para tener efectos en la distribución y abundancia de algunos organismos, como son plantas e insectos.

Los resultados del capítulo 2 muestran que las diferencias relativas entre sitio abierto y bajo manchones, de todas las variables climáticas estudiadas (luz, temperatura del aire, humedad relativa, evaporación potencial y humedad del suelo), siguen un patrón distinto a las diferencias relativas entre ladera de exposición ecuatorial y ladera de exposición polar. Las diferencias relativas entre sitios abiertos y bajo los manchones son considerablemente mayores, en la época donde el clima pone mayores restricciones a la actividad de los organismos. De acuerdo a esto entonces, parece probable que el microclima de los manchones tenga un efecto biológico significativo en la comunidad.

Evidencias indirectas indicaban que la distribución y abundancia de algunos tipos de organismos, como las plántulas de arbustos y los insectos defoliadores estaban correlacionadas con la

distribución de los manchones y quizás con el mosaico microclimático. Las plántulas de los arbustos más conspicuos del matorral, como son las de litre y quillay, se encuentran casi exclusivamente bajo los manchones (Fuentes et al, 1984). La ausencia de plántulas en los sitios abiertos entre arbustos, a excepción de Baccharis spp. y Acacia caven, no parecía ser fundamentalmente un problema de distribución de semillas o de germinación, porque Fuentes et al (1984) encontraron que a los sitios abiertos llegaban semillas y que la germinación de éstas era posible. Estos mismos autores encontraron además, que la sobrevivencia de plántulas plantadas (y protegidas de mamíferos herbívoros), era significativamente mayor bajo los manchones que en sitios abiertos. Sin embargo, de estos experimentos queda la duda si la menor sobrevivencia de plántulas bajo los manchones se debe fundamentalmente a las diferencias microclimáticas que existen entre los microsítios (abiertos y bajo manchones) o si el suelo bajo los arbustos aumenta también significativamente la expectativa de vida de las plántulas.

Los resultados de los experimentos con plántulas de litre y quillay (Capítulo 3), muestran que el microclima bajo los manchones aumenta significativamente la expectativa de vida de las plántulas en relación a sitio abierto y no así el suelo bajo los manchones. En otras palabras, la diferencia en microclimas entre los sitios abiertos y bajo los manchones de arbustos se " traducen" en diferencias en la sobrevivencia de plántulas. En sitios abiertos, las condiciones microclimáticas fundamentalmente, hacen que la sobrevivencia de plántulas plantadas sea cero después de una estación seca.

Bajo manchones en cambio, la sobrevivencia de plántulas protegidas de herbívoros, puede ser muy alta (hasta 100%).

De manera que, la ausencia de plántulas de arbustos en los sitios abiertos, a excepción de las de Baccharis, podría ser explicada en parte por la zonación microclimática que existe en el matorral. Además, existen otros factores, como herbívoros (conejos) (Fuentes et al, 1984) que hacen que la probabilidad de que una plántula sobreviva en sitios abiertos sea prácticamente nula.

Puesto que la colonización de sitios abiertos, por parte de los arbustos más abundantes del matorral (como litre y quillay) es poco probable, entonces la formación de nuevos manchones a partir de estas especies (litre, quillay), también es poco probable.

Se piensa que el matorral chileno era más "cerrado" y que perturbaciones de origen antrópico, bajo la forma de incendios, tala de arbustos y ganadería, provocó la apertura del matorral dando lugar a la fisonomía actual de manchones de arbustos separados por un estrato herbáceo (Armesto y Gutierrez, 1978; Cody y Mooney, 1978, Araya y Avila, 1981). Estudios realizados recientemente por Fuentes et al, (1984) muestran que esta fisonomía en manchones se ha mantenido al menos en los últimos años, aún sin intervención humana.

Una de las explicaciones que se dan sobre la mantención de la estructura en manchones de matorral, es la probabilidad casi nula que tienen las especies más típicas del matorral, de

colonizar los sitios abiertos entre arbustos (Fuentes et al;, 1984). En este sentido, la zonación microclimática en el matorral tendría un papel en la mantención de la fisonomía en manchones.

Sin embargo, como se dijo en la introducción, a las plántulas de Baccharis se las encuentra en los sitios abiertos con mucha frecuencia, como también se encuentran manchones monoespecíficos de Baccharis. De aquí que es posible pensar, que si plántulas de las especies más conspicuas del matorral, como litre y quillay, pudieron sobrevivir bajo Baccharis, entonces la formación de nuevos manchones de estas especies (litre, quillay y colliguay, etcétera) podría ser posibles a través de una sucesión de especies de arbustos partiendo de Baccharis o A. caven, aunque este último caso no se estudió aquí (Fuentes et al, no publicado).

