

UCH-FC
MAG-B
S 165
C. 1

**Variación fisionómica foliar y clima en un gradiente
latitudinal en Chile**

Tesis

**Entregada A La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De**

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

Francisco Manuel Salinas García

MAYO, 2016

Director de Tesis: Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGÍSTER

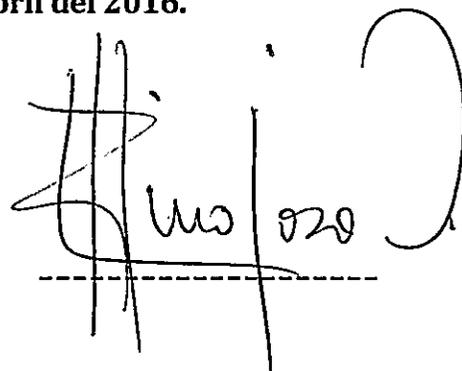
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

Francisco Manuel Salinas García

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 22 de abril del 2016.

Director de Tesis:

Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Luis Opazo', written over a horizontal dashed line.

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dra. Alejandra González Vásquez

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Alejandra', written over a horizontal dashed line.

Dr. Rodrigo Villa Martínez

Dedicatoria

Dedico este trabajo a mis padres por su apoyo incondicional
y a Pamela por acompañarme todo este tiempo.



Nací en Santiago pero viví la mayor parte de mi infancia y juventud en los Andes, desde pequeño tuve una cercanía con los paisajes naturales de Chile, especialmente los imponentes bosques que habitan el sur. Entré a la Facultad de Ciencias para estudiar Biología Ambiental, durante mi tercer año entré al laboratorio de Paleoecología donde pude conocer la gran diversidad de especies que dan forma a los bosques chilenos y además aprendí nuevas metodologías para identificar estas especies utilizando las hojas, lo cual me motivó a mirar de más cerca los componentes que forman las hojas, los cuales tienen una belleza poco explorada.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a Pamela por que es la persona que me acompañó y aconsejó durante todo el período que duró este programa de Magíster, por lo que el resultado de éste trabajo no hubiera sido el mismo sin su apoyo.

También quiero agradecer a mis padres que siempre me incentivan a seguir estudiando y realizar proyectos asociados a la Biología y especialmente a los componentes chilenos.

A mis amigos que me entregan los momentos de dispersión los cuales son muy importantes para mantener la motivación y buen humor. También agradezco a mis compañeros de laboratorio con los que compartimos momentos malos y buenos

A mi tutor que me dio apoyo económico e intelectual para realizar y pulir este trabajo.

Al Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB, Proyecto PO5-2); Fondo Nacional de Investigación en Ciencia y Tecnología (FONDECYT, Proyecto: 1150690) y Beca Nacional para Estudio de Magíster - CONICYT por el financiamiento de mis estudios e investigación.

INDICE

Resumen	xi
Introducción	1
Hipótesis	8
Objetivo general	9
Objetivos específicos	9
Metodología	10
Lugares de Estudio	10
Caracterización climática de las localidades estudiadas	21
Obtención de hojas y medición de Rasgos fisonómicos foliares	23
Relación rasgos foliares y clima a nivel global y regional	26
Análisis comparativo entre hojas de dosel y sotobosque a nivel comunitario	27
Análisis comparativo entre hojas de acuerdo a la forma de crecimiento, elemento fitogeográfico, desarrollo de areolas y familias	28
Análisis intraespecífico : relación de rasgos con variables ambientales. Comparación de hojas de una misma especie en el dosel y sotobosque	29
Análisis de inercia filogenética	29
Resultados	31
Porcentaje de parentesco entre las muestras recolectadas y el piso	31

de vegetación descrito para la zona	
Correlación entre rasgos ambientales	32
Correlación entre rasgos fisionómicos	33
Curva de calibración para estimar la densidad de venas mediante la distancia entre venas	34
Descripción general de rasgos fisionómicos foliares en Chile	35
Correlación entre rasgos fisionómicos y clima	36
Modelo asociado a la relaciones entre rasgos fisionómicos y variables ambientales	38
Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)	39
Comparación de rasgos fisionómicos Chilenos a un nivel global	41
Comparación entre hojas de dosel y sotobosque a nivel comunitario	44
Comparación intraespecífica de rasgos fisionómicos	48
Análisis comparativo entre hojas de acuerdo a la forma de crecimiento, elemento fitogeográfico, desarrollo de areolas y familias	55
Análisis intraespecífico : Comparación de hojas de una misma especie en dosel y sotobosque	68
Análisis de inercia filogenética	72
Discusión	73
Porcentaje de parentesco entre las muestras recolectadas y el piso de vegetación descrito para la zona	73
Curva de calibración para estimar la densidad de venas mediante la distancia entre venas	74

Rasgos asociados al tamaño de hoja	75
Rasgo asociados a la circularidad de lámina foliar	80
Rasgos asociados a los dientes	82
Rasgo densidad de venas	87
Conclusión	92
Bibliografía	94
ANEXO I Correlaciones de Spearman entre variables abióticas	101
ANEXO II. Correlaciones de Spearman entre rasgos foliares	102
ANEXO III. Árbol filogenético	103
ANEXO IV. Estadística descriptiva de rasgos foliares	104

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 . Angiospermas leñosas recolectadas en el Parque Nacional La Campana	12
Tabla 2. Angiospermas leñosas recolectadas en la Reserva Nacional Los RUILLES	13
Tabla 3. Angiospermas leñosas recolectadas en la Reserva Nacional Los Bellotos del Melado	14
Tabla 4. Angiospermas leñosas recolectadas en la Reserva Nacional Laguna Laja	15
Tabla 5. Angiospermas leñosas recolectadas en el Parque Nacional Nahuelbuta	16
Tabla 6. Angiospermas leñosas recolectadas en el sector del Río	17

Caunahue

Tabla 7. Angiospermas leñosas recolectadas en el Parque Nacional Chiloé	18
Tabla 8. Angiospermas leñosas recolectadas en Bahía Exploradores	19
Tabla 9. Angiospermas leñosas recolectadas en Punta Arenas	20
Tabla 10. Angiospermas leñosas recolectadas en Puerto Willimas	20
Tabla 11. Variables climáticas obtenidas de Worldclim	22
Tabla 12. Valores de las 19 variables climáticas para cada localidad	23
Tabla 13. Lista de los 21 rasgos foliares para el análisis digita	24
Tabla 14. Porcentaje de especies comunes entre lo observado y lo descrito	31
Tabla 15. Rasgos ambientales menos autocorrelacionados	32
Tabla 16. Rasgos con menor autocorrelación	33
Tabla 17. Comparación de los modelos para cada relación significativa entre los rasgos foliares y las variables ambientales de acuerdo al criterio de AIC	39
Tabla 18. Comparación de las correlaciones entre variables ambientales y rasgos de los sets de datos globales con los de Chile	42
Tabla 19. Inercia filogenética en rasgos fisionómicos foliares	72

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Ubicación de las 10 localidades estudiadas	11
Figura 2. Categorías en las que se clasificó el tipo de desarrollo areolar	29
Figura 3. Curva de calibración entre DV y d	34
Figura 4. Gráfico de cajas donde se muestran los intervalos de los valores obtenidos para los rasgos fisionómicos seleccionados	35
Figura 5. Correlaciones entre variables climáticas y rasgos foliares	37
Figura 6. Correlaciones entre variables climáticas y rasgos foliares	38
Figura 7. Análisis de Correspondencia Canónica	40
Figura 8. En esta Figura se muestran las líneas de tendencia para las relaciones entre los rasgos fisionómicos y temperatura media anual	43
Figura 9. Figura donde se muestran las líneas de tendencia para las relaciones entre los rasgos AD/AL y AL con la precipitación media anual (PMA) y la DV con la TMA y elevación entre localidades de Chile y del mundo	44
Figura 10. Proporción de hojas con borde entero y dentado en dosel y sotobosque por localidad	46
Figura 11. Gráfico de cajas de los rasgos foliares menos autocorrelacionados en dosel y sotobosque por localidad	47
Figura 12. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación AL y TMA	50
Figura 13. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la	50

relación nDT/P y TMA

Figura 14. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación AD/AL y TMA 51

Figura 15. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación DV y MTMC 51

Figura 16. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación nDT/P y MTMC 52

Figura 17. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación AD/AL y MTMC 52

Figura 18. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación AL y mTMF 53

Figura 19. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación de Feret y PCC 53

Figura 20. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación nDT y PCF 54

Figura 21. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación DV y elevación 54

Figura 22 Gráfico de cajas del rasgo área de lámina de acuerdo al desarrollo de areolas forma de crecimiento y elemento fitogeográfico 56

Figura 23 Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo área de lamina 57

Figura 24. Gráfico de cajas del rasgo relación de Feret de lámina de acuerdo al desarrollo de areolas forma de crecimiento y elemento fitogeográfico 58

Figura 25. Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo relación de Feret 59

Figura 26. Gráfico de cajas del rasgo densidad de venas de acuerdo al desarrollo de areolas forma de crecimiento y elemento fitogeográfico 60

Figura 27. Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo densidad de venas 61

Figura 28. Gráfico de cajas del rasgo número de dientes totales de acuerdo al desarrollo de areolas forma de crecimiento y elemento fitogeográfico	63
Figura 29. Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo número de dientes totales	63
Figura 30. Gráfico de cajas del rasgo Área de dientes/Área de lámina de acuerdo al desarrollo de areolas forma de crecimiento y elemento fitogeográfico	65
Figura 31. Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo AD/AL	65
Figura 32. Gráfico de cajas del rasgo número de dientes totales/perímetro de acuerdo al desarrollo de areolas forma de crecimiento y elemento fitogeográfico	67
Figura 33. Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo número de dientes totales/perímetro	67
Figura 34. Diferencias de rasgos foliares intraespecíficos por comunidad	70
Figura 35. Diferencias de rasgos foliares intraespecíficos por comunidad	71

LISTAS DE ABREVIATURAS

AL	Área de lámina
AI	Área de lámina interna
P	Perímetro total
PI	Perímetro interno
ejelong	Largo eje longitudinal
ejetrans	Largo eje transversal
P/PI	Relación P/PI
compacidad	Compacidad
fforma	Factor de forma
feret	Diámetro Feret
rferet	Relación Feret
AD	Área dientes
AD/AL	Relación AD/AL
AD/P	Relación AD/P
AD/PI	Relación AD/PI
nDP	Número dientes primarios
nDS	Número dientes secundarios
nDT	Númerodientes totales
AD/nDP	Promedio área dientes
nDT/P	Relación nDT/P
nDT/PI	Relación nDT/PI
TMA	Temperatura media anual °C
RDP	Rango diurno promedio (promedio mensual(temp max - temp min)
I	Isotermalidad (RDP/RTA)*100
ET	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar * 100)
MTMC	Máxima temperatura del mes mas cálido
mTMF	Mínima temperatura del mes más frío
	Rango de temperatura anual (°C)(temp. máx. del mes más cálido – temp. Mín. del mes más frío)
RTA	
TCH	Promedio de la temperatura de cuarto más húmedo
TCS	Promedio de la temperatura del cuarto más seco
TCC	Promedio de la temperatura del cuarto más cálido
TCF	Promedio de la temperatura del cuarto más frío
PMA	Precipitación media anual
PMC	Precipitación del mes más cálido
PMS	Precipitación del mes más seco
EP	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)
PCH	Precipitación del cuarto más húmedo
PCS	Precipitación del cuarto más seco
PCC	Precipitación del cuarto más cálido
PCF	Precipitación del cuarto más frío

RESUMEN

En las hojas ocurren los procesos de fotosíntesis y transpiración que involucran el intercambio de energía, agua y gases entre la planta y el medio ambiente. Debido a esta relación, la forma y estructura de las hojas de las comunidades de dicotiledóneas varían de acuerdo al clima subyacente. Los rasgos foliares que se asocian con variables climáticas son: los dientes foliares, área de lámina foliar y la densidad de venación. A un nivel regional se encontró que las hojas de las comunidades más frías tienen un mayor número y tamaño de dientes foliares junto con una menor densidad de venación y una menor área de lámina, en relación a las hojas de las comunidades más cálidas. Además a un nivel intracomunitario las hojas del dosel tendieron a tener un mayor número y tamaño de dientes foliares en relación a las hojas del sotobosque. Las causas de la variación morfológica entre y dentro de las comunidades vegetales, serían principalmente por la presencia y ausencia de ciertas especies más que por cambios intraespecíficos. Se concluye que la temperatura es el principal modulador de la fisionomía foliar en Chile y los rasgos asociados a los dientes son los que mejor reflejan las variaciones térmicas.

ABSTRACT

On leaves occur the processes of photosynthesis and transpiration that involves the exchange of energy, water and gases between the plant and the environment. Because of these relationships, the shape and structure of the leaves, of dicotyledonous communities vary according to the underlying climate. The leaf traits associated with climatic variables are the teeth, blade area, and venation density. In a regional level it was found that leaves of cooler communities have higher number and size of teeth, lower vein density and a lower blade area, regarding leaves of warmer communities. In an intra-community level, canopy leaves tended to have a greater number and size of teeth in relation to understory leaves. The causes of morphological variation among and within plant communities, would mainly be because the presence and absence of certain species rather than intraspecific changes. We conclude that the temperature is the main modulator of foliar physiognomy in Chile and the features associated with the teeth are those that best reflect temperature changes.

INTRODUCCIÓN

En las hojas ocurren los procesos de fotosíntesis y transpiración que involucran el intercambio de energía, agua y gases entre la planta y el medio ambiente. Esta estrecha relación entre las hojas y el medio ambiente, explicaría la asociación entre rasgos foliares de comunidades vegetales y el clima al que están expuestas (Givnish, 1987; Wolfe, 1993; Wright, 2005). Los paleoecólogos utilizan estas relaciones con el fin de estimar paleoclimas continentales, a partir de modelos numéricos basados en la correlación de caracteres foliares de hojas actuales con variables climáticas, como temperatura y precipitación, para luego extrapolar estas correlaciones a los ambientes pasados mediante rasgos foliares de hojas fósiles (Hinojosa y col., 2006; Su y col 2013; Hinojosa y col. 2015). Estos modelos fisionómicos asumen que los rasgos foliares están bajo selección por lo que ante determinadas condiciones climáticas se promovería o limitaría la persistencia de los rasgos foliares con importancia fisiológica (Givnish, 1984).

Dentro de los rasgos foliares que presentan una relación con el clima, se encuentran rasgos asociados al tamaño, forma, tipo de borde foliar, red vascular y

densidad estomática (Uhl y Mosbrugger, 1999; Huff y col. 2003; Mcelwain 2004; Royer y col. 2005). El tipo de borde foliar es el primer rasgo foliar en que se describió una relación empírica con la temperatura media anual (TMA) a un nivel global (Bailey & Sinnott, 1916). En el estudio de Bailey & Sinnott (1916) se revisó la literatura para determinar el porcentaje de especies con borde entero y dentado que componen las comunidades vegetales ubicadas en distintos continentes, donde anecdóticamente se incluye a Chile por el estudio de la vegetación nacional realizado por Claudio Gay. La relación entre el tipo de borde foliar y la TMA, consiste en que las comunidades vegetales ubicadas en zonas donde los climas son cálidos están compuestas por un mayor porcentaje de especies con borde entero, y de forma inversa las comunidades vegetales ubicadas en zonas frías están compuestas por un mayor porcentaje de especies dentadas. Esta relación es una de las más fuertes tanto por su significancia estadística, ya que se replica en diferentes comunidades del globo y además porque es simple de aplicar, sobre todo para la reconstrucción de la TMA a partir de hojas fósiles (Wilf 1997; Greenwood et al., 2004; Hinojosa y col., 2011). En el último tiempo se ha publicado que además de encontrar una mayor proporción de especies con borde dentado en zonas frías, en estos climas las hojas dentadas tendrían un mayor número de dientes y de mayor tamaño en relación a las especies localizadas en zonas cálidas (Huff y col., 2003; Royer y col., 2005; Peppe y col., 2011). Se ha propuesto que los dientes son zonas de la hoja que incrementan la tasa de transpiración en las primeras etapas del desarrollo de la hoja, permitiendo maximizar el crecimiento celular de la hoja en

zonas donde el período de temperaturas óptimas es acotado (Royer y col., 2006), como en los climas templados.

El tamaño foliar se asocia con la disponibilidad de agua, ya que se ha observado que las comunidades de dicotiledóneas leñosas presentan un mayor tamaño de lámina foliar a medida que aumenta la precipitación media anual (PMA) (Givnish, 1984; Wilf y col., 1998; Jacobs, 1999; Peppe y col., 2011). Evidencia de esta relación son las grandes hojas de los bosques tropicales en contraste con las pequeñas hojas de comunidades vegetales ubicadas en zonas desérticas, el mecanismo atribuido a la variabilidad del área foliar sugiere que una mayor área de lámina hace que la hoja exponga una mayor superficie de contacto con el ambiente, por ende tiene una mayor área de intercambio de gases lo cual aumenta la tasa fotosintética pero la hace más propensa a la deshidratación en ambientes secos (Givnish, 1984). Por otro lado la forma de la hoja se asocia al clima, por ejemplo se ha registrado que las hojas que habitan ambientes secos presentan una mayor relación largo/ancho que hojas de ambientes húmedos, de manera que las hojas presentan una lámina alargada en ambientes secos, mientras que formas más circulares se asocian a comunidades húmedas (Wolfe, 1993; Traiser y col. 2005). Se ha propuesto que una lámina alargada no se sobrecalienta, ya que transfiere mayor calor al ambiente dado que cualquier punto dentro de su lámina está cerca del margen (Wolfe, 1993) lo que genera una pérdida de calor más rápida por convección en ambientes con altas temperaturas y baja humedad.

Con respecto a las venas foliares , estas se asocian a factores que incrementan la tasa de transpiración y reducen la disponibilidad de agua, por lo que se sugiere que en condiciones de calor y sequedad las comunidades vegetales tienen hojas con una red vascular más densa (DV) y con un desarrollo areolar más complejo que las comunidades de zonas frías y húmedas, ya que esto genera mayor redundancia en el sistema hidráulico confiriendo robustez ante los cambios de flujo o daño vascular por deshidratación (Corson, 2010; Katifori y col., 2010; Sack & Scoffoni, 2013). Finalmente, la densidad estomática se asocia a la humedad ambiental ya que se ha descrito que en ambientes húmedos una mayor densidad estomática permite disminuir la resistencia hidráulica foliar permitiendo un mayor intercambio gaseoso con el ambiente optimizando la tasa fotosintética, pero en climas secos esto no sería favorable dado que genera una pérdida del recurso hídrico por lo que en estas condiciones sería más adecuado tener una mayor resistencia hídrica disminuyendo la densidad estomática (Carins Murphy y col. 2014).

Además de la modulación climática de la fisionomía foliar, existe un factor histórico que debe ser considerado al momento de analizar la fisionomía vegetal (Hinojosa y col. 2011; Peppe y col 2011). De acuerdo a lo anterior se ha encontrado que el rasgo "tipo de borde foliar", presenta inercia filogenética, indicando que este rasgo no evoluciona independientemente de su herencia genética, lo cual explicaría porqué encontramos especies con rasgos fisionómicos que no serían acordes al clima imperante, por ejemplo la presencia de especies con hojas dentadas en zonas desérticas. Otra evidencia de inercia filogenética en el tipo de

borde, es que las especies que componen las comunidades chilenas que provienen de un origen neotropical y pantropical, la cual se originó hace 45 a 60 Ma bajo condiciones cálidas, presentan una mayor proporción de especies con borde entero, señalando que han retenido este rasgo por herencia genética independientemente del clima (Hinojosa y col., 2011). Con respecto a la DV existen discrepancias. Por ejemplo, Blonder & Enquist (2014) estudiando comunidades vegetales de zonas tropicales y templadas de Norte América, no encontraron una señal filogenética para este rasgo mientras que Walls (2011) quien utilizó la base de datos Glopnet, la cual incluye un mayor número de especies y comunidades (Wright y col. 2004), sí obtuvo una señal significativa. Para los rasgos como el número y tamaño de dientes foliares, y la forma de la hojas, no se ha determinado si evolucionan de forma independiente de su herencia genética.

Junto con las relaciones intercomunitarias, se han observado diferencias intracomunitarias por lo que se ha encontrado variaciones fisionómicas entre especies que habitan en el sotobosque y especies que alcanzan el dosel. En general se ha descrito que las hojas del dosel son de menor área, alargadas y con una mayor DV en relación a las del sotobosque (Uhl & Walther, 2000; Zwieniecki y col. 2004). El factor que explicaría estas diferencias entre hojas de sol y de sombra sería la diferencia en la cantidad de irradiación solar que llega a ambos estratos y los mecanismos compensatorios de adaptación que tendrían estos dos tipos de hojas

para disminuir una excesiva transpiración en el dosel y una baja cantidad de energía lumínica en el sotobosque (Nicotra y col. 2011; Carins Murphy y col., 2012).

La forma de crecimiento también puede afectar la fisionomía foliar en relación con el clima. Por ejemplo, Santiago & Wright (2007) encontraron que en bosques tropicales los árboles tienen mayores tasas fotosintéticas que enredaderas y arbustos del sotobosque respectivamente sugiriendo una relación entre fisionomía foliar y forma de crecimiento, relación no corroborada empíricamente.