De hecho las diferencias microclimáticas entre Baccharis y sitio abierto, tienen un efecto en la sobrevivencia de las plántulas ( Fig.28 ). Además la sobrevivencia de las plántulas plantadas bajo Baccharis, fue distinta de cero y ligeramente mayor que la sobrevivencia de plántulas en sitio abierto. Por lo tanto, la expectativa de vida de una plántula bajo un manchón de Baccharis, es por efecto del microclima, mayor que en sitios abiertos entre manchones. Luego, la formación de nuevos manchones de las especies más abundantes del matorral maduro poco intervenido, a partir de un manchón de Baccharis spp., podría

ser al menos por microclima posible.

Por otro lado, las diferencias microclimáticas entre las cuatro especies de arbustos estudiadas (litre, quillay, colliguay y Baccharis ), también se traducen en diferencias en la sobrevivencia de plántulas de litre y quillay. Esto es más evidente al comparar la sobrevivencia de plántulas bajo litre y quillay, con la sobrevivencia bajo Baccharis.

Entre litre, quillay y colliguay, las diferencias en microclima encontradas no fueron significativas aunque sí se observaron claras tendencias. Como vimos en el primer capítulo de esta tesis, el microclima bajo litre y quillay resultó ser un poco más "higrofilo" (la temperatura del aire y la temperatura del suelo fueron menores, la humedad relativa fue un poco mayor), que bajo colliguay. Sin embargo, peso a que las diferencias microclimáticas encontradas fueron pequeñas entre estas especies, la sobrevivencia de plántulas plantadas bajo colliguay, fue menor que bajo litre y quillay.

Si la probabilidad de que una plántula sobreviva es mayor bajo ciertas especies de arbustos, entonces la composición específica de los manchones podría estar afectada en cierta medida por el microclima.

Pero el microclima generado por los manchones de arbustos no sólo tiene un efecto biológico en las plántulas de arbustos, sino que también lo tiene en los insectos y en particular en los defoliadores. Es decir, el microclima bajo los manchones

es también para los insectos, un ambiente distinto del sitio abierto entre manchones. Aunque no sabemos exactamente cuales serían las consecuencias del efecto del microclima de los manchones en los insectos, esperaríamos, sin embargo, que la zonación microclimática que existe en el matorral "favoreciera" la asociación insecto-manchón, pudiendo ser los manchones "refugios climáticos" para los insectos.

Por otro lado, la esclerificación de las hojas de los arbustos siempre verdes que está asociada a un cambio climático estacional, también tiene un efecto detrimental en los insectos defoliadores. Luego, el efecto biológico del "microclima" de los manchones de arbustos podría ser de un modo directo, a través del microclima mismo, como también de un modo indirecto, a través de cambios en la calidad del alimento, como lo sería la esclerificación de las hojas.

En síntesis, la zonación microclimática en el matorral puede ser un factor determinante de la distribución de los arbustos y probablemente de los insectos, siendo el impacto del microclima en los primeros estados del ciclo de vida de esos organismos. En efecto, la colonización de los sitios abiertos por parte de las plántulas y en último término la formación de nuevos manchones de las especies más típicas del matorral, sería por efecto del microclima, poco probable. Por lo tanto, podríamos esperar que aún aislando el matorral de toda intervención



antrópica no se formarán nuevos manchones en los sitios abiertos entre manchones y que el "cierre" del matorral a través de este mecanismo (es decir, a través de formación de nuevos manchones), sea poco probable, aunque, habría que estudiar más la posibilidad de formación de nuevos manchones a partir de Baccharis spp. La posibilidad de que los manchones de arbustos tiendan a unirse mediante la colonización progresiva de sus periferias por plántulas y formar en un plazo suficientemente largo una matriz homogénea de arbustos, ha sido discutida por Poiani(1984). Este autor concluye que habría un tamaño límite de los manchones, en que la mortalidad de plántulas bajo la periferia del dosel, por herbivoría de mamíferos y por la desecación, alcanzaría el 100%. Luego, tampoco se esperaría un "cierre" del matorral por este mecanismo, por lo tanto, la fisonomía en manchones del matorral tendería a mantenerse.