A un nivel intraespecífico las relaciones entre rasgos foliares y clima son menos claras dado que existen múltiples especies que presentan relaciones inversas entre sí o incluso nulas. Por ejemplo, la especie *Acer rubrum* presenta un mayor número y tamaño de dientes a medida que la temperatura disminuye, mientras que en la especie *Quercus kelloggii* no hay cambios, siendo independiente su fisionomía de la temperatura (Royer y col., 2008; Royer y col., 2009). Incluso se han documentado variaciones intracomunitarias dentro de una misma especie, por ejemplo *Fagus sylvatica* tiene una DV mayor en las hojas del sotobosque en relación con las del dosel (Uhl & Walther, 2000) mientras que en *Quercus acuttissima* ocurre lo contrario (Xu y col., 2008). Esta información es relevante dado que se puede identificar si las especies de una misma familia tienen respuestas similares a una variable ambiental, lo cual puede ser utilizado al analizar hojas fósiles donde es

posible clasificar las muestras a un nivel de familia y por ende complementar las reconstrucciones climáticas.

En general, en Chile son pocos los estudios que analizan las relaciones entre los rasgos morfológicos con las variables ambientales mediante una aproximación empírica. Este tipo de aproximación permite analizar una gran cantidad de especies y comunidades con el fin de apoyar o generar nuevas hipótesis sobre los mecanismos fisiológicos que regulan el crecimiento y adecuación de las especies vegetales que forman parte de la zona austral de Sur América. Además, nos permite identificar relaciones entre rasgos foliares y ambientales, las cuales son utilizadas por lo paleoecólogos en la reconstrucción de ambientes a partir de hojas fósiles. Para verificar la utilización de los rasgos foliares de angiospermas chilenas como estimadores de variables climáticas se deben abordar las siguientes preguntas: ¿Cuáles son las relaciones entre rasgos foliares y variables ambientales? ¿Coinciden estas relaciones con las descritas a nivel global? ¿Existen diferencias intracomunitarias e intraespecíficas? ¿Estas relaciones se explican por modulación climática o también por factores históricos?

Hipótesis

I) Si existen asociaciones entre la fisionomía foliar de dicotiledóneas y variables climáticas, se espera que en un gradiente de temperatura y humedad:

- Las localidades más frías presenten mayores valores para los rasgos número de dientes y tamaño de dientes en comparación con las localidades más cálidas.
- Las localidades más húmedas presenten mayores valores de área de lámina , sean más circulares y con menor valor de densidad de venas , en contraste con las comunidades de localidades más secas
- Las hojas del dosel sean de menor área , alargadas y con una mayor densidad de venas, en relación a las del sotobosque.

II) Si los factores históricos afectan la relación fisionomía foliar-clima entonces para la flora de Chile, se espera que:

- Exista inercia filogenética para los rasgos estudiados.
- Los elementos fitogeográficos con orígenes térmicamente extremos, presenten diferencias significativas en los rasgos estudiados.

III) Si existe una relación entre fisionomía foliar y forma de crecimiento, entonces se espera que árboles, enredaderas, arbustos y herbáceas tengan valores de: área de lámina, densidad de venas, circularidad de las hojas, número y tamaño de dientes , en orden decreciente respectivamente.

Objetivo general:

- Establecer las relaciones de los rasgos foliares y variables climáticas en un gradiente latitudinal en Chile, a un nivel intercomunitario, intracomunitario y de acuerdo a la forma de crecimiento. Además se determinará si existe un componente histórico asociado.

Objetivos específicos

- Medir 22 rasgos foliares de especies que componen comunidades ubicadas en un gradiente latitudinal de temperatura y humedad.
- Clasificar las especies estudiadas de acuerdo a forma de crecimiento, desarrollo areolar y origen fitogeográfico.
- Correlacionar los rasgos foliares con las variables climáticas.
- Comparar los valores de los rasgos foliares entre las especies a un nivel intracomunitario e intraespecífico.
- Estimar inercia filogenética de los rasgos foliares

METODOLOGÍA

Lugares de Estudio

En este trabajo se estudiaron 10 localidades ubicadas entre los 32º y 54º de latitud Sur: Parque Nacional La Campana, Reserva Nacional Los Ruiles, Reserva Nacional Los Belloto del Melado, Parque Nacional Laguna del Laja, Parque Nacional Nahuelbuta, sector aledaño al río Caunahue, Parque Nacional Chiloé sector de Cucao, sector aledaño a Bahía Exploradores, sector aledaño a Punta Arenas y sector aledaño a Puerto Williams (Figura 1).

Cada localidad se caracterizan a continuación:

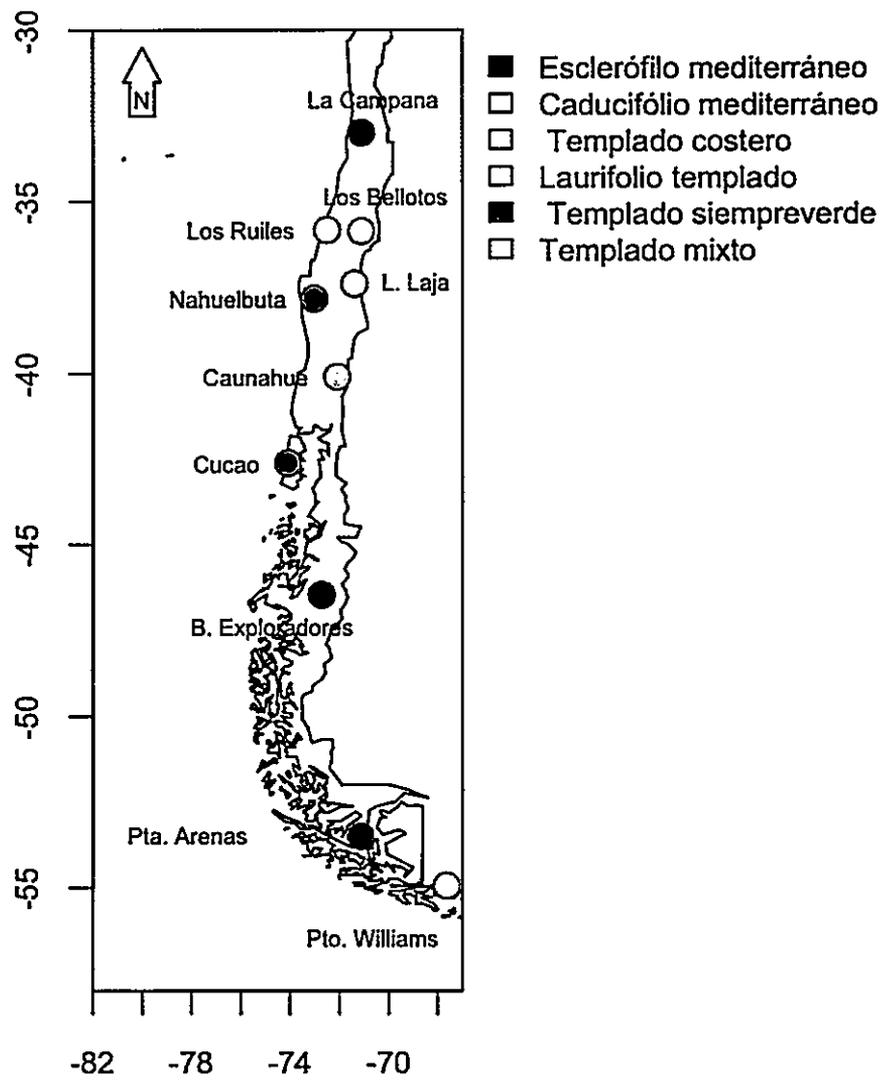


Figura 1 Ubicación de las 10 localidades estudiadas, clasificación de los bosques de acuerdo a (Luebert & Pliscoff 2006).

Parque Nacional La Campana

El lugar de recolección corresponde principalmente al piso de vegetación del bosque esclerófilo mediterráneo costero de *Lithrea caustica* y *Cryptocarya alba* el cual se distribuye en las zonas bajas de la vertiente occidental de la cordillera de la Costa en las regiones de Coquimbo, Valparaíso y del Libertador Bernardo O'Higgins, entre los 0 a 1300 m (Luebert & Pliscoff 2006). Las angiospermas leñosas recolectadas en este piso se encuentra en la Tabla 1

Tabla 1 . Angiospermas leñosas recolectadas en el Parque Nacional La Campana

<i>Acrisione</i>	<i>denticulata</i>	<i>Maytenus</i>	<i>boaria</i>
<i>Ageratina</i>	<i>glechonophylla</i>	<i>Muehlenbeckia</i>	<i>hastulata</i>
<i>Aristotelia</i>	<i>chilensis</i>	<i>mutisia</i>	<i>sp.</i>
<i>Baccharis</i>	<i>salicifolia</i>	<i>Proustia</i>	<i>cuneifolia</i>
<i>Beilschmiedia</i>	<i>miersii</i>	<i>Quillaja</i>	<i>saponaria</i>
<i>Berberis</i>	<i>rotundifolia</i>	<i>Ribes</i>	<i>magellanicum</i>
<i>Calceolaria</i>	<i>ascendens</i>	<i>Schinus</i>	<i>latifolius</i>
<i>Cestrum</i>	<i>parqui</i>	<i>Schinus</i>	<i>montanus</i>
<i>Citronella</i>	<i>mucronata</i>	<i>sp</i>	<i>1</i>
<i>Colliguaja</i>	<i>odorifera</i>	<i>sp</i>	<i>2</i>
<i>Cryptocarya</i>	<i>alba</i>	<i>sp</i>	<i>3</i>
<i>Escallonia</i>	<i>pulverulenta</i>	<i>sp</i>	<i>4</i>
<i>Haploppapus</i>	<i>multifolius</i>	<i>sp</i>	<i>6</i>
<i>Lardizabala</i>	<i>biternata</i>	<i>sp</i>	<i>7</i>
<i>Lathyrus</i>	<i>sp.</i>	<i>trevoa</i>	<i>trinervis</i>
<i>Lithrea</i>	<i>caustica</i>	<i>Tropaelum</i>	<i>ciliatum</i>
<i>Lobelia</i>	<i>excelsa</i>	<i>Vicia</i>	<i>sp.</i>
<i>Luma</i>	<i>chequen</i>		

Reserva Nacional Los Ruiles

El lugar de recolección corresponde principalmente al piso de vegetación bosque caducifolio mediterráneo costero de *Nothofagus glauca* y *Persea lingue*, el cual se distribuye en las laderas occidentales de la cordillera de la Costa de la región del Maule y norte del Biobío entre los 200 y 700 m (Luebert & Pliscoff 2006). Las angiospermas leñosas recolectadas en este piso se encuentra en la Tabla 2

Tabla 2. Angiospermas leñosas recolectadas en la Reserva Nacional Los Ruiles

<i>Aextoxicon</i>	<i>punctatum</i>	<i>Maytenus</i>	<i>boarea</i>
<i>Aristolelia</i>	<i>chilensis</i>	<i>Mutisia</i>	<i>ilicifolia</i>
<i>Azara</i>	<i>integrifolia</i>	<i>Myoschilos</i>	<i>oblonga</i>
<i>Azorella</i>	<i>spinosa</i>	<i>Myrceugenia</i>	<i>exsucca</i>
<i>Baccharis</i>	<i>rhomboidalis</i>	<i>Myrceugenia</i>	<i>sp</i>
<i>Boquila</i>	<i>trifoliolata</i>	<i>Myrceugenia</i>	<i>planipes</i>
<i>Colliguaja</i>	<i>odorifera</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>leonii</i>
<i>Crinodendron</i>	<i>hookerianum</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>alessandri</i>
<i>Cryptocarya</i>	<i>alba</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>dombeyi</i>
<i>Dasyphyllum</i>	<i>diacanthoides</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>glauca</i>
<i>Desfontainia</i>	<i>spinosa</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>obliqua</i>
<i>Dioscorea</i>	<i>brachybotrya</i>	<i>Persea</i>	<i>lingue</i>
<i>Drimys</i>	<i>winteri</i>	<i>Peumus</i>	<i>boldus</i>
<i>Escallonia</i>	<i>pulverulenta</i>	<i>Pitavia</i>	<i>punctata</i>
<i>Fuchsia</i>	<i>magellanica</i>	<i>Quillaja</i>	<i>saponaria</i>
<i>Gaultheria</i>	<i>insana</i>	<i>Raphithamnus</i>	<i>spinosus</i>
<i>Gevuina</i>	<i>avellana</i>	<i>Ribes</i>	<i>punctatum</i>
<i>Herreria</i>	<i>stellata</i>	<i>Ribes</i>	<i>magellanicum</i>
<i>Lapageria</i>	<i>rosea</i>	<i>Sophora</i>	<i>macrocarpa</i>
<i>Lithrea</i>	<i>caustica</i>	<i>Sophora</i>	<i>microphyla</i>
<i>Lomatia</i>	<i>dentata</i>	<i>sp</i>	<i>sp</i>
<i>Lomatia</i>	<i>hirsuta</i>	<i>Tepualia</i>	<i>stipularis</i>
<i>Luma</i>	<i>apiculata</i>	<i>Ugni</i>	<i>molinae</i>

Reserva Nacional Los Bellotos del Melado

El lugar de recolección corresponde principalmente al piso de vegetación bosque caducifolio mediterráneo andino de *Nothofagus glauca* y *Nothofagus oblicua* el cual se distribuye en las laderas occidentales de la cordillera de los Andes del sur de la región del Maule y norte del Biobío, entre los 300 y 1100 m (Luebert & Pliscoff 2006). Las angiospermas leñosas recolectadas en este piso se encuentra en la

Tabla 3

Tabla 3. Angiospermas leñosas recolectadas en la Reserva Nacional Los Bellotos del Melado

<i>Acrisione</i>	<i>denticulata</i>	<i>Lithrea</i>	<i>caustica</i>
<i>Aextoxicon</i>	<i>punctatum</i>	<i>Lomatia</i>	<i>dentata</i>
<i>Aristolelia</i>	<i>chilensis</i>	<i>Lomatia</i>	<i>hirsuta</i>
<i>Azara</i>	<i>petiolaris</i>	<i>Luma</i>	<i>apiculata</i>
<i>Baccharis</i>	<i>sp.</i>	<i>Maytenus</i>	<i>boaria</i>
<i>Beilschmiedia</i>	<i>berteroana</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>alpina</i>
<i>Cissus</i>	<i>striata</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>glauca</i>
<i>Citronella</i>	<i>mucronata</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>obliqua</i>
<i>Colliguaja</i>	<i>salicifolia</i>	<i>Proustia</i>	<i>cunneifolia</i>
<i>Cryptocarya</i>	<i>alba</i>	<i>Proustia</i>	<i>pyrifolia</i>
<i>Drimys</i>	<i>winteri</i>	<i>Quillaja</i>	<i>saponaria</i>
<i>Hydrangea</i>	<i>serratifolia</i>	<i>Ribes</i>	<i>punctatum</i>
<i>Kageneckia</i>	<i>oblonga</i>	<i>Schinus</i>	<i>sp.</i>
<i>Lardizabala</i>	<i>bitemata</i>	<i>Sophora</i>	<i>macrocarpa</i>
<i>Laurelia</i>	<i>sempervirens</i>		

Parque Nacional Laguna del Laja

El lugar de recolección corresponde principalmente al piso de vegetación bosque caducifolio mediterráneo andino de *Nothofagus oblicua* y *Austrocedrus chilensis*. Sin

embargo, para esta zona las especies que acompañan a *Austrocedrus chilensis* son *Nothofagus dombeyi* y *Orites mirtoidea* (Rondanelli y col. 2000). Este piso se distribuye en las laderas medias de la cordillera de los Andes de la región del Libertador Bernardo O'Higgins, Maule y norte del Biobío, entre 900 a 1500 m. (Luebert & Pliscoff 2006) Las angiospermas leñosas recolectadas en este piso se encuentra en la Tabla 4.

Tabla 4. Angiospermas leñosas recolectadas en la Reserva Nacional Laguna Laja

<i>Baccharis</i>	<i>rhomboidalis</i>	<i>Lomatia</i>	<i>hirsuta</i>
<i>Baccharis</i>	<i>sp.</i>	<i>Maytenus</i>	<i>disticha</i>
<i>Berberis</i>	<i>microphylla</i>	<i>Mulinum</i>	<i>spinosum</i>
<i>Berberis</i>	<i>chilensis</i>	<i>Mutisia</i>	<i>sp.</i>
<i>Berberis</i>	<i>empetrifolia</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>dombeyi</i>
<i>Discaria</i>	<i>chacaye</i>	<i>Orites</i>	<i>myrtoidea</i>
<i>Escallonia</i>	<i>sp.</i>	<i>Schinus</i>	<i>magellanicus</i>
<i>Fuchsia</i>	<i>magellanica</i>	<i>Schinus</i>	<i>patagonucus</i>
<i>Gaultheria</i>	<i>sp.</i>	<i>Solanum</i>	<i>cyrtopodium</i>

Parque Nacional Nahuelbuta

El lugar de recolección corresponde principalmente al piso de vegetación Bosque resinoso templado costero de *Araucaria araucana*, el cual se distribuye en las laderas altas y cumbres de la cordillera de Nahuelbuta, 1000-1500 m (Luebert & Pliscoff 2006). Las angiospermas leñosas recolectadas en este piso se encuentra en la Tabla 5

Tabla 5. Angiospermas leñosas recolectadas en el Parque Nacional Nahuelbuta

<i>Azara</i>	<i>lanceolata</i>	<i>Lomatia</i>	<i>hirsuta</i>
<i>Berberis</i>	<i>microphylla</i>	<i>Maytenus</i>	<i>disticha</i>
<i>Berberis</i>	<i>darwinii</i>	<i>Myoschilos</i>	<i>oblonga</i>
<i>Berberis</i>	<i>serrato-dentata</i>	<i>Myrceugenia</i>	<i>parvifolia</i>
<i>Berberis</i>	<i>trigona</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>dombeyi</i>
<i>Desfontainea</i>	<i>spinosa</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>pumilio</i>
<i>Drimys</i>	<i>andina</i>	<i>Raukava</i>	<i>laetevirens</i>
<i>Gaultheria</i>	<i>mucronata</i>	<i>Ribes</i>	<i>magellanicum</i>
<i>Gaultheria</i>	<i>phillyreifolia</i>	<i>Solanum</i>	<i>cyrtopodium</i>

Río Caunahue

El lugar de recolección corresponde principalmente al piso de vegetación bosque laurifolio templado interior de *Nothofagus dombeyi* y *Eucryphia cordifolia*, el cual se distribuye en lomajes y laderas medias de la vertiente oriental de la cordillera de la Costa, algunas zonas de la depresión intermedia y laderas occidentales bajas de la cordillera de los Andes de la región de los Lagos, desde 100 a 700 m (Luebert & Pliscoff 2006). Las angiospermas leñosas recolectadas en este piso se encuentra en la Tabla 6

Tabla 6. Angiospermas leñosas recolectadas en el sector del Río Caunahue

<i>Acrisione</i>	<i>denticulata</i>	<i>Laurelia</i>	<i>sempervirens</i>
<i>Aextoxicon</i>	<i>punctatum</i>	<i>Laureliopsis</i>	<i>philippiana</i>
<i>Amomyrtus</i>	<i>meli</i>	<i>Lomatia</i>	<i>hirsuta</i>
<i>Amomyrtus</i>	<i>luma</i>	<i>Lomatia</i>	<i>dentata</i>
<i>Aristotelia</i>	<i>chilensis</i>	<i>Lomatia</i>	<i>ferruginea</i>
<i>Azara</i>	<i>lanceolata</i>	<i>Luma</i>	<i>apiculata</i>
<i>Azara</i>	<i>integrifolia</i>	<i>Maytenus</i>	<i>boaria</i>
<i>Baccharis</i>	<i>racemosa</i>	<i>Maytenus</i>	<i>magellanicum</i>
<i>Berberis</i>	<i>darwini</i>	<i>Mitraria</i>	<i>coccinea</i>
<i>Berberis</i>	<i>trigona</i>	<i>Muehlenbeckia</i>	<i>hastulata</i>
<i>Berberis</i>	<i>microphylla</i>	<i>Myrceugenia</i>	<i>planipes</i>
<i>Boquila</i>	<i>trifoliolata</i>	<i>Myrceugenia</i>	<i>leptospermoides</i>
<i>Buddleja</i>	<i>globosa</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>dombeyi</i>
<i>Caldcluvia</i>	<i>paniculata</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>obliqua</i>
<i>Cissus</i>	<i>striata</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>nitida</i>
<i>Coraria</i>	<i>ruscifolia</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>betuloides</i>
<i>Crinodendron</i>	<i>hookerianum</i>	<i>Ovidia</i>	<i>andina</i>
<i>Dasyphyllum</i>	<i>diacanthoides</i>	<i>Persea</i>	<i>lingue</i>
<i>Drimys</i>	<i>winteri</i>	<i>Peumus</i>	<i>boldus</i>
<i>Embothrium</i>	<i>coccineum</i>	<i>Raphithamnus</i>	<i>spinosus</i>
<i>Escallonia</i>	<i>rubra</i>	<i>Raukava</i>	<i>valdiviensis</i>
<i>Eucryphia</i>	<i>cordifolia</i>	<i>Raukava</i>	<i>laetevirens</i>
<i>Fuchsia</i>	<i>magellanica</i>	<i>Ribes</i>	<i>magellanicum</i>
<i>Gaultheria</i>	<i>mucronata</i>	<i>Sarmienta</i>	<i>rapens</i>
<i>Gevuina</i>	<i>avellana</i>	<i>Tepualia</i>	<i>stipularis</i>
<i>Hydrangea</i>	<i>serratifolia</i>	<i>Ugni</i>	<i>molinae</i>
<i>Lapageria</i>	<i>rosea</i>	<i>Weinmannia</i>	<i>trichosperma</i>
<i>Lardizabala</i>	<i>biternata</i>		

Parque Nacional Chiloé sector de Cucao

El lugar de recolección corresponde principalmente al piso de vegetación bosque resinoso templado costero de *Pilgerodendron uviferum* y *Tepualia stipularis*, el cual se distribuye en sectores de pendiente suave y planos inundados del sur de Chiloé (Luebert & Pliscoff 2006). Las angiospermas leñosas recolectadas en este piso se encuentra en la Tabla 7.

Tabla 7. Angiospermas leñosas recolectadas en el Parque Nacional Chiloé

<i>Aextoxicon</i>	<i>punctatum</i>	<i>Griselinia</i>	<i>racemosa</i>
<i>Baccharis</i>	<i>sphaerocephala</i>	<i>Laureliopsis</i>	<i>philippiana</i>
<i>Berberis</i>	<i>darwini</i>	<i>Lomatia</i>	<i>ferruginea</i>
<i>Berberis</i>	<i>microphylla</i>	<i>Luma</i>	<i>apiculata</i>
<i>Caldcluvia</i>	<i>paniculata</i>	<i>Mitraria</i>	<i>coccinea</i>
<i>Campsidium</i>	<i>valdivianum</i>	<i>Myrceugenia</i>	<i>ovata</i>
<i>Crinodendron</i>	<i>hookerianum</i>	<i>Myrceugenia</i>	<i>planipes</i>
<i>Desfontainia</i>	<i>spinosa</i>	<i>Myrceugenia</i>	<i>sp.</i>
<i>Drimys</i>	<i>winteri</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>nitida</i>
<i>Embothrium</i>	<i>coccineum</i>	<i>Ovidia</i>	<i>pilo-pilo</i>
<i>Fuchsia</i>	<i>magellanica</i>	<i>Raukava</i>	<i>laetevirens</i>
<i>Gaultheria</i>	<i>insana</i>	<i>Ribes</i>	<i>magellanicum</i>
<i>Gevuina</i>	<i>avellana</i>	<i>Sophora</i>	<i>microphylla</i>
<i>Griselinia</i>	<i>ruscifolia</i>	<i>Tepualia</i>	<i>stipularis</i>

Bahía Exploradores

El lugar de recolección corresponde principalmente al piso de vegetación bosque siempreverde templado de *Nothofagus nitida* y *Podocarpus nubigena*, el cual se distribuye en planos inundados de ñadis y laderas altas de ambas vertientes de la

región de los Lagos (Luebert & Pliscoff 2006). Las angiospermas leñosas recolectadas en este piso se encuentra en la Tabla 8

Tabla 8. Angiospermas leñosas recolectadas en Bahía Exploradores

<i>Azara</i>	<i>serrata</i>	<i>Laureliopsis</i>	<i>philippiana</i>
<i>Baccharis</i>	<i>patagonica</i>	<i>Lomatia</i>	<i>ferruginea</i>
<i>Berberis</i>	<i>microphylla</i>	<i>Luma</i>	<i>apiculata</i>
<i>Berberis</i>	<i>darwini</i>	<i>Maytenus</i>	<i>magellanica</i>
<i>Desfontainia</i>	<i>spinosa</i>	<i>Mitraria</i>	<i>coccinea</i>
<i>Drimys</i>	<i>winteri</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>nitida</i>
<i>Embothrium</i>	<i>coccineum</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>antartica</i>
<i>Escallonia</i>	<i>virgata</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>betuloides</i>
<i>Escallonia</i>	<i>rubra</i>	<i>Ovidia</i>	<i>andina</i>
<i>Fuchsia</i>	<i>magellanica</i>	<i>Raukava</i>	<i>laetevirens</i>
<i>Gaultheria</i>	<i>mucronata</i>	<i>Ribes</i>	<i>magellanicum</i>
<i>Gaultheria</i>	<i>phylyreifolia</i>	<i>sp</i>	<i>sp</i>
<i>Griselinia</i>	<i>ruscifolia</i>	<i>Weinmannia</i>	<i>trichosperma</i>
<i>Hydrangea</i>	<i>serratifolia</i>		

Punta Arenas

El lugar de recolección corresponde principalmente al piso de vegetación bosque siempreverde templado costero de *Nothofagus betuloides* y *Embothrium coccineum*, el cual se distribuye en área oriental del archipiélago de la región de Magallanes, entre 0 a 400 m (Luebert & Pliscoff 2006). Las angiospermas leñosas recolectadas en este piso se encuentra en la Tabla 9

Tabla 9. Angiospermas leñosas recolectadas en Punta Arenas

<i>Baccharis</i>	<i>patagonica</i>
<i>Berberis</i>	<i>microphylla</i>
<i>Chiliodriscum</i>	<i>diffusum</i>
<i>Drimys</i>	<i>winteri</i>
<i>Embothrium</i>	<i>coccineum</i>
<i>Gaultheria</i>	<i>mucronata</i>
<i>Nothofagus</i>	<i>pumilio</i>
<i>Ribes</i>	<i>magellanicum</i>

Puerto Williams

El lugar de recolección corresponde principalmente al piso de vegetación bosque mixto templado-antiboreal andino de *Nothofagus betuloides* y *Nothofagus pumilio*, el cual se distribuye en la zona de transición entre los bosques caducifolios y siempreverdes en el área de isla Riesco, Península de Brunswick y Tierra del Fuego, Región de Magallanes, de 0 a 500 m (Luebert & Pliscoff 2006). Las angiospermas leñosas recolectadas en este piso se encuentra en la Tabla 10.

Tabla 10. Angiospermas leñosas recolectadas en Puerto Williams

<i>Baccharis</i>	<i>patagonica</i>	<i>Maytenus</i>	<i>disticha</i>
<i>Berberis</i>	<i>ilicifolia</i>	<i>Maytenus</i>	<i>magellanica</i>
<i>Berberis</i>	<i>microphylla</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>pumilio</i>
<i>Chiliodriscum</i>	<i>diffusum</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>betuloides</i>
<i>Drimys</i>	<i>winteri</i>	<i>Nothofagus</i>	<i>antartica</i>
<i>Embothrium</i>	<i>coccineum</i>	<i>Ribes</i>	<i>magellanicum</i>
<i>Gaultheria</i>	<i>mucronata</i>		

Porcentaje de parentesco entre las muestras recolectadas y el piso de vegetación descrito para la zona

Con el fin de determinar el grado de representatividad de las muestras colectadas, de la vegetación descrita para la zona, se calculó el porcentaje de especies que hay en común entre lo colectado y lo descrito en Luebert & Pliscoff 2006. Esto nos permite verificar si se han colectado las especies dominantes que caracterizan a las localidades incluidas en este estudio.

$$(1) \% \text{ especies en común} = (\text{especies colectadas} / \text{especies descritas}) * 100$$

Caracterización climática de las localidades estudiadas

Para cada localidad se obtuvieron 19 variables climáticas de Worldclim (Tabla 11), a partir de un modelo actualizado para Sur América (Pliscoff y col. 2014). En la Tabla 12 se muestran las 19 variables y el valor para cada comunidad. De estas 19 variables se seleccionó un subgrupo, en donde las variables con una alta correlación (< -0.85 ; > 0.85) será representada por una sola variable del grupo, con el fin de evitar redundancia. Dado que no todas las variables ambientales cumplen con los supuestos de normalidad y homocedasticidad se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman (ρ).

Tabla 11. Variables climáticas obtenidas de Worldclim (Hijmans y col., 2005), más la elevación

BIO	simbología	
1	TMA	Temperatura media anual °C
2	RDP	Rango diurno promedio (promedio mensual(temp max - temp min)
3	I	Isotermalidad (RDP/RTA)*100
4	ET	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar * 100)
5	MTMC	Máxima temperatura del mes mas cálido
6	mTMF	Mínima temperatura del mes más frío
7	RTA	Rango de temperatura anual (°C)(temp. máx. del mes más cálido – temp. Mín. del mes más frío)
8	TCH	Promedio de la temperatura de cuarto más húmedo
9	TCS	Promedio de la temperatura del cuarto más seco
10	TCC	Promedio de la temperatura del cuarto más cálido
11	TCF	Promedio de la temperatura del cuarto más frío
12	PMA	Precipitación media anual
13	PMC	Precipitación del mes más cálido
14	PMS	Precipitación del mes más seco
15	EP	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)
16	PCH	Precipitación del cuarto más húmedo
17	PCS	Precipitación del cuarto más seco
18	PCC	Precipitación del cuarto más cálido
19	PCF	Precipitación del cuarto más frío
20	Elevación	Altura relativa al mar (m)

Tabla 12. Valores de las 19 variables climáticas para cada localidad.

	La Campana	Los Ruiles	Los Bellotos	Laguna Laja	Nahuelbuta	Caunahue	Cucao	Bahía exploradores	Pta Arenas	Pto William
TMA	13.3	12.1	11.3	8.5	7.4	10	10.4	8.1	5.2	6.1
RDP	13.6	10.5	13.4	14.2	10.6	9.4	7	8.1	6.1	7.3
I	60	56	49	52	51	51	53	47	46	49
ET	3.394	2.908	4.365	4.376	3.196	3.345	2.05	3.813	2.771	2.997
MTMC	25.2	23.2	27.4	26.4	20.5	20.8	17.4	18.1	12.6	13.6
mTMF	2.6	4.5	0.3	-0.4	0.1	2.6	4.3	1.2	-0.5	-1.1
RTA	22.6	18.7	27.1	26.8	20.4	18.2	13.1	16.9	13.1	14.7
TCH	8.8	9	6.4	3.9	4.1	6.5	8.4	6.3	5.3	8.6
TCS	17.6	16	17.1	12.8	11.6	13.3	13	11.5	2.2	6.3
TCC	17.6	16	17.1	14.2	11.6	14.4	13	12.8	8.7	9.7
TCF	8.8	8.6	5.9	3	3.4	5.7	7.9	3	1.6	2
PMA	452	994	1962	2106	2041	2281	1995	1395	659	447
PMC	129	229	403	378	365	345	294	190	71	45
PMS	0	5	5	52	29	62	82	68	44	27
EP	113	95	87	64	73	51	48	32	17	15
PCH	307	615	1157	1023	1079	997	846	495	212	127
PCS	1	27	52	178	135	247	259	239	142	89
PCC	1	27	52	183	135	252	259	262	157	126
PCF	307	562	1012	919	970	947	818	448	145	108

Obtención de hojas y medición de Rasgos fisonómicos foliares:

En cada localidad se recolectó la mayor cantidad de especies de dicotiledóneas leñosas y monocotiledóneas no herbáceas, cada muestra fue herborizada y clasificada en el laboratorio de Paleocología de la Universidad de Chile. Para las localidades de Los Bellotos, Laguna del Laja, Nahuelbuta y Puerto Williams, se tomó

en cuenta si las muestras se colectaron del dosel (sobre los 2 metros) o del sotobosque (sobre los 0.2 m y bajo los 2 m), y fueron utilizadas para los análisis asociados a dosel y sotobosque.

Se seleccionaron de forma azarosa 3 hojas de cada individuo y por lo menos un individuo de cada especie por localidad. Cada hoja se digitalizó con una cámara SONY Exmor R 16.2 y luego con el software Photoshop CC se generó un archivo JPG de la lámina foliar sin pecíolo y otro archivo JPG de la lámina sin dientes, con estas imágenes es posible medir 21 rasgos foliares cuantitativos de acuerdo a la metodología propuesta por Huff y col. (2003) y Royer y col. (2005) Tabla 13.

De estos 21 rasgos se seleccionó un subgrupo, en donde los rasgos con una alta correlación (< -0.85 ; > 0.85) será representada por un sólo rasgo del grupo, lo cual nos permite evitar redundancia. Dado que los datos tienen una distribución no paramétrica, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman (ρ). En los rasgos asociados a dientes sólo se analizaron las especies con dientes.



Tabla 13. Lista de los 21 rasgos foliares para el análisis digital

1	Área de lámina	AL	8	Compacidad	compacidad	15	Relación AD/PI	AD/PI
2	Área de lámina interna	AI	9	Factor de forma	fforma	16	Número dientes primarios	nDP
3	Perímetro total	P	10	Diámetro Feret	feret	17	Número dientes secundarios	nDS
4	Perímetro interno	PI	11	Relación Feret	rferet	18	Númerodientes totales	nDT
5	Largo eje longotudinal	ejelong	12	Área dientes	AD	19	Promedio área dientes	AD/nDP
6	Largo eje transversal	ejetrans	13	Relación AD/AL	AD/AL	20	Relación nDT/P	nDT/P
7	Relación P/PI	P/PI	14	Relación AD/P	AD/P	21	Relación nDT/PI	nDT/PI

Para la medición de Densidad de venas (DV) se seleccionaron 3 hojas de cada individuo y al menos una especie por localidad. Cada hoja fue diafanizada con una solución de KOH al 50% durante 5 días aproximadamente, luego se sumerge en una solución de safranina 2% y etanol al 50% (EtOH) durante uno o más días. Después la hoja se deposita en solución de Xilol al 100% con EtOH al 100%, para luego dejar dentro de una solución de Xilol al 100%. Finalmente, se monta en un portaobjetos con bálsamo de Canadá. Las muestras fueron fotografiadas con un aumento aproximado de 20x en un estereoscopio. Para medir la densidad de venas (DV) de forma directa, se dibuja un cuadrado de 4mm^2 en la fotografía, dentro de esta área se dibuja la red vascular y se mide la longitud de la red utilizando el software Image J ® (Schneider y col. 2012) la unidad de medida corresponde a mm/mm^2 . Para optimizar la medida de DV se determinó la existencia de una relación lineal entre la densidad de venas (mm/mm^2) y la distancia entre venas (mm) (d) (Uhl & Mosbrugger, 1999; Blonder y col., 2014). Esta relación permite estimar la DV de forma indirecta reduciendo los tiempos de medición, no obstante esta relación se ha determinado para especies templadas y tropicales del hemisferio norte y no para especies chilenas, por lo que en este proyecto se pondrá a prueba esta relación.

Para medir la distancia entre venas se dibujan 10 transectas de 2 mm cada una dando un total de 2 cm, se eligió una longitud de 2 cm ya que sobre esta distancia la varianza es la misma. Luego se cuenta el número de intersecciones

entre las transectas dibujadas y la red vascular, la división entre la distancia total (20mm) y el número de puntos de intersección da como resultado la distancia entre venas en mm (**d**).

Para generar la curva de calibración se midió la **DV** (mm/mm²) de forma directa a una hoja de cada especie (132), a estas mismas muestras se les mide la **d**. Los datos fueron transformados a logaritmo para que la relación entre **DV** y **d** fuera lineal y se cumplieran los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Luego se realizó una regresión lineal y con el modelo lineal obtenido se interpolaron los datos de **d** para obtener **DV**. Cabe destacar que se hace esta interpolación desde **d** a **DV** con el fin de hacer los datos comprables con otros estudios ya que en general utilizan la **DV** mm/mm².

Relación rasgos foliares y clima a nivel global y regional

Para realizar estas comparaciones se utilizaron los datos publicados por Peppe y col. (2011), donde se reportan relaciones significativas entre rasgos fisionómicos foliares y las variables ambientales **TMA** y **PMA** para localidades ubicadas en Norte América, Centro América, Sur América, Europa, Asia y Oceanía. Las comparaciones se realizaron con las relaciones que son significativas a nivel global : Porcentaje de especies de borde entero, **nDT/PI**, **P/PI**, **nDT**, **AD/AL**, factor de forma (Tabla 13) con la **TMA**; \log_{10} **AL** con \log_{10} de la **PMA**.

Para la relación fisionomía-clima en Chile se realizaron correlaciones de Spearman entre el subgrupo de variables ambientales elegido con los rasgos fisionómicos foliares y DV. Para las relaciones que fueron significativas, se determinó mediante el criterio de Akaike (AIC) si las relaciones se ajustan a un modelo lineal cuadrático, de potencia y exponencial, utilizando el software PAST (Hammer y col., 2001), donde el modelo con menor AIC es el que mejor representa la relación. Además se realizó un análisis de correspondencia canónica (CCA) para determinar cuáles son las variables ambientales que generan la mayor varianza entre las comunidades vegetales estudiadas, utilizando el software R (R Development Core Team, 2008)

Análisis comparativo entre hojas de dosel y sotobosque a nivel comunitario

Como se indicó anteriormente, se definirá como especies que habitan el sotobosque a aquellas especies que se encuentran bajo los 2m de elevación y especies de dosel aquellas que están sobre los 2 m de elevación, cabe destacar que muchas especies que logran llegar al dosel se encuentran en el sotobosque en los estados de vida juveniles, por lo que estos se agrupan dentro del sotobosque si es que aún están bajo los 2 m. Las comparaciones entre hojas de dosel y sotobosque se realizaron para el subgrupo de rasgos seleccionados y se utilizó el test de t con 1000 permutaciones para determinar si las diferencias son significativas.

Análisis comparativo entre hojas de acuerdo a la forma de crecimiento, elemento fitogeográfico, desarrollo de areolas y familias.

La forma de crecimiento describe el diseño y construcción de los individuos junto con los cambios que sufre a lo largo de su vida (Vazquez-Sánchez y col., 2012). Las especies se clasificaron de acuerdo a su forma de crecimiento en las categorías árbol, arbusto, árbol-arbusto, enredaderas y herbáceas. La categoría arbusto-árbol son especies que son posible observar como arbusto o árbol deponiendo de las consiciones ambientales como las mirtáceas.

La categoría elemento fitogeográfico fue obtenida de Villagrán & Hinojosa (1997b), sin embargo se fusionaron las categorías endémico de Chile y Argentina, sólo en “endémico”, ya que son especies endémicas del cono sur, y las categorías neotropical disyunto y amplio en la categoría neotropical. Las categorías austral-antártico, australasiano, pantropical y amplio se mantuvieron.

El desarrollo de la areola foliar fue descrito siguiendo el manual de arquitectura foliar (Leaf Architecture Working Group,1999), donde las categorías son: “bien desarrollados”, “moderadamente desarrollados”, “pobrementemente desarrollados” o “ningún desarrollo”, ver Figura 2.

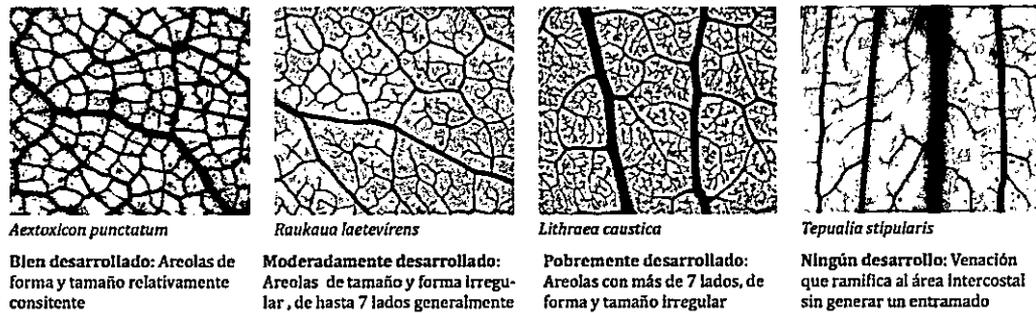


Figura 2. Categorías en las que se clasificó el tipo de desarrollo areolar. (imagen modificada de Leaf Architecture Working Group (1999).

**Análisis intraespecífico : relación de rasgos con variables ambientales,
 Comparación de hojas de una misma especie en el dosel y sotobosque.**

Para realizar el análisis intraespecífico a un nivel intercomunitario se eligieron las especies que se encuentran en más de tres comunidades y se seleccionaron las especies con las mayores pendientes, ya que estas muestran los cambios más notorios. Para el análisis intraespecífico e intracomunitario se seleccionaron especies que se encuentran tanto en el dosel como en el sotobosque y que además presentaron las pendientes más inclinadas en el análisis intercomunitario.

Análisis de inercia filogenética

Se construyó un árbol filogenético con 114 especies a partir del árbol publicado por Hinojosa y col.(2011 ; ANEXO III), donde se excluyeron algunas especies dado que no se encontraban en nuestro set de datos. Este árbol fue construido al nivel de

subfamilia con los datos APG (Stevens, 2001) y cuando las relaciones a nivel de especie no estaban bien definidas se generaron politomías. Para medir la inercia filogenética se utilizó el método de Maddison & Slatkin (1991) implementado por el software Mesquite (Maddison & Maddison, 2009) donde se mapearon en el árbol filogenético los rasgos fisionómicos elegidos anteriormente. El estado ancestral fue reconstruido utilizando el criterio de máxima parsimonia para obtener el número de transiciones evolutivas para cada rasgo. Cada número de transición evolutiva fue comparado con una distribución estocástica de transiciones evolutivas o modelo nulo, la cual fue generada mediante la permutación de cada rasgo (1000 veces) dentro del árbol filogenético. Se calculó un valor p, que se define como la proporción de transiciones evolutivas del modelo nulo que resultaron ser igual o bajo al valor de transiciones observado, cabe destacar que esto fue realizado para cada rasgo de forma separada. Si el valor del número de transiciones evolutivas observado está bajo 0.05 de la distribución de valores de transiciones obtenidas por el azar, implica que el rasgo ha evolucionado menos veces de lo esperado por el azar y se puede concluir que el rasgo evoluciona lo suficientemente lento como para retener información filogenética o sea, ha sido sujeto a una inercia histórica Hinojosa y col.(2011).