## BIBLIOGRAFIA

- ARAYA, S. y AVILA, G. 1981. Rebrote de arbustos afectados por el fuego en el "Matorral chileno". *An. Mus. His. Nat. Valpo.* 14:107-113.
- ARMESTO, J. J. y GUTIERREZ, J. R. 1978. El efecto del fuego en la estructura de la vegetación de Chile Central. *An. Mus. His. Nat. Valpo.* 11:43-48.
- ARMESTO, J. J. and MARTINEZ, J. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *J. Ecol.* 66, 881-889.
- ATKINS, M. 1977. Insect biomass and diversity. In: N. J. W. Thrower, D. E. Bradbury (Eds). *Chile-California Mediterranean Scrub Atlas. A comparative analysis.* Dowden, Hutchinson and Ross. Inc. Stroudsburg, Pennsylvania. pp.180-183.
- CODY, M. L. and MOONEY, H. A. 1978. Convergence versus nonconvergence in mediterranean climate ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 265-321.
- DI CASTRI, F. y HAJEK, E. 1976. *Bioclimatología de Chile.* Vice-rectoría Académica de la Universidad Católica de Chile.
- ETCHEGARAY, J. y FUENTES, E. R. 1980. Insectos defoliadores asociados a siete especies arbustivas del matorral. *An. Mus. Hist. Nat.* 13: 159-166.
- FEENEY, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter month caterpillar. *Ecology* 51 (4):565-581.
- FUENTES, E. R., ETCHGARAY, J., ALJARO, M. E. and MONTENEGRO, G. 1981. Shrub defoliation by matorral insects. F. di Castri, D. W. Goodall and R. L. Specht (eds). *Mediterranean-type shrublands.* Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, pp.345-359.

- FUENTES, E.R. and ETCHEGARAY, J. 1983. Defoliation patterns in matorral ecosystems. In Mediterranean type Ecosystems: The role of nutrients. Ed. F.J. Kruger, D.T. Mitchell and J.U.M. Jarris. Vol.43 Springer-Verlag.
- FUENTES, E.R., OTAIZA, R.D., ALLIENDE, M.C., HOFFMANN, A. and POIANI A. 1984. Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405-411.
- GATES, D.M. 1980. *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag. New York, Inc. pp.96-147.
- JAKSIC, F. and MONTENEGRO, G. 1979. Resource allocation of Chilean herbs in response to climatic and microclimatic factors. *Oecologia*. 40: 81-89.
- JANZEN, D. 1968. Host plants as island in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.* 102:592-595.
- JANZEN, D.H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54(3):687-708.
- JOHNSON, A. and CARTER, S. 1977. Vegetation of the primary and secondary research sites. In: N.J.W. Throver, D.E. Bradbury (eds). *Chile-California Mediterranean Scrub Atlas*.
- KEELEY, S.C. and JOHNSON, A.W. 1977. A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites in Chile and California. *American Midland Naturalist* 97: 120-132.
- KIRK, R.R. 1968. *Experimental design; Procedures for the behavioral Sciences*. Wadsworth publishing company. Inc., Belmont, California.
- LEVIN, D.A. 1976. The role of trichomes in plant defenses. *Q. Rev. Biol.* 48:3-15.
- MILLER, P., HAJEK, E., POOLE, D. and ROBERTS, S. 1981. Microclimate and Energy Exchange. P.C. Miller (ed.). *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Ecological Studies 39. Springer-Verlag New York, Inc. Pp. 97-121.

- MONTENEGRO, G., ALJARO, M.E. and KUMEROW, J. 1979. Growth dynamics of chilean matorral shrubs. Bot. Gaz. 140(1):114-119.
- MONTENEGRO, G., JORDAN, M. and ALJARO, M.E. 1980. Interactions between chilean matorral shrub and phytophagous insects. Oecologia 45: 346-349.
- MOONEY, H.A. and DUNN, E.L. 1970. Convergent evolution of Mediterranean-Climatic evergreen sclerophyl shrubs. Evolution 24: 292-303.
- MOONEY, H.A., KUMMEROW, J. CHU, C. and HAYS, R. 1977. Biomass energy and mineral characteristics. Im.: N.J.W. Throver, D. E. Brodbery (Eds). Chile-California Mediterranean Scrub Atlas. A comparative analysis. Dowden, Hutchinson and Ross. Inc. Stroudsburg, Pennsylvania, pp. 78-81.
- OBBERDORFER, E. 1960. Pflanzensoziologische studien in Chile. Flora et vegetation mundi, Band II, J. Cramer, Weinheim.
- PARSONS, D. J. 1976. Vegetation structure in the mediterranean scrub communities of California and Chile. J. Ecol. 64:435-447.
- POIANI, A. 1984. El caso de los manchones de arbustos del matorral de Chile central, el rol de los defoliadores. Tesis, Universidad de Chile. 127 p.
- ROBERTS, S. and MILLER, P. 1977. Interception of solar radiation as affected by canopy organization in two mediterranean shrubs. Ecol. Plant. 12(3): 273-290.
- SARMIENTO, P. 1980. Energía Solar. Ediciones Universitarias de Valparaíso. pp. 93-127.
- SCRIBER, J.M. 1977. Limiting effects of low-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyelophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae). Oecologia 28:269-287.
- SOKAL, R.R. and ROHLT, J. 1981. Biometry. W.H. Freeman and Company. San Francisco.

THROWER, N. J. W. and BRADBURY, D. E. 1977. Chile-California Mediterranean Scrub Atlas. A comparative Analysis. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Penn. 237 pp.