RESULTADOS

Porcentaje de parentesco entre las muestras recolectadas y el piso de vegetación descrito para la zona

En general, las muestras recolectadas en cada localidad representan más del 55% de las especies descritas para el piso vegetal al cual corresponden. Las localidades de La Campana, Nahuelbuta, Caunahue y Puerto Williams son las comunidades que comparten sobre el 70% de especies con sus respectivos pisos vegetales. Los Ruiles, Los Bellotos, Cucao y Bahía Exploradores comparten entre el 55 - 57% , y las localidades de Laguna Laja y Punta Arenas son las localidades con los porcentajes más bajos (<40%). Tabla 14.

Tabla 14. Porcentaje de especies comunes entre lo observado y lo descrito

Localidad	n recolectadas	spp n descritas	spp n descritas	Porcentaje %
La Campana	35	17	17	70.6
Los Ruiles	46	33	33	57.6
Los Bellotos	29	29	29	56.3
Laguna Laja	18	26	26	15.4
Nahuelbuta	18	12	12	73.3
Caunahue	55	28	28	75.0
Cucao	28	16	16	56.25
Bahía exploradores	27	20	20	55.0
Punta Arenas	8	10	10	40.0
Puerto Williams	13	9	9	88.9

Correlación entre rasgos ambientales

En la Tabla 15 se muestran las variables ambientales que presentan un coeficiente de correlación de Spearman (ρ) superior al 85% (detalles en ANEXO I) Las variables seleccionadas son en total once, siendo una la elevación, siete asociadas a temperatura y tres asociadas a precipitación.

Tabla 15. Rasgos ambientales menos autocorrelacionados.

Variabes	Variabes con las que se Autocorrelaciona
Elevación	-
TMA	TCS-TCC-TCF
I	-
ET	-
MTMC	RDP-RTA-TCC
mTMF	TCF
TCH	-
PMA	-
PCC	PMS-PCS
PCF	PMC-PCH
EP	-

TMA = Temperatura media anual; **I** = isothermalidad; **ET** = Estacionalidad de la temperatura; **MTMC** = Máxima temperatura del mes más cálido; **mTMF** = Mínima temperatura del mes más frío; **RTA** = Rango de temperatura anual; **TCH** = Promedio de la temperatura del cuarto más húmedo; **TCS** = Promedio de la temperatura del cuarto más seco; **TCC** = Promedio de la temperatura del cuarto más cálido; **TCF** = Promedio de la temperatura del cuarto más frío; **PMA** = Precipitación media anual; **PMC** = Precipitación del mes más cálido; **PMS** = Precipitación del mes más seco; **EP** = Estacionalidad de la precipitación; **PCH** = Precipitación del cuarto más húmedo; **PCS** = Precipitación del cuarto más seco; **PCC** = Precipitación del cuarto más cálido; **PCF** = Precipitación del cuarto más frío.

Correlación entre rasgos fisionómicos

En la Tabla 16 se muestran los rasgos fisionómicos foliares que presentan un coeficiente de correlación de Spearman (ρ) superior al 85% (detalles en ANEXO II).

Los rasgos menos autocorrelacionados son nueve en total, dos asociados a la lámina foliar, uno asociado a la circularidad, cinco a los dientes foliares y la densidad de venas.

Tabla 16. Rasgos con menor autocorrelación

Rasgos	Rasgos con que se autocorrelaciona
AL	P-AI-PI-ejelong-ejetrans-feret-AD
rferet	compacidad-fforma
AD/P	AD/PI
nDT	nDP
nDT/P	nDT/PI
DV	-
P/PI	-
AD/AL	-
AD/nDP	-

AL= Área de lámina; AI = Área interna; P = Perímetro; PI = Perímetro interno; **ejelong** = Eje longitudinal; **ejetrans** = Eje transversal; **P/PI** = Relación perímetro con perímetro interno; **fforma** = Factor de forma; **feret** = Diámetro de Feret; **rferet** = Relación de Feret; **AD** = Área dientes; **AD/AL** = Relación área dientes con área de lámina; **AD/P** = Relación área dientes con perímetro; **AD/PI** = Relación área dientes con perímetro interno; **nDT** = Número de dientes totales; **nDP** = Número de dientes primarios; **nDS** = Número de dientes secundarios; **AD/nDP** = Promedio área dientes; **nDT/P** = Relación número de dientes con perímetro; **nDT/PI** = Relación número dientes totales con perímetro interno; **DV** = Densidad de venas.

Curva de calibración para estimar la densidad de venas mediante la distancia entre venas

La relación obtenida entre **DV** y **d** es negativa ($r = -0.97$) y lineal ($r^2 = 0.93$, valor-P < 0.0001) Figura 3. La ecuación de la recta obtenida es:

$$(2) \text{Log}_{10}DV = 0.2244 + \text{Log}_{10}(d) * (-0.94979)$$

Donde **DV** es la densidad de venas y **d** es la distancia entre venas. Con esta formula es posible estimar la densidad de venas en un menor tiempo.

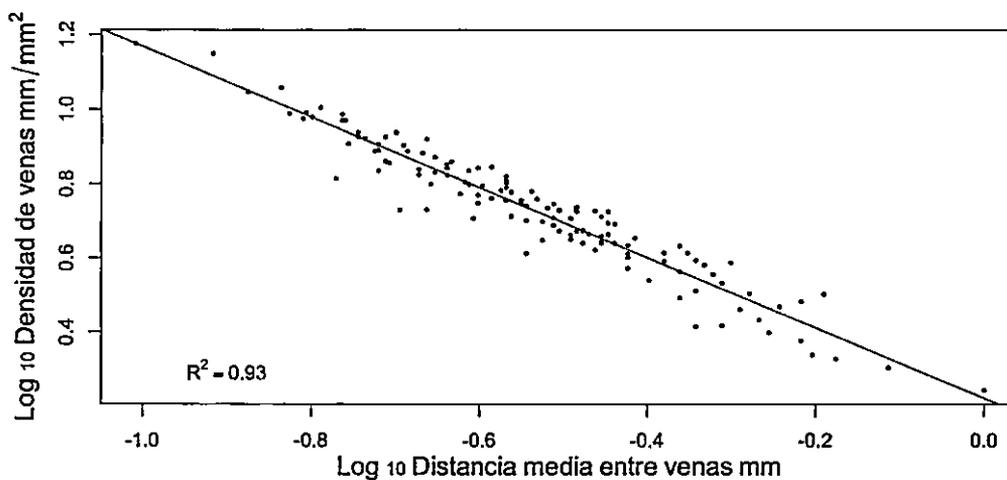


Figura 3. Curva de calibración entre DV y d.

Descripción general de rasgos fisionómicos foliares en Chile

A un nivel general las hojas de las angiospermas chilenas tienen un área de lámina entre 0.05 a 30 cm², son más circulares que alargadas, tienen una densidad de venas entre 2 a 11 mm/mm². Además dentro del grupo de las hojas dentadas, entre un 0.1 a 12 % de la lámina corresponde a los dientes, tienen entre 1 a 80 dientes totales y de 1 a 6 dientes por cm de perímetro (Figura 4). Cabe destacar que existe un pequeño número de hojas con valores extremos que cayó en el "outlier" por lo que no aparecen en los gráficos de cajas.

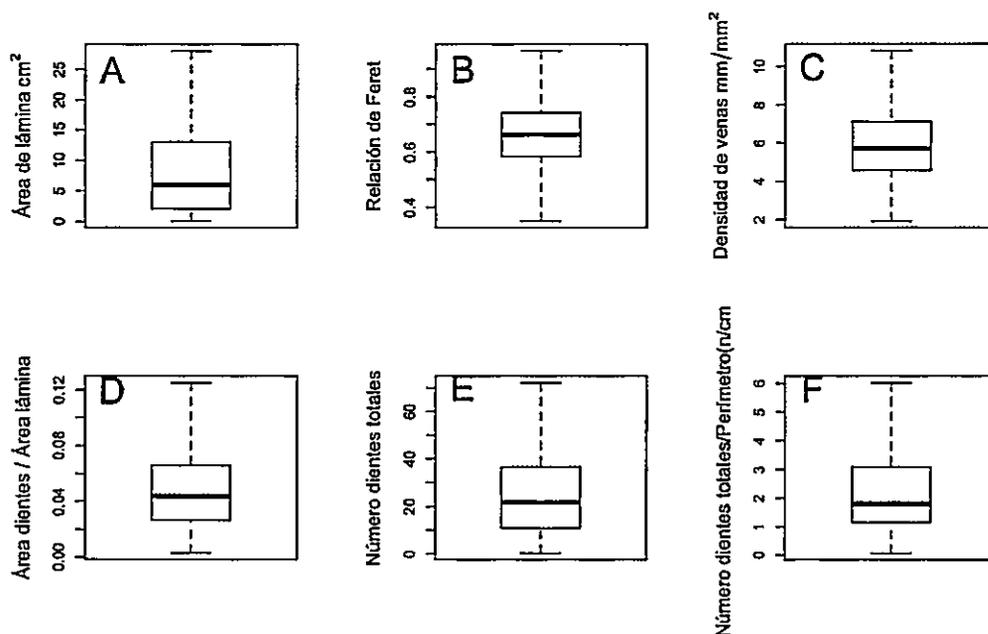


Figura 4. Valores obtenidos para los rasgos fisionómicos seleccionados. A) Área de lámina (AL) cm²; B) Relación de Feret (**rferet**) sin unidades; C) Densidad de venas (DV) mm/mm²; D) Área dientes / Área lámina (AD/AL) sin unidades; E) Número dientes totales (**nDT**) n; F) Número dientes totales /Perímetro (**nDT/P**) n/cm.

Correlación entre rasgos fisionómicos y clima

En las Figuras 5 y 6, se muestran las relaciones significativas entre variables ambientales y rasgos fisionómicos. En general se puede observar que **AL** , **AD/AL** , **nDT/P** y **DV** se correlacionan significativamente con las variables asociadas a temperatura (Figura 5), siendo esta correlación positiva para los rasgos asociados a la lámina foliar (**AL**) y densidad de venas (**DV**), mientras que es negativa para los rasgos asociados a dientes (**AD/AL** ; **nDT/P**). Las variables de precipitación se correlacionaron significativamente con los rasgos **rferet** y **nDT** , donde **rferet** se relaciona negativamente con la precipitación del cuarto más cálido y **nDT** positivamente con la precipitación del cuarto más frío.

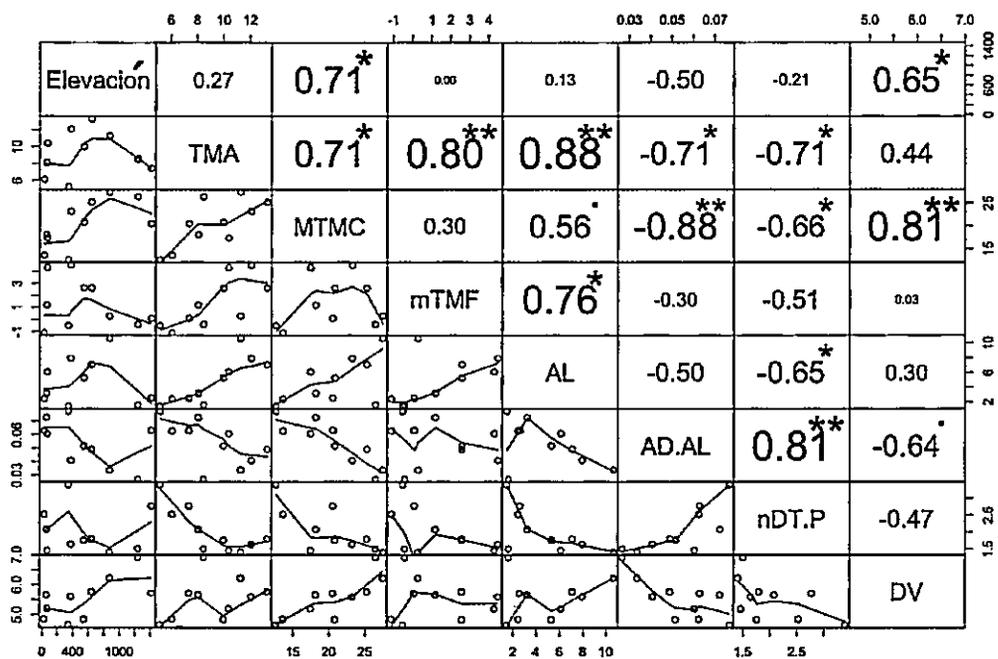


Figura 5. Correlaciones entre variables térmicas y elevación con los rasgos foliares. * = < 0.05 ; ** = > 0.01

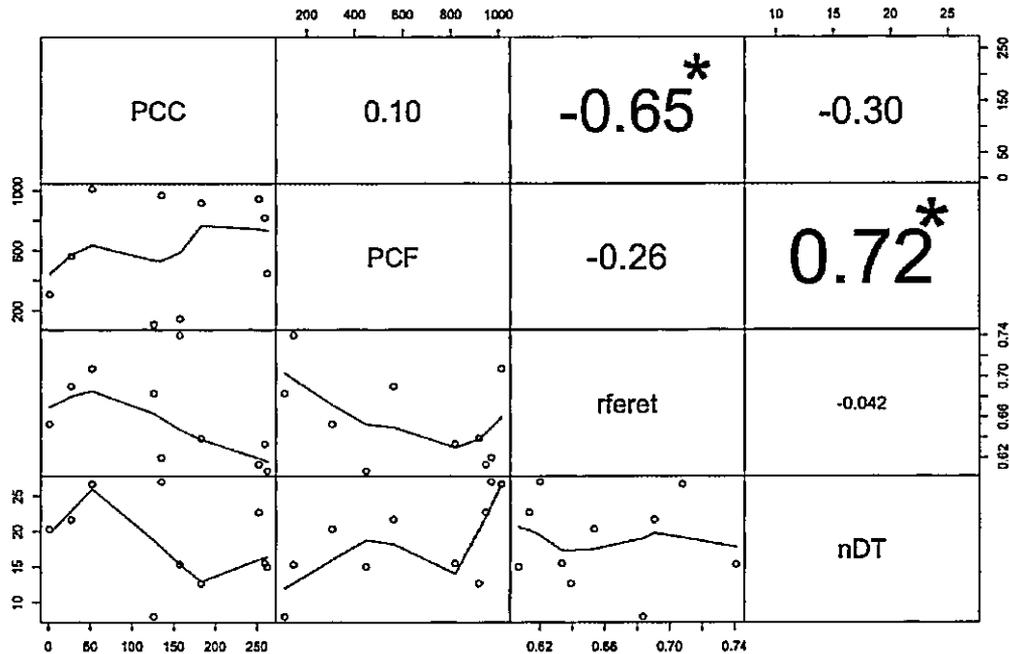


Figura 6. Correlaciones entre variables de precipitación y rasgos foliares. * = valor $p < 0.05$; ** = valor $p < 0.01$

Modelo asociado a la relaciones entre rasgos fisionómicos y variables ambientales

Las relaciones entre variables ambientales y rasgos fisionómicos, se ajustaron mejor a un modelo lineal, de acuerdo al criterio de Akaike el cual es una medida de la calidad relativa de un modelo estadístico (AIC), a excepción del rasgo número de dientes totales (**nDT**) con la precipitación del cuarto más frío (PCF), relación que se ajusta mejor a un modelo de potencia del tipo $y=ax^b + c$ (Tabla 17).

Tabla 17. Comparaciones entre modelos no lineales y lineal para cada relación significativa entre los rasgos foliares y las variables ambientales de acuerdo al criterio de AIC. En rojo se destacan los valores mínimos de AIC que representa el modelo que mejor se ajusta a la relación entre la variable ambiental y el rasgo.

Variable ambiental	rasgo	Lineal AIC	cuadrática AIC	potencia AIC	exponencial AIC
TMA	AL	30.7	35.044	34.962	35.051
	AD/AL	5.7159	10.001	10.001	10.001
	nDT/P	7.2154	10.585	10.755	10.728
MTMC	AD/AL	5.7148	10	10	10
	nDT/P	7.5777	11.704	11.44	11.427
	DV	7.1075	11.319	11.31	11.298
mTMF	AL	64.052	65.992	-	68.342
PCC	rferet	5.727	10.01	10.017	10.013
PCF	nDT	225.12	329.07	218.69	229.44
Elevación	DV	8.2138	75.202	12.476	12.499

Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)

En el análisis de componentes canónicos se puede observar que la variable ambiental **TMA** genera la mayor variabilidad de las comunidades vegetales en el CC1 y la **elevación** en el CC2, donde el CC1 explica el 73.4% y el CC 2 el 18.2% de la variación total de los datos. Además, es posible distinguir agrupaciones de las comunidades vegetales de acuerdo a la forma de sus hojas, donde las comunidades ubicadas en latitudes más al norte y a elevación media (**LC, LB, CC y CC**) se ubican en los cuadrantes derechos, la comunidades más australes (**BE, PTA y PW**) se

ubican el cuadrante superior izquierdo y las comunidades ubicadas a mayor elevación (LL y N) se ubican en el cuadrante inferior derecho (Figura 7).

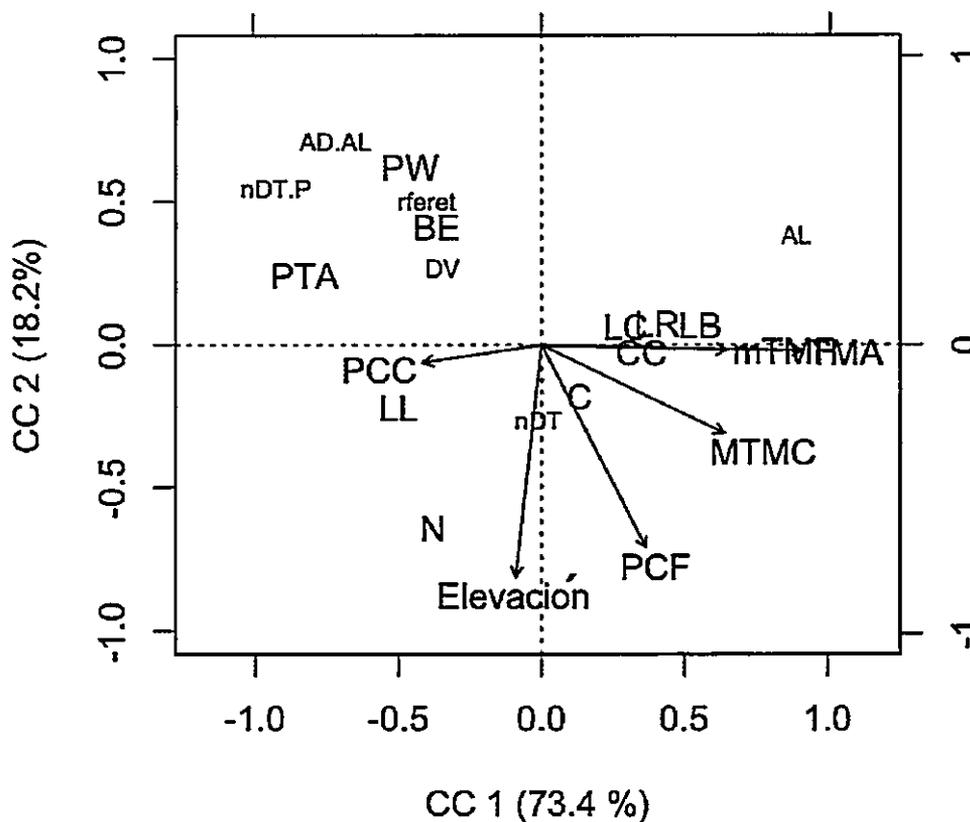


Figura 7. Análisis de Correspondencia Canónica de los rasgos fisionómicos y variables ambientales de las localidades. LC=La Campana; LB=Los Bellotos; LL=Laguna Laja; N= Nahuelbuta; C = Caunahue; CC =Cucao; BE= Bahía Exploradores; PTA= Punta Arenas; PW= Puerto Williams.

Comparación de rasgos fisionómicos Chilenos a un nivel global

Al comparar las relaciones entre las variables ambientales (TMA, PMA) y los rasgos fisionómicos que son significativas a un nivel global con las comunidades vegetales chilenas, se observa que la única relación que es significativa y presenta la misma tendencia a un nivel global y local es entre la TMA nDT/PI y AD/AL (Figura 8). Las relaciones entre la TMA con % borde entero y PMA con AD/AL y AL, tienen la misma tendencia a un nivel global y local pero no son significativas para las comunidades chilenas estudiadas. Por otra parte la relación entre nDT y TMA de las comunidades chilenas tienen una tendencia contraria a la global aunque tampoco es significativa (Tabla 18 y Figura8).

El rasgo densidad de venas de zonas tropicales (Costa Rica) y templadas de norte América (Colorado) presenta una correlación significativa con la TMA y la elevación. Al comparar estos resultados con las comunidades chilenas para este rasgo se encuentra que la relación de DV con la TMA sigue la misma tendencia positiva que las comunidades de los otros países pero esta no es significativa. Sin embargo la relación de DV con la elevación es significativa y positiva siendo contrario a los demás países (Figura 9). Otro resultado importante es que los valores de DV de las comunidades vegetales de Chile ,en general , son en promedio más bajas que las de Costa Rica y Colorado , no superando los $7\text{mm}/\text{mm}^2$ (Figura 8). En la tabla 18 se detallan los valores de la correlación y valor-p.

Tabla 18. Comparación de las correlaciones entre variables ambientales y rasgos de los sets de datos globales con los de Chile. Se resaltan en rojo los valores -P menores a 0.05 de Chile.

Variable ambiental	Rasgo	Región	Correlación	valor-P
TMA	% borde entero	Global	0.76	<2.2E-16
		Chile	0.2	0.5
	nDT/PI	Global	-0.6	6.44E-10
		Chile	-0.76	0.01
	nDT	Global	-0.5	7.50E-07
		Chile	0.4	0.24
	fforma	Global	0.51	2.62E-07
		Chile	0.03	0.9
	AD/AL	Global	-0.3	0.004
		Chile	-0.71	0.02
	P/PI	Global	-0.62	9.30E-11
		Chile	-0.6	0.07
	DV	Costa Rica	0.87	0.02
		USA Colorado	0.77	0.004
Chile		0.34	0.33	
Chile		0.34	0.33	
PMA	AD/AL	Global	-0.44	1.51E-05
		Chile	-0.12	0.68
	AL	Global	0.51	3.66E-07
		Chile	0.013	0.9
Elevación	DV	Costa Rica	-0.91	1.00E-02
		USA Colorado	0.76	0.005
		Chile	0.64	0.04

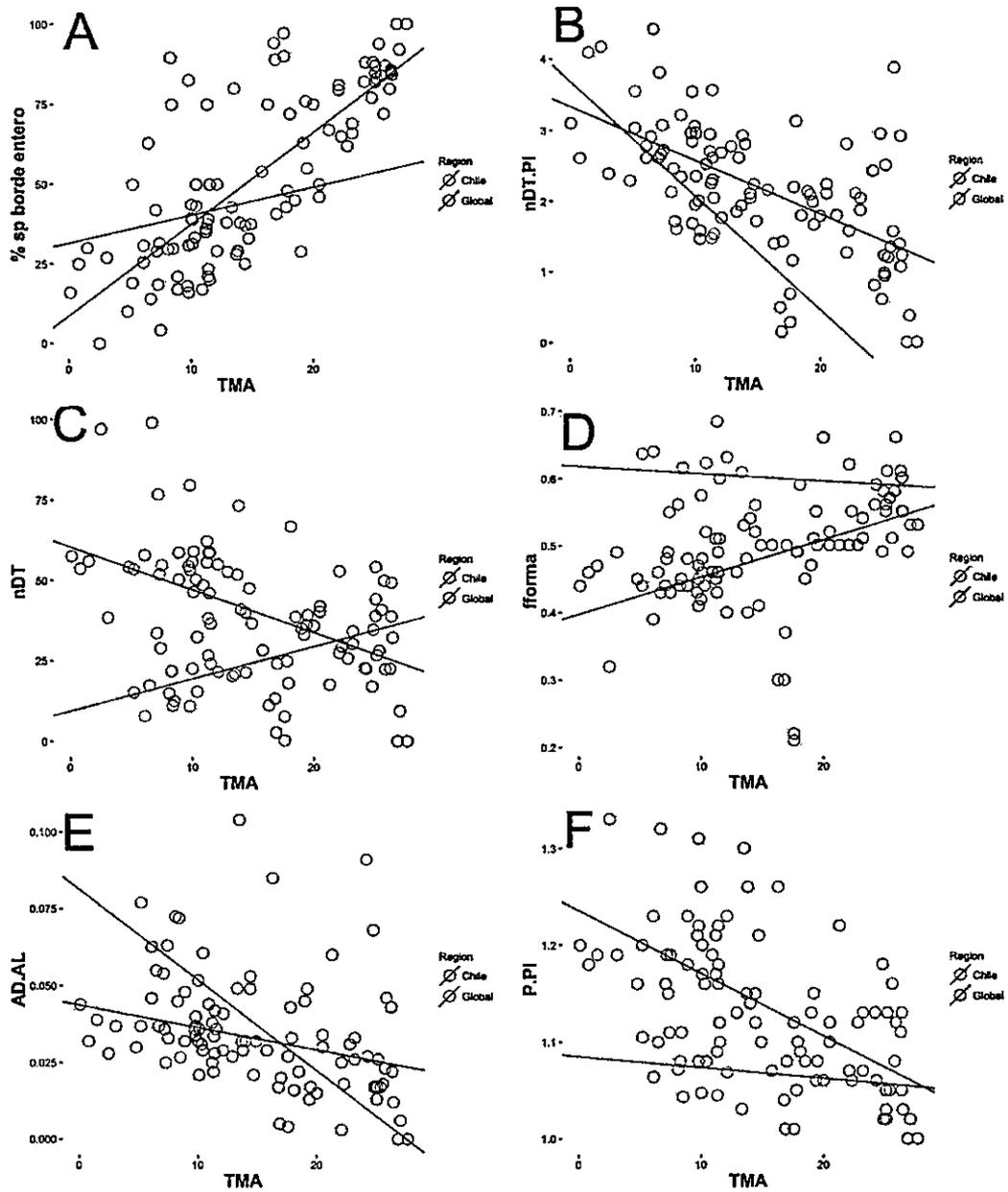


Figura 8. Líneas de tendencia para las relaciones entre los rasgos fisionómicos y temperatura media anual (TMA). Cada punto corresponde a un valor promedio de cada localidad, las comunidades Chilenas están en rojo y en azul las localidades de distintas partes del globo exceptuando a Chile.

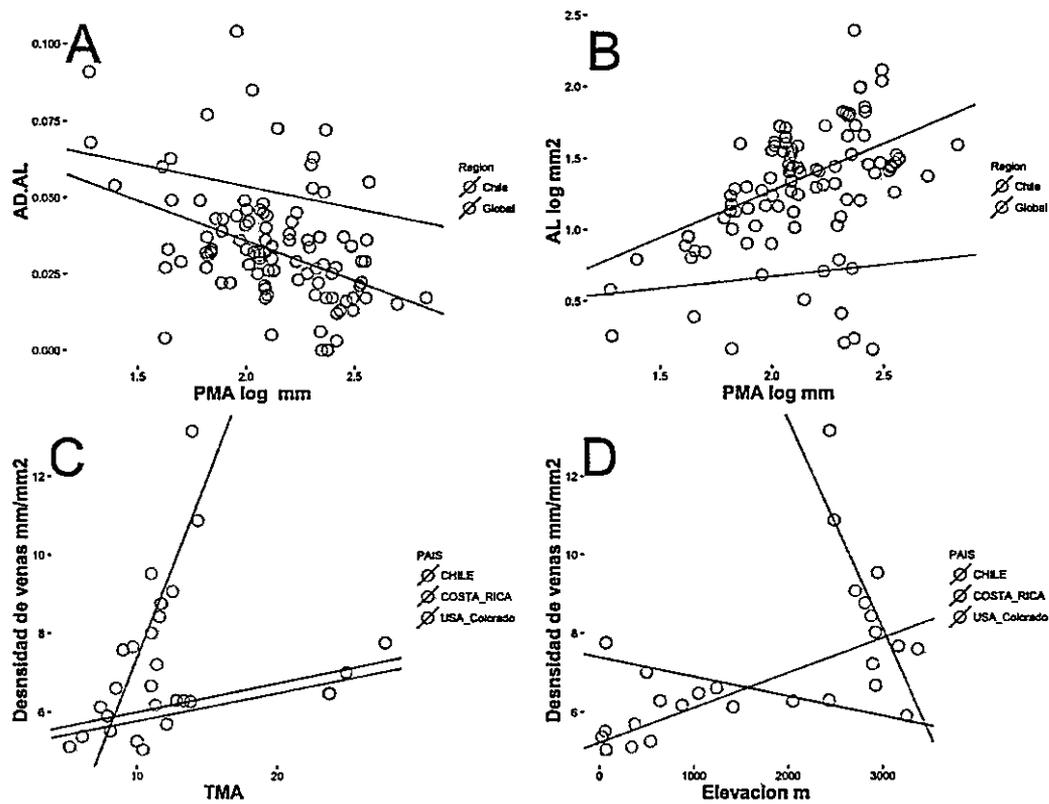


Figura 9. A y B :Líneas de tendencia para las relaciones entre los rasgos AD/AL y AL con la precipitación media anual (PMA) .C y D línea de tendencia para la relación entre DV con TMA y elevación, entre localidades de Chile y del mundo. Cada punto corresponde a un valor promedio de cada localidad, las comunidades Chilenas están en rojo .

Comparación entre hojas de dosel y sotobosque a nivel comunitario

Se comparó la fisionomía foliar de cuatro comunidades vegetales ubicadas en Puerto Williams, cordillera de Nahuelbuta, Laguna Laja y Los Bellotos. Los rasgos foliares analizados corresponden a los con una menor autocorrelación entre ellos y que demás presentan una relación con alguna variable ambiental (seleccionados previamente) : AL, nDT, rferet, AD/AL, nDT/P y DV.

Tipo de borde: En las comunidades ubicadas en Nahuelbuta y Laguna Laja, el dosel esta compuesto sólo por especies con borde dentado , mientras que en los Bellotos la proporción de especies dentadas fue de un 0.6 y en Puerto Willimas de un 0.5. En el sotobosque de todas las comunidades también dominaron las especies dentadas (Figura 10)

Área de lámina: Los tamaños del área foliar entre hojas de dosel y sotobosque sólo fueron claramente distintos para la localidad de Puerto Willimas donde las hojas del dosel tienen un mayor tamaño que las del sotobosque, para el resto de las comunidades no hay diferencias en la mediana. (Figura 11A)

Relación de Feret: Las hojas del dosel son las que tienen un mayor valor, indicando que las hojas del dosel son más circulares en relación al sotobosque.(Figura 11B)

Densidad de venas: Las hojas del dosel tienen una mayor densidad de venas que las hojas del sotobosque, sin embargo en Puerto Williams hay un mayor número de especies del sotobosque que tienen una mayor densidad de venas que especies del dosel, pero se observa que un menor número de hojas del dosel supera los valores máximos de las hojas del sotobosque.(Figura 11 C)

Número de Dientes totales: Las hojas dentadas del dosel tienen un mayor número de dientes que las hojas dentadas del sotobosque , aunque para la comunidad de los Bellotos esta diferencia no es tan marcada. (Figura 11 D)

Relación entre área de dientes y área de lámina: Las hojas dentadas del dosel tienen una mayor proporción de área de dientes con respecto al área foliar, sin embargo en los Bellotos esta diferencia es menos evidente. (Figura 11E)

Relación de número dientes totales con el perímetro: En todas las comunidades vegetales, las hojas dentadas que se encuentran en el dosel tienen un mayor nDT/P en relación a las hojas dentadas del sotobosque. (Figura 11F)

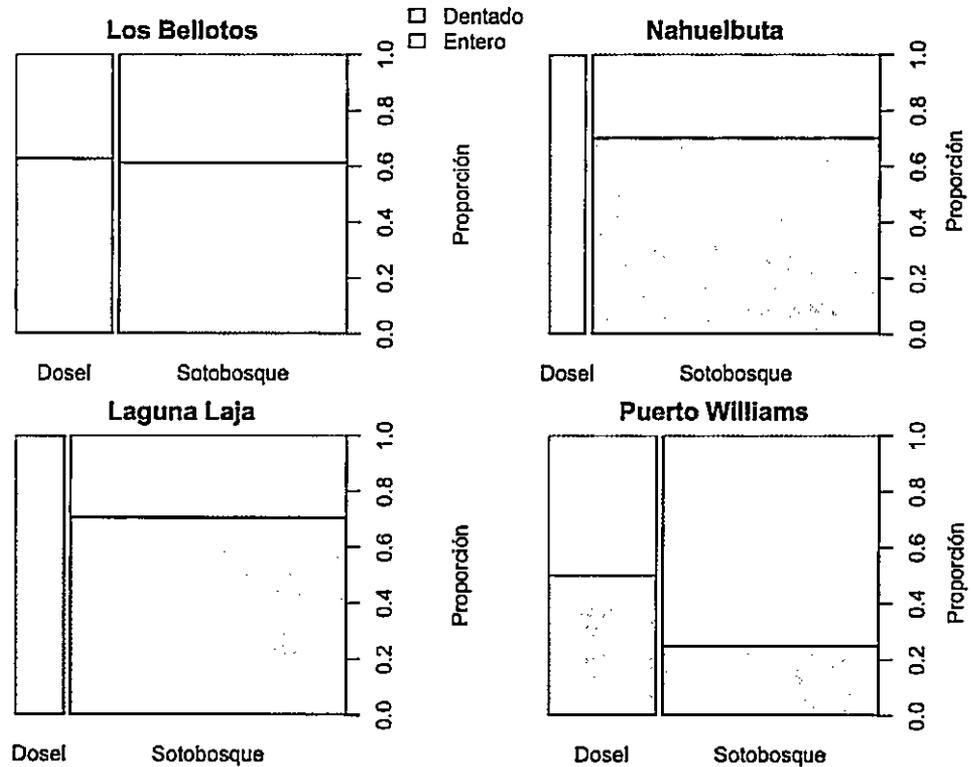


Figura 10. Proporción de hojas con borde entero y dentado, en dosel y sotobosque por localidad.

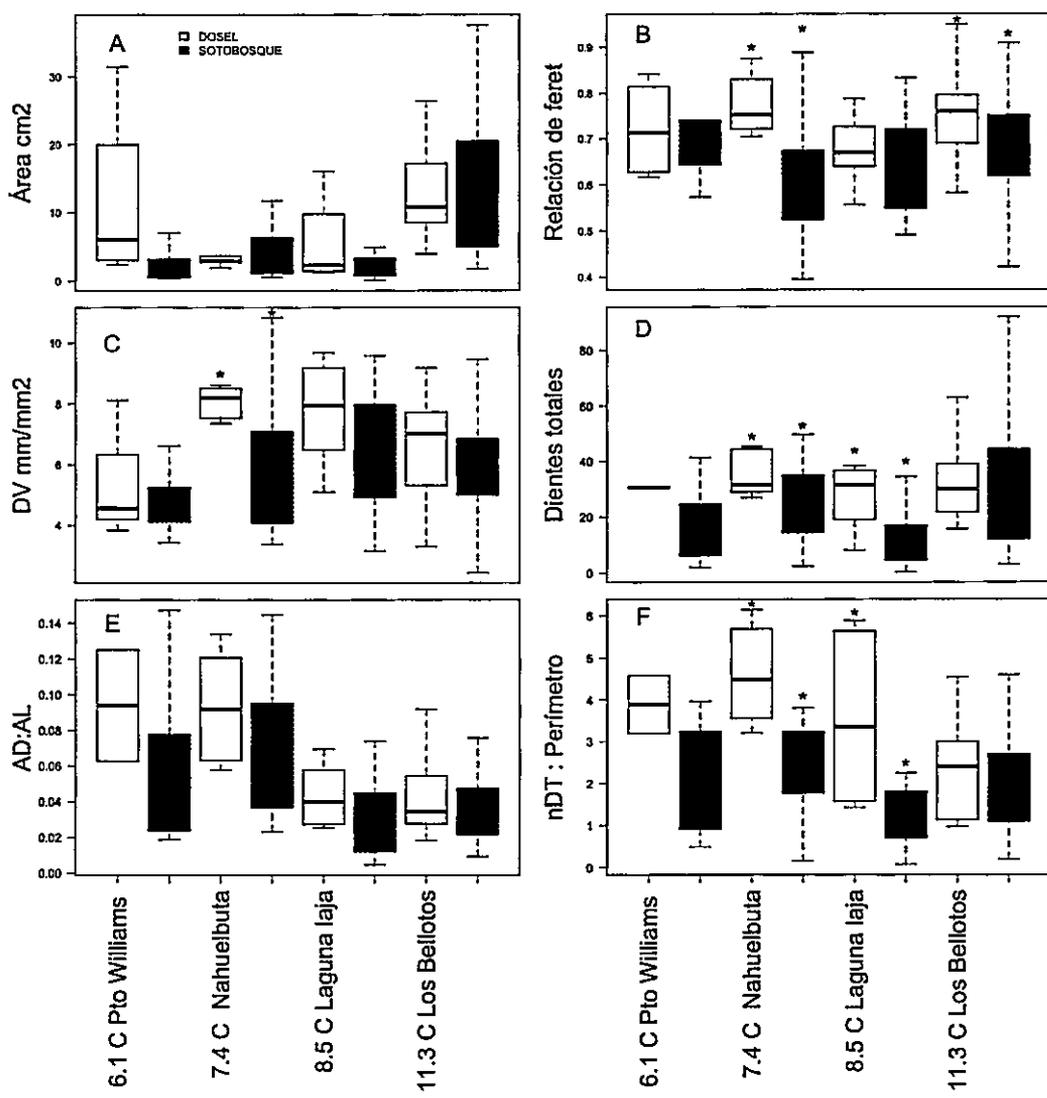


Figura 11. Rasgos foliares menos autocorrelacionados en dosel y sotobosque por localidad. * = valor $p < 0.05$. Los valores asociados a los nombres de las localidades en el eje x, corresponde al valor de TMA en $^{\circ}\text{C}$.

Comparación intraespecífica de rasgos fisionómicos

En este análisis se identificaron las especies que presentan las mayores diferencias en sus rasgos fisionómicos foliares, cabe destacar que sólo se integraron especies que se encontraban como mínimo en tres localidades y sólo se graficaron las especies con mayor pendiente. Este análisis se realizó sólo a los rasgos que tienen una relación significativa con las variables ambientales.

Relación TMA- AL: Un número de cinco especies tienen una mayor área de lámina en las localidades más cálidas, siendo *Drimys winteri* la especie con mayor pendiente positiva. Sin embargo, hay 3 especies que tienen área de lámina de menor tamaño en localidades más cálidas, *Aextoxicon punctatum* es la especie con mayor pendiente negativa (Figura 12).

Relación TMA-nDT/P: Un mayor número de especies (5) presentan una disminución en nDT/P al aumentar la temperatura, donde *Citronella mucronata* es la especie con la mayor pendiente negativa y *Quillaja saponaria* con la mayor pendiente positiva. *Lomatia dentata* y *L. ferruginea* tienen la misma inclinación de la pendiente pero *L. hirsuta* difiere.

(Figura 13)

Relación TMA-AD/AL: Un mayor número de especies (3) tienen una AD/AL a medida que aumenta la temperatura, siendo *Lomatia ferruginea* la especie con mayor pendiente negativa y *Aristotelia chilensis* la con mayor pendiente positiva.

Figura 14

Relación MTMC-DV: Un mayor número de especies (5) tiene una mayor DV en las localidades con mayores temperaturas máximas del mes más cálido , donde *Citronella mucronata* es la especie con mayor pendiente positiva y *Myrceugenia planipes* la especie con mayor pendiente negativa. Figura 15

Relación MTMC-nDT/P: Hay un igual número de especies con relación positiva y negativa . La especie *Citronella mucronata* tiene la mayor pendiente positiva y *Mitraria coccinea* la mayor pendiente negativa. Figura 16

Relación MTMC-AD/AL: Un mayor número de especies (2) tienen menor AD/AL a mayores temperaturas máximas del mes más cálido. La especie *Berberis darwinii* tiene la mayor pendiente negativa y *Desfontainia spinosa* la mayor pendiente positiva. Figura 17

Relación mTMF-AL: Hay un igual número de especies con relación positiva y negativa . *Laurelipsis phillipiana* tiene la mayor pendiente positiva y *Acrisione denticulata* la mayor pendiente negativa. Figura 18

Relación PCC-rferet: La especie *Mitraria coccinea* tiene la mayor pendiente positiva y *Lomatia ferruginea* la mayor pendiente negativa. Figura 19

Relación PCF-nDT: La especie *Citronella mucronata* tiene la mayor pendiente positiva y *Raukaua laetevirens* la mayor pendiente negativa. Figura 20

Relación Elevación-densidad de venas: La especie *Citronella mucronata* es la especie con un mayor aumento en la densidad de venas con el ascenso en elevación, mientras que *Acrisione denticulata* es la especie con una mayor disminución en la densidad de venas a medida que aumenta la elevación. Figura 21

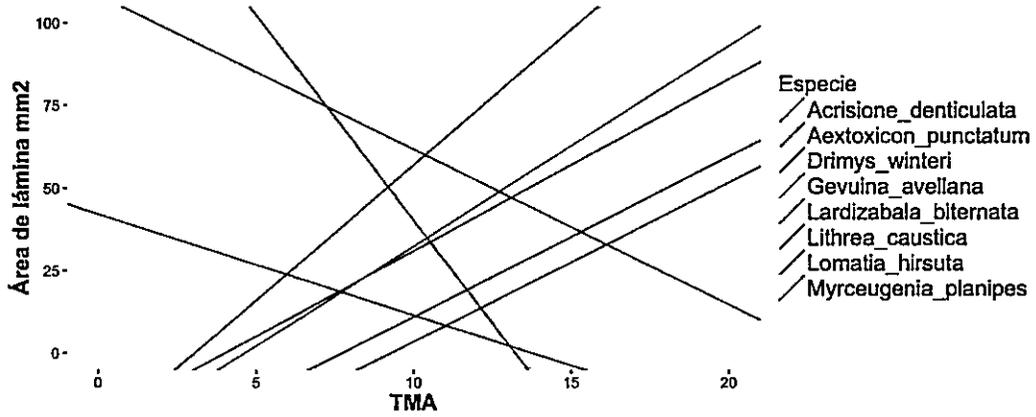


Figura 12. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación AL y TMA

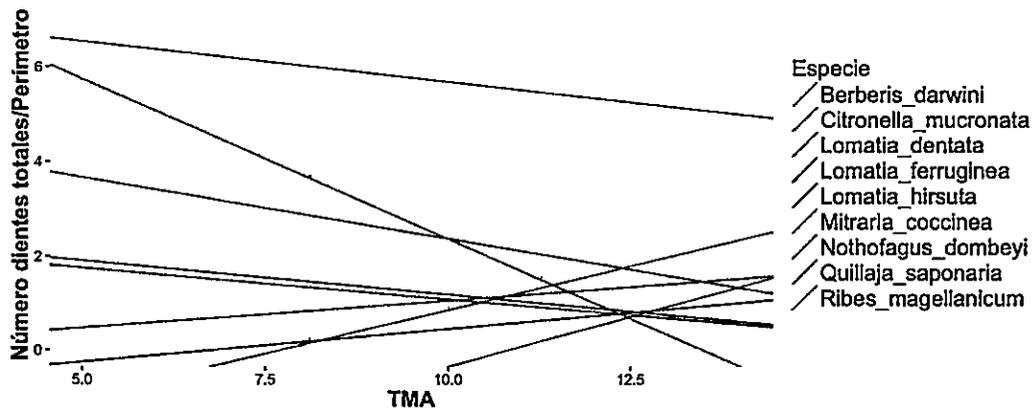


Figura 13. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación nDT/P y TMA

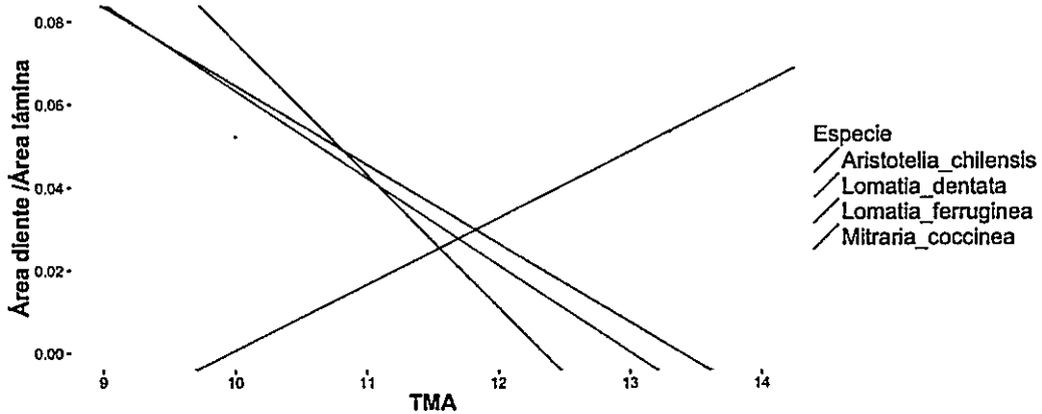


Figura 14. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación AD/AL y TMA

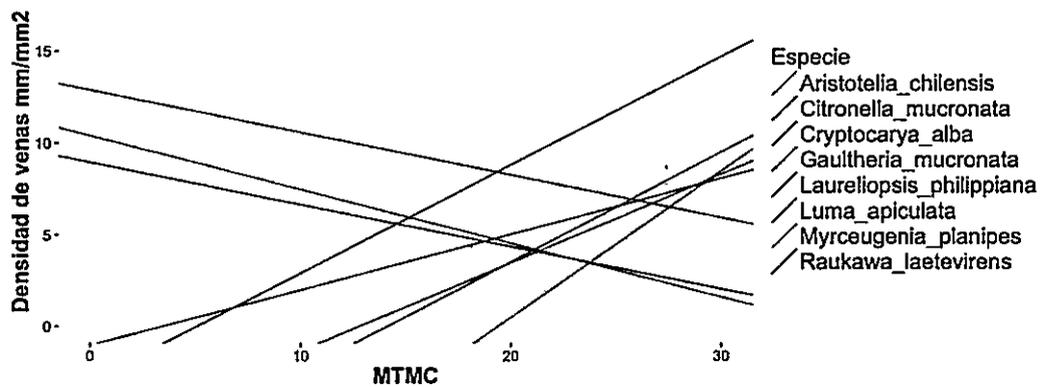


Figura 15. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación DV y MTMC

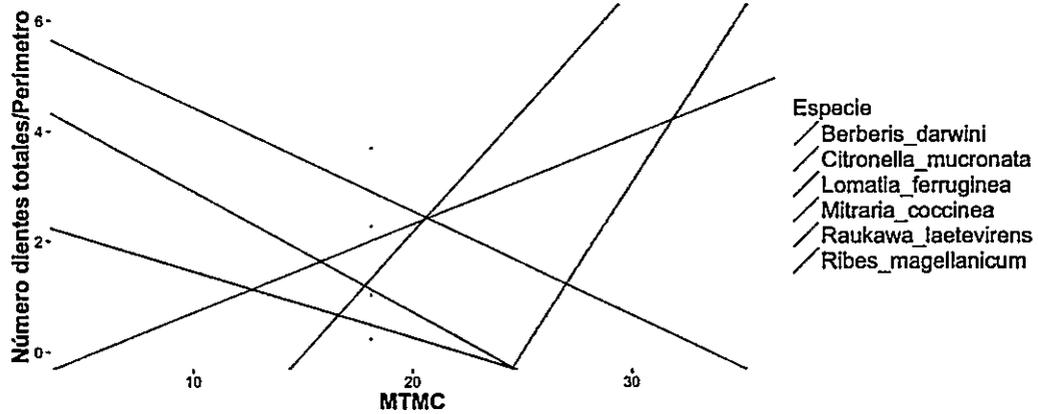


Figura 16. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación nDT/P y MTMC

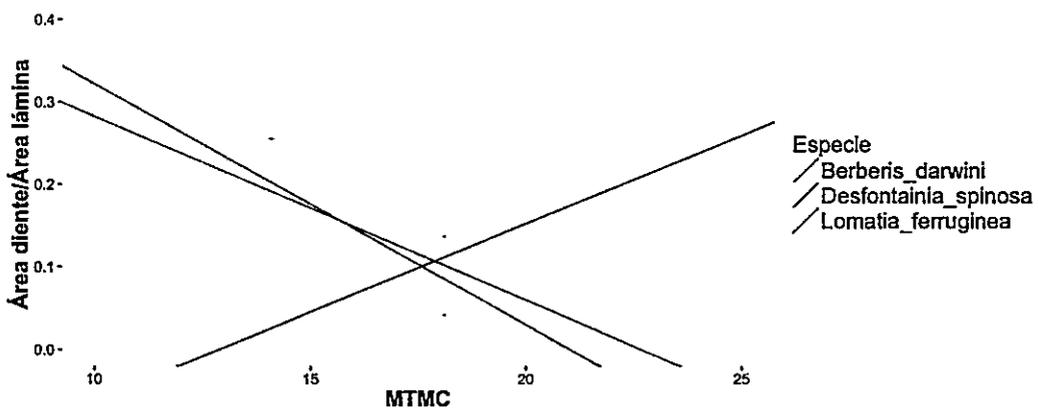


Figura 17. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación AD/AL y MTMC

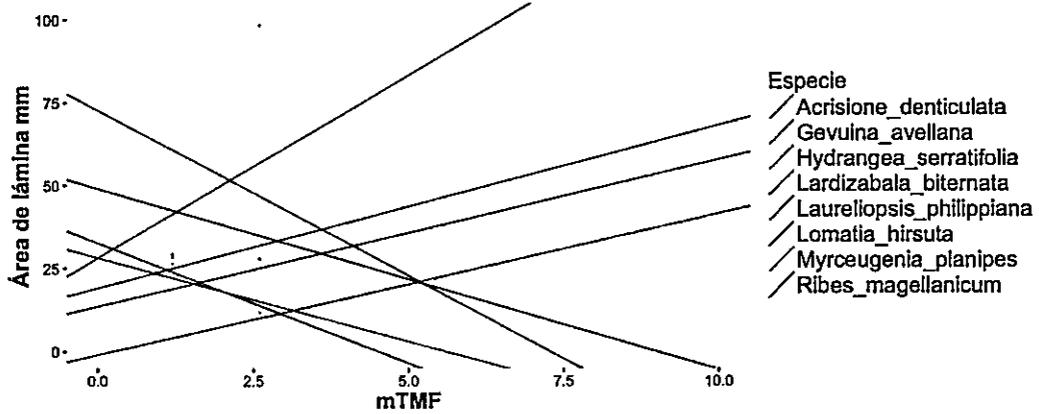


Figura 18. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación AL y mTMF

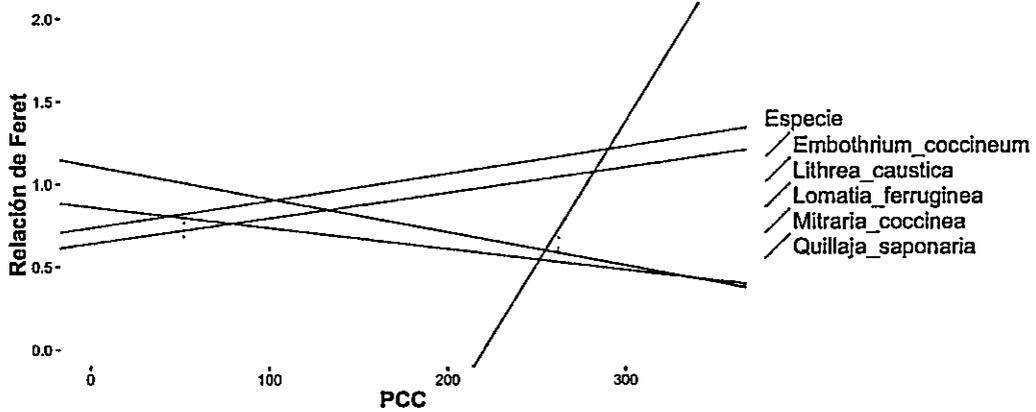


Figura 19. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación de Feret y PCC

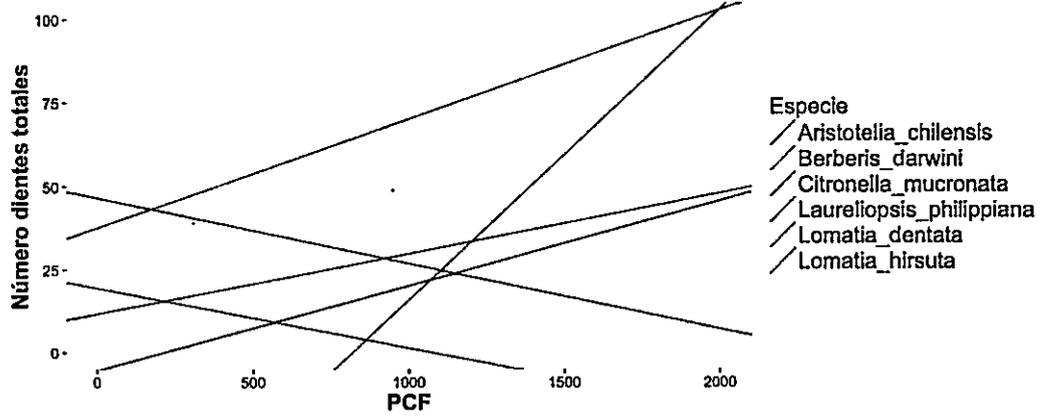


Figura 20. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación nDT y PCF

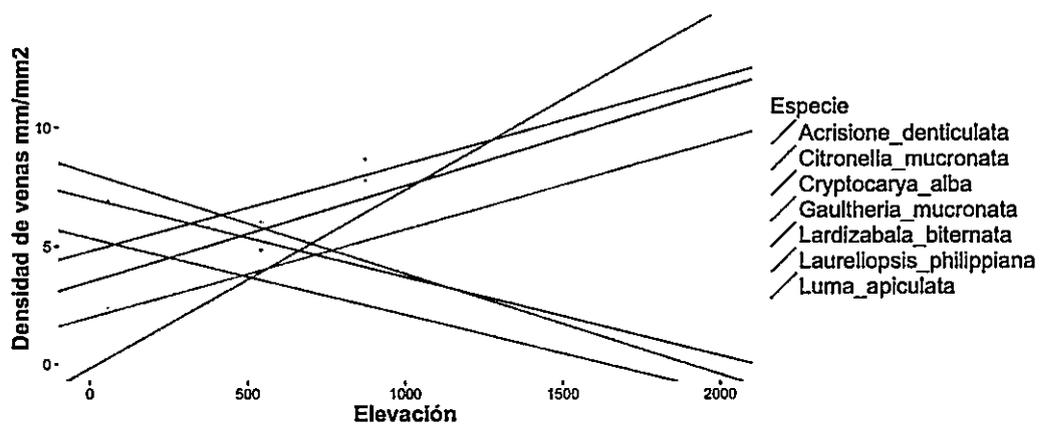


Figura 21. Gráfico variación intraespecífica intercomunitaria de la relación DV y elevación.

Análisis comparativo entre hojas de acuerdo a la forma de crecimiento, elemento fitogeográfico, desarrollo de areolas y familias.

En esta sección se analizaron las relaciones entre los rasgos fisionómicos foliares (menos autocorrelacionados) con el grado de desarrollo de las areolas vasculares, forma de crecimiento vegetal, elemento fitogeográfico y entre familias.

Área de lámina

Grado de desarrollo areolas: A medida que aumenta el desarrollo de areolas vasculares se observa un mayor número de especies con áreas foliares de gran tamaño, mientras que las especies con un grado de desarrollo pobre o ninguno, en general no superan un área foliar de 10 cm². Figura 22

Forma de crecimiento vegetal: Las especies arbóreas son las que tienen los mayores valores de área foliar seguida por las enredaderas, mientras que los arbustos y arbustos-arboles presentan valores medios y las herbáceas los valores más bajos. Figura 22

Elemento Fitogeográfico: Una mayor proporción de especies pertenecientes al elemento pantropical tienen áreas foliares de mayor tamaño, mientras que las pertenecientes al asutral-asiano tienen en general los menores tamaños de lámina. En general las especies del elemento amplio, austral-antártico, endémico y neotropical no presentan mayores diferencias para este rasgo. Figura 22

Familias: Las familias con mayor tamaño de área foliar corresponden a Eucryphiaceae, Winteraceae, Rutaceae, Hydrangeaceae, Aextoxicaceae ,

Atherospermataceae y Lauraceae, mientras que las de menor tamaño corresponden a Berberidaceae, Verbenaceae, Fabaceae, Ericaceae y Apiaceae. Cabe destacar que la familia Fabaceae sólo se analizó el área de un foliolo por lo que el área foliar debe ser de mayor tamaño al sumar el área de los foliolos. Figura 23

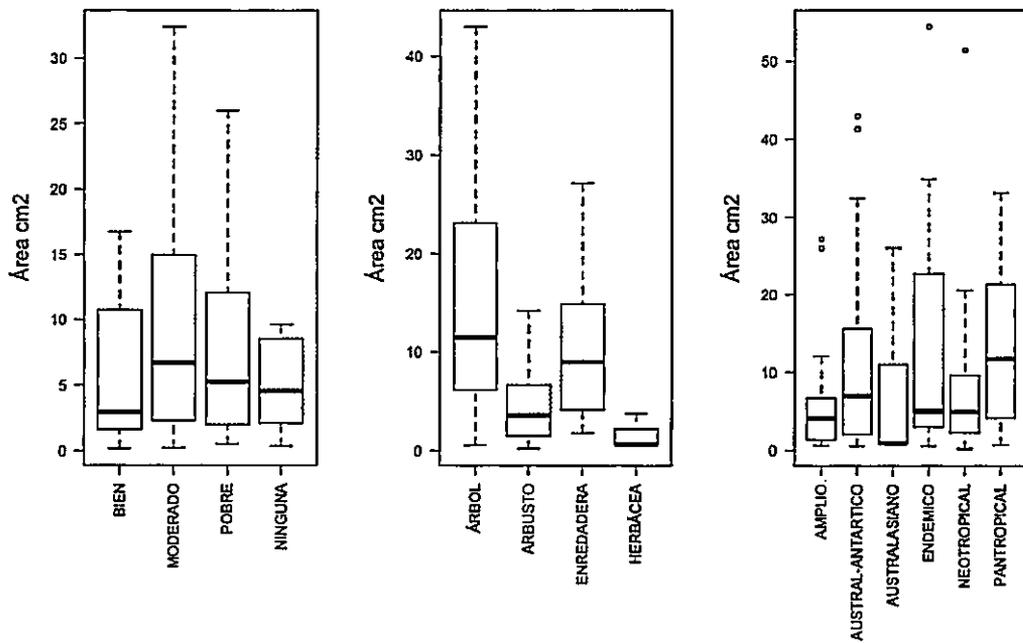


Figura 22 Gráfico de cajas del rasgo área de lámina de acuerdo al desarrollo de areolas, forma de crecimiento y elemento fitogeográfico.

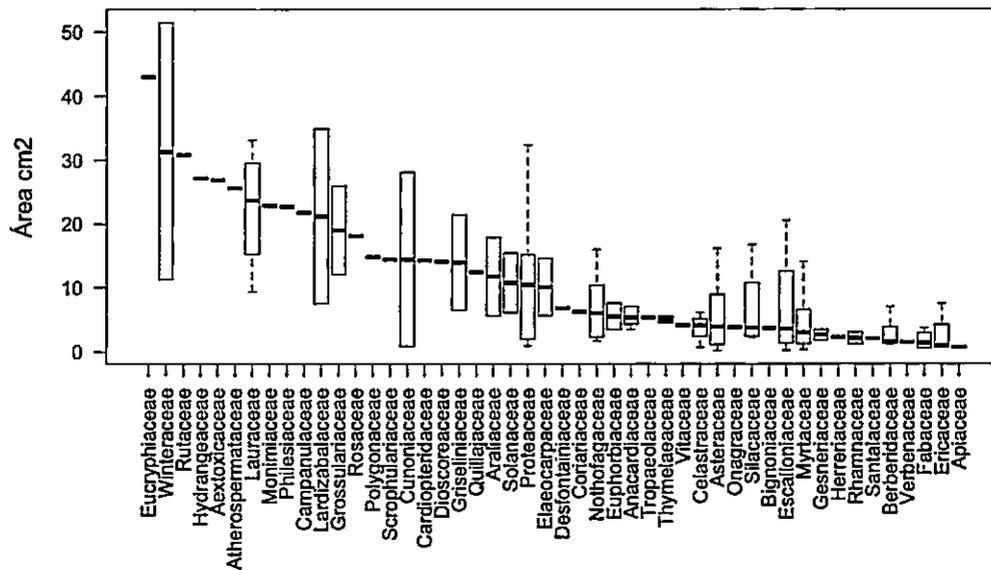


Figura 23 Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo área de lámina

Relación de Feret

Grado de desarrollo areolas: El grado de disección foliar aumenta a medida que disminuye el desarrollo de las areolas vasculares. Figura 24

Forma de crecimiento vegetal: En general no hay mayores diferencias en el grado de circularidad foliar de acuerdo a la forma de crecimiento, sin embargo son las enredaderas las que tienen un mayor número de especies con hojas más circulares mientras que arbustos y arbustos-arbolas son las que tienen especies menos circulares. Figura 24

Elemento fitogeográfico: En general no hay mayores diferencias en el grado de circularidad foliar de acuerdo al elemento fitogeográfico. Figura 24

Familias: Las familias Tropaeoaceae, Grossulariaceae, Lardizabalaceae y Nothofagaceae son las especies con mayor grado de circularidad, mientras que las familias Scrophulariaceae, Campanulaceae y Herreriaceae son las menos circulares.

Figura 25

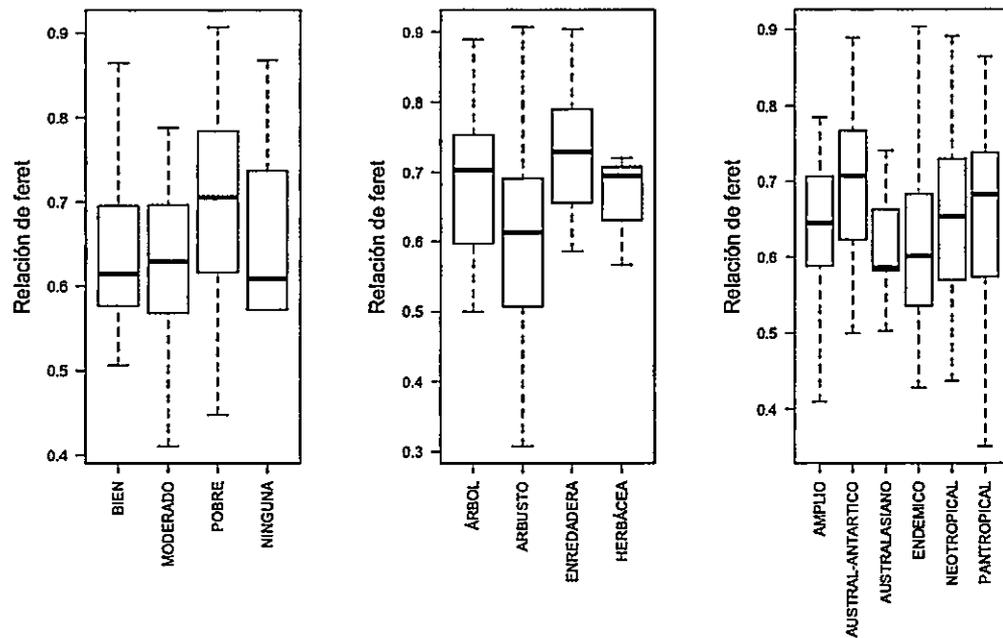


Figura 24. Gráfico de cajas del rasgo relación de Feret de lámina de acuerdo al desarrollo de areolas, forma de crecimiento y elemento fitogeográfico.

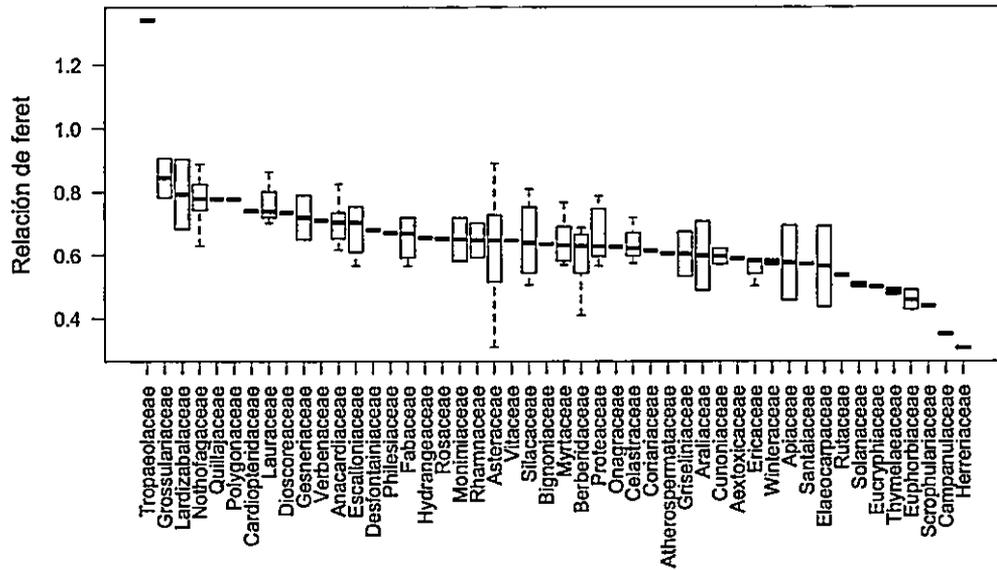


Figura 25. Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo relación de Feret

Densidad de venas

Grado de desarrollo areolas: Las hojas que tienen un buen desarrollo de areolas vasculares tienen un mayor número de especies con altas densidades de venas, sin embargo no existen mayores diferencias entre las hojas con un desarrollo moderado, pobre y ninguno. Figura 26

Forma de crecimiento vegetal: Los árboles y arbustos son los que tienen una mayor número de especies con altas densidades de venas, mientras que no hay grandes diferencias entre los árbol-arbusto, enredaderas y herbáceas. Sin embargo cabe destacar que las enredaderas tienen una mayor proporción de especies con los valores de densidades más bajos. Figura 26

Elemento fitogeográfico: El elemento austral-antártico es el elemento que tiene una mayor proporción de especies con una alta densidad de venas, y par a los demás elementos no se observan mayores diferencias. Figura 26

Familias: Las familias con altos valores de densidad de venas son Rhamnaceae, Scrophulariaceae, Nothofagaceae, Anacardiaceae. Las familias con menores valores de DV son Winteraceae, Vitaceae, Verbenaceae, Atherospermataceae, Gesneriaceae y Philesiaceae. Figura 27

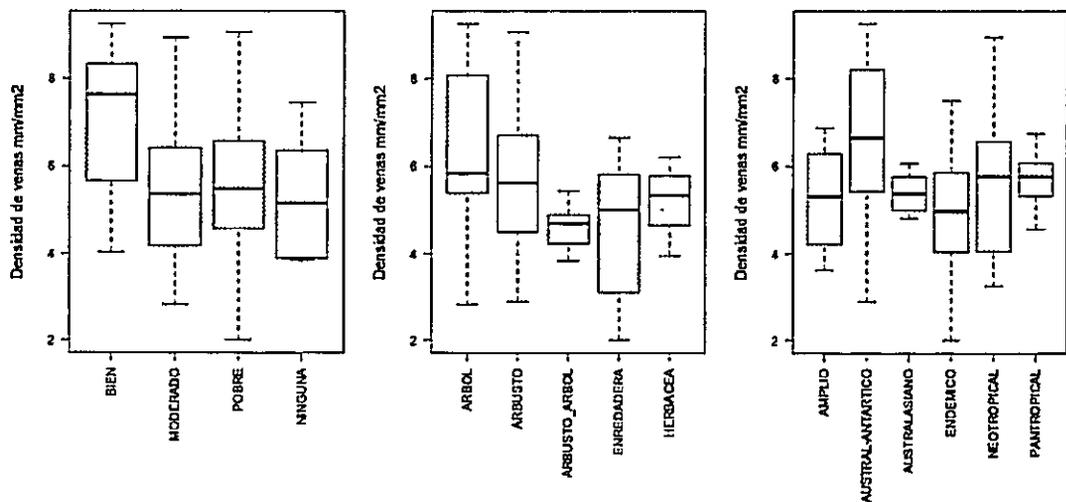


Figura 26. Gráfico de cajas del rasgo densidad de venas de acuerdo al desarrollo de areolas, forma de crecimiento y elemento fitogeográfico.

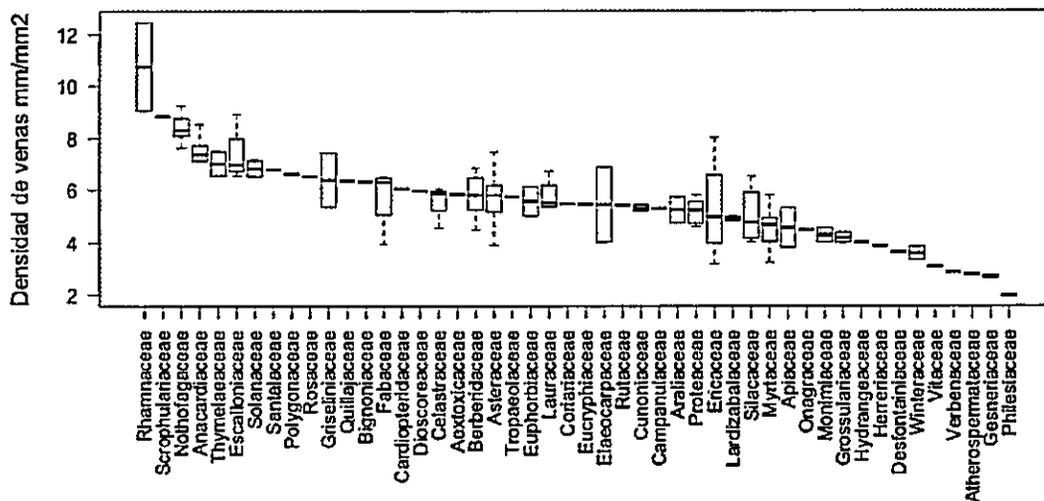


Figura 27. Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo densidad de venas

Número de dientes totales

Grado de desarrollo areolas: Dentro de las especies que tienen dientes, se observa que a mayor desarrollo areolar hay un mayor número de dientes. Donde se encuentra las hojas con areolas bien desarrolladas presentan en general sobre 30 dientes foliares mientras que las mediana o pobremente desarrolladas están muy por debajo de este número de dientes foliares. Cabe destacar que todas las especies dentadas presentaban algún tipo de desarrollo areolar, es por esto que no se encuentra la categoría "ningún desarrollo areolar" en la Figura 28.

Forma de crecimiento vegetal: El número de dientes foliares también aumenta de acuerdo a la forma de crecimiento vegetal, por lo que hay una mayor proporción

de especies arbóreas con hojas altamente dentadas, los arbustos y arbusto-arboles tienen especies con hojas medianamente dentadas, mientras que la herbáceas presentan hojas con pocos dientes foliares. Cabe destacar que las especies con la categoría arbusto-árbol no presentan borde dentado, motivo por el que no se observa en la Figura 28

Elemento fitogeográfico: El elemento austral-antártico es el que concentra la mayor proporción de especies con hojas altamente dentadas, no observándose mayores diferencias en los otros elementos a pesar que una pequeña porción de especies pantropicales tienen las hojas con un mayor número de dientes. Figura 28

Familias: Las familias con un mayor número de dientes foliares son Scrophulariaceae, Rosaceae, Campanulaceae, Grossulariaceae, Eucryphiaceae y Nothofagaceae. Las familias con menos dientes son Quillajaceae, Apiaceae, Lardizabalaceae y Solanaceae. Figura 29

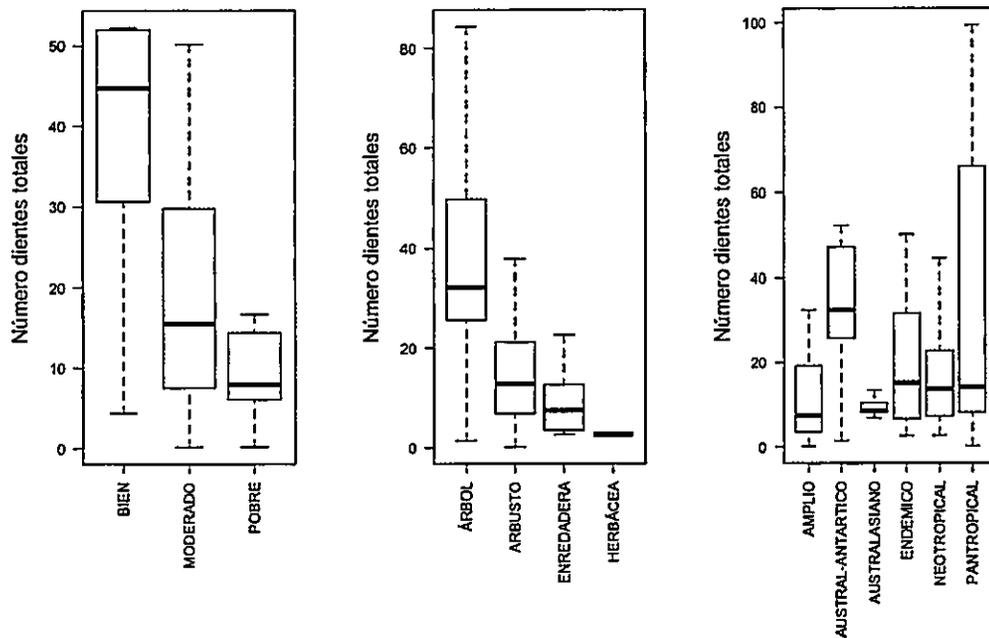


Figura 28. Gráfico de cajas del rasgo número de dientes totales de acuerdo al desarrollo de areolas, forma de crecimiento y elemento fitogeográfico.

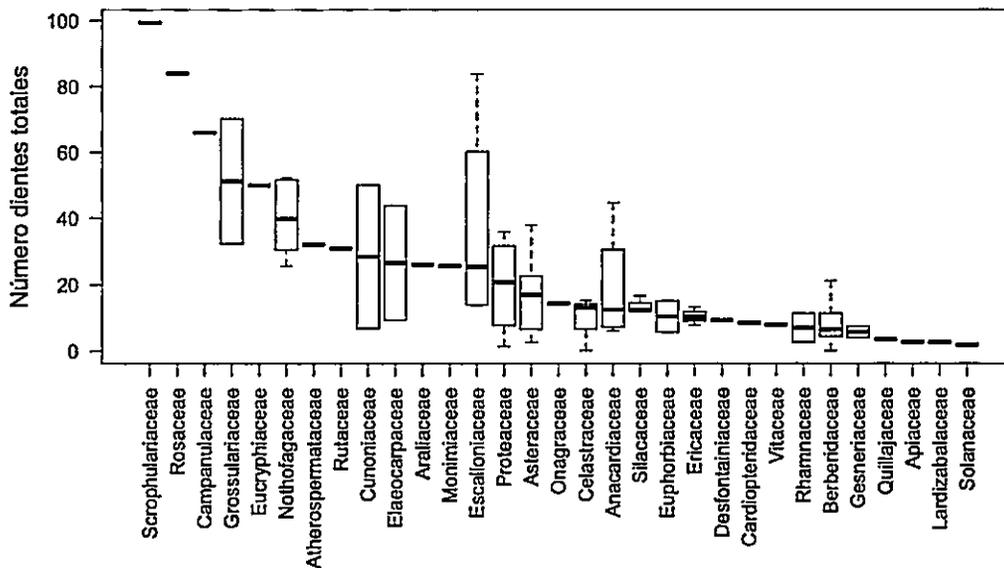


Figura 29. Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo número de dientes totales

Relación Área de dientes /Área de lámina

Grado de desarrollo areolas: Las hojas con un desarrollo areolar de bueno a moderado no presentan diferencias en el rasgo AD/AL entre ellas, mientras que las especies con areolas pobremente desarrolladas tienen hojas con dientes proporcionalmente más pequeños. Figura 30

Forma de crecimiento vegetal: La categoría herbáceas es la que tiene los dientes proporcionalmente más grandes, seguido por las enredaderas, mientras que los árboles y arbustos no se diferencian. Figura 30

Elemento fitogeográfico: El elemento amplio concentra la mayor cantidad de especies con dientes proporcionalmente grandes. Los elementos austral-antártico, austral-asiano, endémico y neotropical presentan valores medios y no se diferencian entre sí, mientras que el elemento pantropical tienen los dientes proporcionalmente más pequeños dentro de la muestra. Figura 30

Familias: Las familias con los dientes proporcionalmente más grandes son Apiaceae, Desfontainiaceae, Lardizabalceae, Cunoniaceae. Las familias con los dientes proporcionalmente más pequeños son Anacardiaceae, Celastraceae y Quillajaceae. Figura 31

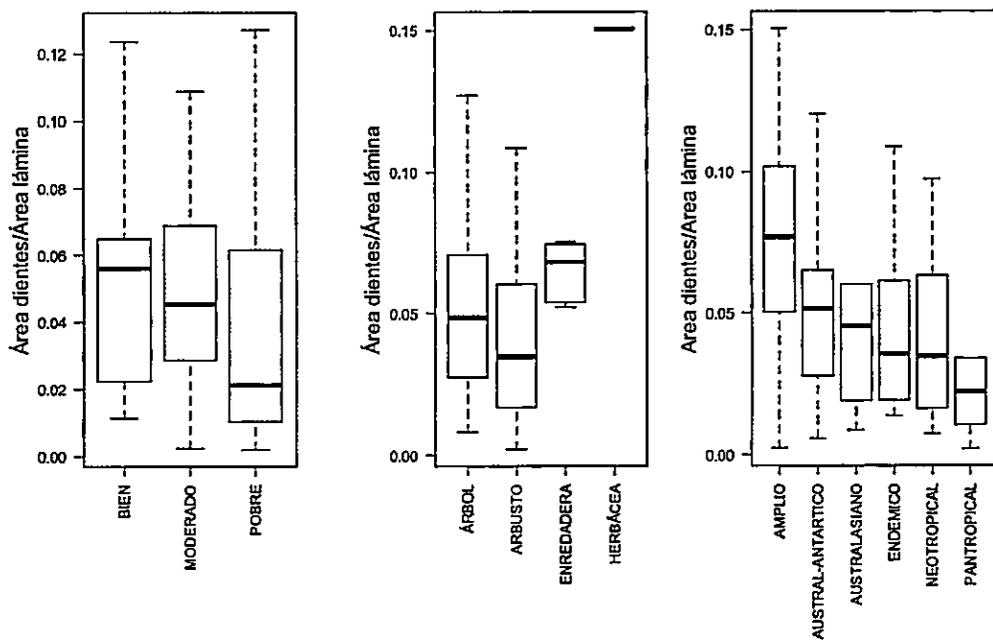


Figura 30. Gráfico de cajas del rasgo Área de dientes/Área de lámina de acuerdo al desarrollo de areolas, forma de crecimiento y elemento fitogeográfico.

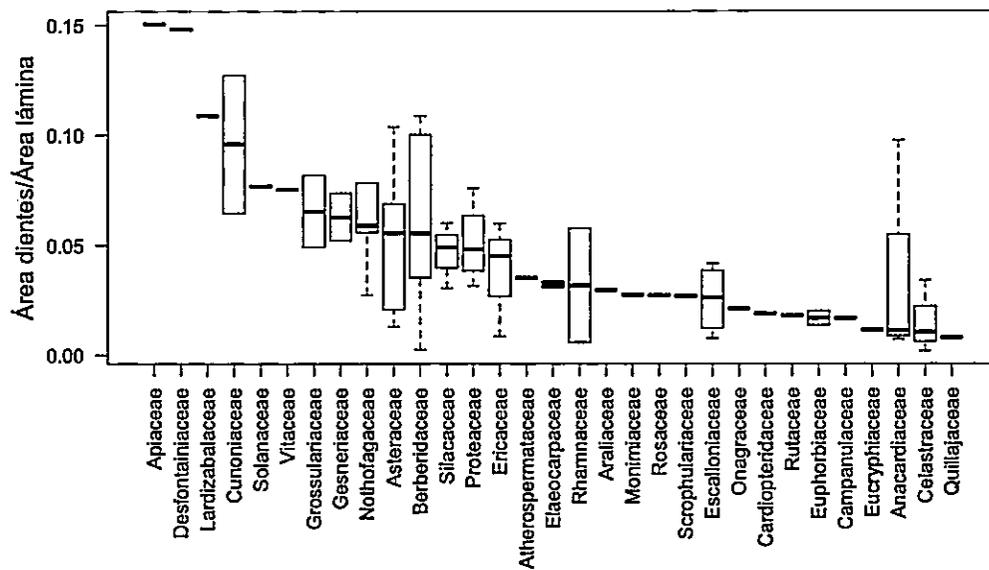


Figura 31. Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo AD/AL

Relación Número de dientes totales/Perímetro

Grado de desarrollo areolas: Se observa que a mayor desarrollo areolar hay un mayor número de dientes por unidad de perímetro. Figura 32

Forma de crecimiento vegetal: El número de dientes foliares por unidad de perímetro, aumenta de acuerdo a la forma de crecimiento vegetal, donde las especies arbustivas tienen más dientes por unidad de perímetro, seguido por los arbustos, enredadera y herbáceas respectivamente. Figura 32

Elemento fitogeográfico: el elemento austral-antártico tiene especies con las hojas con más dientes por unidad de perímetro, el resto de los elementos no se diferencian claramente. Figura 32

Familias: Las familias con mayor número de dientes por unidad de perímetro son Escalloniaceae, Nothofagaceae, Scrophulaceae y Rosaceae. Las familias con menor número de dientes por unidad de perímetro son Cardiopteridaceae, Lardizabalaceae, Quillajaceae y Solanaceae. Figura 33

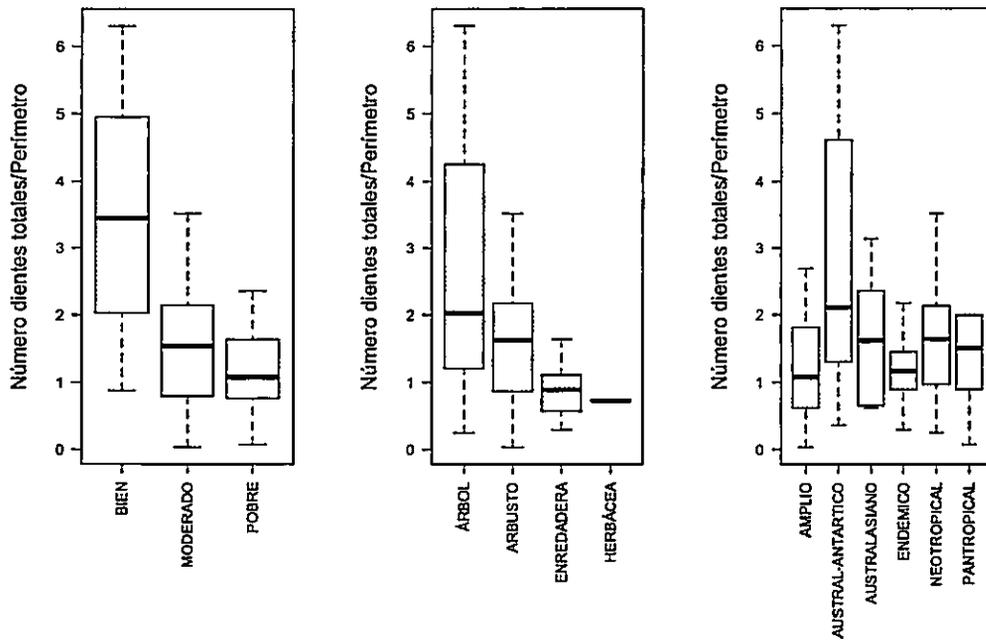


Figura 32. Gráfico de cajas del rasgo número de dientes totales/perímetro de acuerdo al desarrollo de areolas, forma de crecimiento y elemento fitogeográfico.

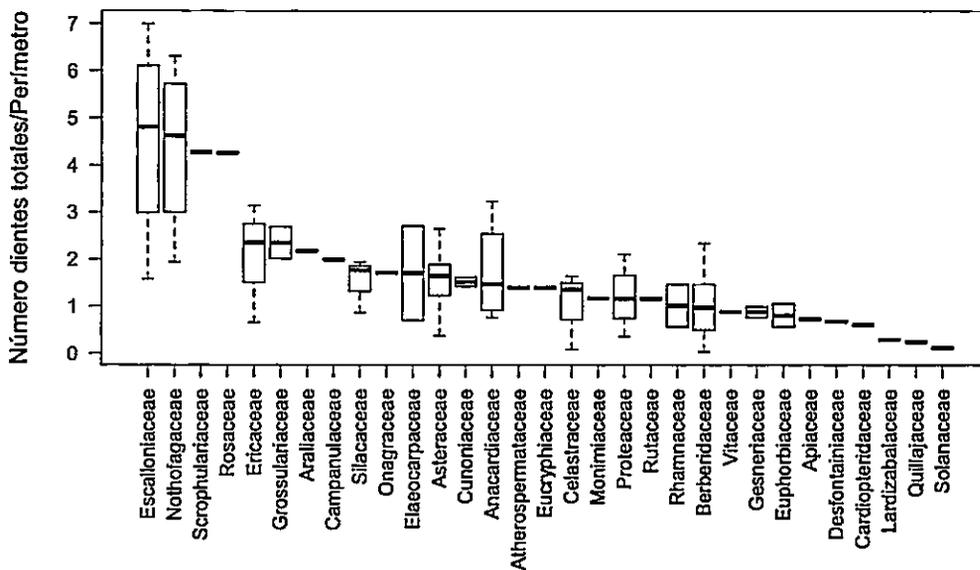


Figura 33. Gráfico de cajas en orden decreciente de acuerdo a la mediana del rasgo número de dientes totales/perímetro

Análisis intraespecífico : Comparación de hojas de una misma especie en dosel y sotobosque.

En este análisis se compara la fisionomía foliar para especies arbóreas que se encuentran en dosel y sotobosque dentro de una misma comunidad.

Densidad de venas: Las especies analizadas corresponden a *Cryptocarya alba* y *Aristotelia chilensis* ubicadas en la comunidad vegetal de los Bellotos. Para *C. alba* las hojas que se encuentran en el dosel tienen una mayor DV que las del sotobosque. *A. chilensis* no presenta diferencias entre dosel y sotobosque, sin embargo las especies del dosel tienen una mayor varianza de DV. Figura 34 A-B

Área de lámina: Las especies analizadas son *Lomatia hirsuta*, *Aextoxicon punctatum* y *Lithrea caustica* de la comunidad de los Bellotos y *Lomatia hirsuta* de la comunidad de Laguna Laja. Las hojas del dosel de *L. hirsuta* tienen una menor área en comparación con las hojas del sotobosque, obteniéndose el mismo resultado tanto para los individuos de esta especie ubicadas en los Bellotos como en Laguna Laja. *A. punctatum* también presentó hojas del dosel de menor tamaño, no obstante para *L. caustica* se obtuvo lo contrario ya que las hojas del dosel tuvieron un mayor tamaño en comparación con las hojas del sotobosque. Figura 34 C-D-E-F

Relación número dientes totales/Perímetro: Las especies analizadas son *Nothofagus dombeyi*, *Lomatia hirsuta* y *Lomatia dentata* de las comunidades vegetales ubicadas en Laguna Laja, Nahuelbuta y Los Bellotos. *N. dombeyi* no

presentó diferencias en los Bellotos pero si en Laguna Laja donde las hojas del sotobosque tienen un mayor **nDT/P**. En hojas de *L. hirsuta* y *L. dentata* se observó lo contrario ya que las hojas del dosel tienen más **nDT/P**. Figura 35 A-B-C-D-E

Relación área de dientes / área de lámina: La especie analizada es *Lomatia dentata* de la localidad de los Bellotos. Se obtuvo que las hojas del sotobosque tienen una mayor **AD/AL** que las hojas del dosel Figura 35 F

Relación de Feret: La especie *Lithrea caustica* de la localidad de los Bellotos fue analizada. Se obtuvo que las hojas del dosel son más circulares que las hojas del sotobosque ya que estas últimas son más alargadas. Figura 35 G

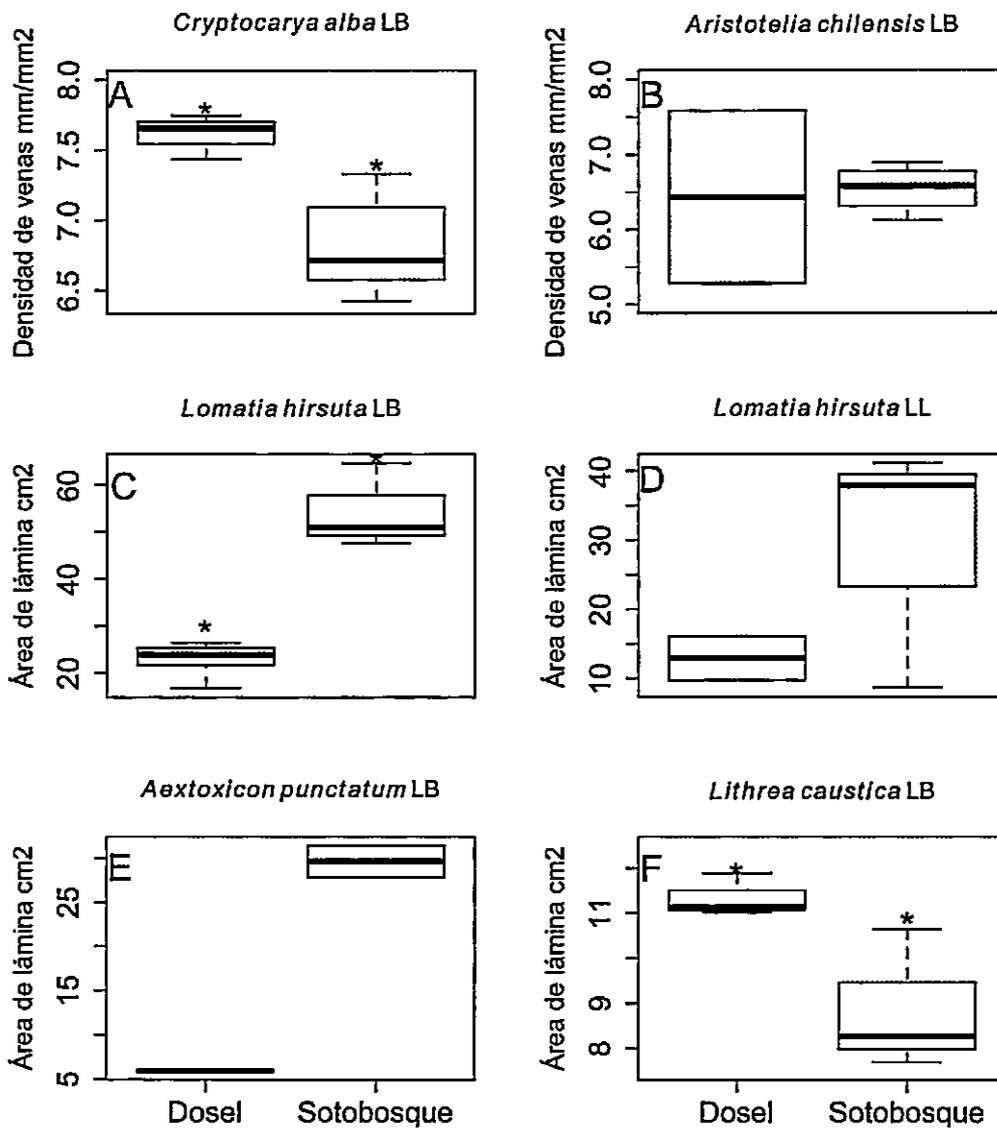


Figura 34. Diferencias de rasgos foliares intraespecíficos por comunidad. (LB) Los Bellotos; (LL) Laguna Laja. Cajas con (*) presentan diferencias significativas.

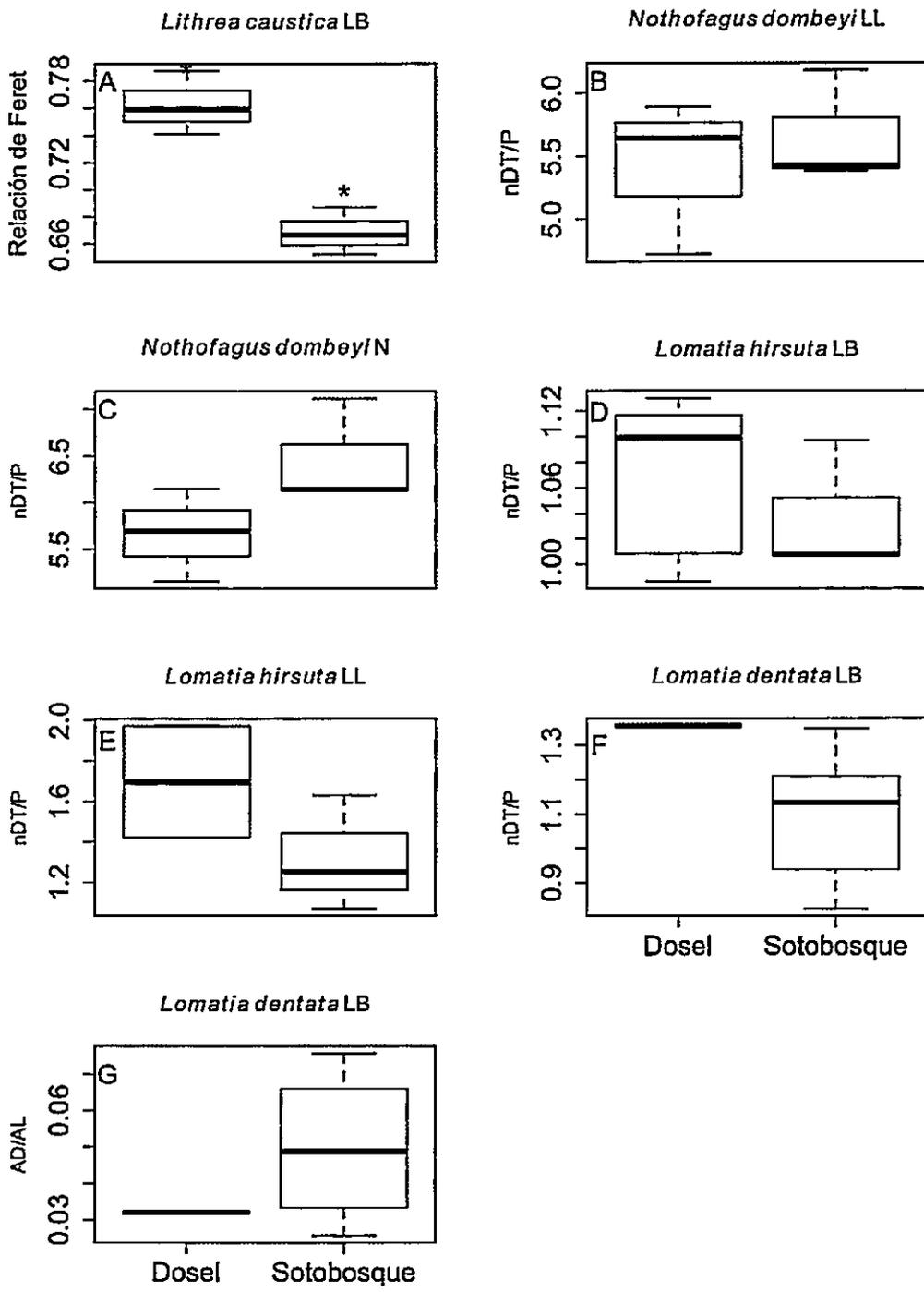


Figura 35. Diferencias de rasgos foliares intraespecíficos por comunidad. (LB) Los Bellotos; (LL) Laguna Laja; (N) Nahuelbuta. . Cajas con (*) presentan diferencias significativas.

Análisis de inercia filogenética

Este análisis se realizó para determinar si los rasgos que tienen una relación con las variables ambientales tienen además inercia filogenética.

Se obtuvo que la mayoría de los rasgos presentan inercia filogenética, estos son: **AL, AD/AL, AD/P, nDT, nDT/P, DV**; **rferet** fue el único rasgo que no presenta inercia filogenética. (Tabla 19)

Tabla 19. Inercia filogenética en rasgos fisionómicos foliares

Rasgos	valor P	Inercia Filogenética
AL	0.001	Si
rferet	0.1	No
AD:AL	0.001	Si
AD:P	0.001	Si
nDT	0.008	Si
nDT:P	0.001	Si
DV	0.001	Si

DISCUSIÓN

Porcentaje de parentesco entre las muestras recolectadas y el piso de vegetación descrito para la zona

Las localidades donde se recolectaron muestras vegetales presentan la mayoría de las especies descritas para el piso vegetal donde se ubican, con un 55 a 89% de especies comunes. Las principales diferencias entre lo observado y lo descrito corresponderían a variaciones en las especies que forman el sotobosque, lo cual se puede deber a un solapamiento de pisos vegetales en las áreas de recolección.

El hecho de que las comunidades vegetales de Laguna Laja y Punta Arenas compartan un bajo porcentaje de especies (<40%) con los pisos vegetales descritos para estas localidades, se debe a diferentes motivos. En el caso de Punta Arenas, se debe principalmente al esfuerzo de muestreo. Aun así, se decidió integrar esta comunidad dentro del análisis, ya que esta localidad presenta características climáticas extremas que sólo son compartidas con Puerto Williams, siendo una de las comunidades representativas de la región austral de Chile. Además, en esta zona

son pocas las especies de angiospermas leñosas descritas, por lo que en una futura recolección bastaría con un leve aumento en el esfuerzo de muestreo para alcanzar la representación esperada.

Con respecto a la localidad de Laguna Laja, que es la comunidad que comparte menos especies con el piso vegetal "bosque caducifolio mediterráneo andino de *Nothofagus oblicua* y *Austrocedrus chilensis*" descrito para la zona, el área de recolección corresponde al límite entre el estrato arbóreo y el piso vegetal andino siendo la parte más alta del piso vegetal, por lo cual no se encuentra *Nothofagus oblicua* y especies del sotobosque que sí se encuentran a menor elevación, ocurriendo un cambio en la dominancia de especies, principalmente por *N. dombeyi* y *Orites myrtoidea* (Rondanelli y col. 2000), por este motivo se propone no agrupar esta comunidad dentro del piso vegetal que la contiene actualmente.

Curva de calibración para estimar la densidad de venas mediante la distancia entre venas

La curva de calibración para estimar la DV a partir de la d de dicotiledóneas chilenas, tiene un ajuste lineal mayor que la curva construida por Blonder & Enquist (2014) con dicotiledóneas tropicales ($r^2 = 0.93$, valor $p = 0.0001$) y templadas de norte América ($r^2 = 0.89$, valor $p < 10^{-15}$). La diferencia en el coeficiente de determinación podría ser causada porque en este trabajo se utilizó

un mayor número de especies (n=132) en comparación con el de Blonder & Enquist (n=25) lo cual mejora el ajuste.

Es importante mencionar que en este trabajo se utilizó la curva de calibración de dicotiledóneas para estimar la **DV** de 5 monocotiledóneas, aunque este procedimiento pudo sobrevalorar la estimación la **DV**, ya que las especies de monocotiledóneas presentan nervadura paralela y las dicotiledóneas nervadura reticulada. Esta sobrevaloración se debe a que en ocasiones se puede contar la misma vena varias veces en diferentes transectas, porque las venas tienen la misma dirección. Por lo tanto, para futuros estudios se recomienda generar una curva de calibración particular para especies con nervadura paralela con el fin de mejorar las estimaciones.

Rasgos asociados al tamaño de hoja

Relación con el clima: Nuestros resultados muestran que el tamaño de lámina foliar de las angiospermas chilenas son modulados principalmente por la temperatura, lo cual se evidencia con la asociación del rasgo **AL** con la **TMA** y **mTMF** (figura 5) donde esta relación sería lineal (Tabla 17). Un resultado inesperado fue la baja asociación entre el tamaño de lámina con la **PMA**, la cual tienen una tendencia positiva tal como se ha reportado a un nivel global (Givnish, 1984; Greenwood, 1992; Wilf y col., 1998, Peppe et al 2011) sin embargo no es significativa. Es posible que esto se deba a que el gradiente de precipitaciones de las comunidades chilenas es menor al set de datos globales, por lo que el tamaño

foliar no cambia de forma extrema dentro de las comunidades vegetales chilenas. En los análisis globales se han incluido desde zonas desérticas a bosques lluviosos tropicales (Peppe y col., 2011), zonas que presentan condiciones extremas de precipitación y por ende sus comunidades vegetales contienen tamaños de hojas extremos, lo cual haría significativa la relación **AL-PMA**.

Historia: Una relación similar entre **TMA** y **AL** se encuentra en las comunidades vegetales de Australia/Nueva Zelanda ($r^2 = 0.34$, $P = 0.002$, Peppe y col., 2011), comunidades vegetales que comparten una historia común con las de Sur América ya que estuvieron unidas hasta finales del Oligoceno (24.7 Ma) (Villagrán & Hinojosa, 1997a), debido a esta relación histórica estas comunidades comparten linajes en común, cómo *Nothofagus* y *Weinmannia* (Villagrán & Hinojosa, 1997b), y por ende es posible que la modulación de los rasgos fisionómicos asociados al tamaño foliar sean modulados por un factor climático en común, en este caso por la temperatura. De hecho se ha reportado que el tamaño de lámina de *Nothofagus cunninghamii*, especie nativa de Australia, cambia en función de las temperaturas de verano (Jordan 1994).

Con respecto a la evolución de los rasgos asociados al tamaño foliar, se obtuvo un solapamiento del área foliar entre los tipos de elementos fitogeográficos, sin embargo se encontró que este rasgo sí presenta una inercia filogenética. Estos resultados indican que las especies con distinto origen fitogeográfico convergen en los tamaños foliares debido a que coexisten mezclados bajo las mismas condiciones

climáticas, pero esta convergencia no estaría dada sólo por la plasticidad de las especies de cambiar el tamaño foliar sino que además estaría dado por el cambio de las especies que integran las comunidades.

Fisiología: El mecanismo fisiológico que permite explicar la relación positiva entre el tamaño foliar y la temperatura ambiental, se basa principalmente en la relación directa entre la temperatura ambiental, la fotosíntesis y la tasa de asimilación de carbono (CRB, 1906; Ku & Edwards, 1977; Bagley y col 2015). Este modelo indica que en zona frías, pero sin limitaciones hídricas, las plantas presentan una menor asimilación de carbono debida a una menor tasa fotosintética lo cual genera que las plantas tengan una menor cantidad de energía disponible para invertir en láminas foliares de gran tamaño , ya que estas generan un gran costo energético estructural , como por ejemplo una mayor red vascular , lo cual haría inviable la sobrevivencia en ambientes donde la energía es limitada, es por esto que se propone que en estos ambientes tendrían una mejor adecuación biológica especies con un menor tamaño foliar pero con mayor tejido fotosintetizador del mesófilo optimizando la tasa fotosintética (Poorter and Evans, 1998; Niimets 2007). Cabe destacar que en zonas áridas , donde las temperaturas diurnas son cálidas las hojas se caracterizan por tener bajos tamaños de lámina, en estos ambientes el factor limitante es el agua por lo que especies con grandes áreas foliares tendrían menor adecuación dada la gran pérdida de agua por transpiración y la baja cantidad de agua disponible en el ambiente , lo cual lleva a la deshidratación (Givnish, 1984).

El tamaño foliar de las hojas de dosel y sotobosque es similar dentro de cada comunidad. Este resultado difiere de lo documentado en la literatura donde las hojas del sotobosque tienen mayor área que las hojas del dosel, donde la irradiación solar sería el factor ambiental modulador (Uhl & Walther, 2000, Carins Murphy et al ., 2012), pero estos estudios involucran pocas especies (2 y 3 respectivamente) y no realizan análisis intra e inter comunitarios, entre las hojas del dosel y sotobosque.

Por otra parte, no todas las especies responden de la misma forma a las variables ambientales. En las especies *Lomatia hisuta* y *Aextoxicon punctatum*, las hojas del sotobosque tienen un mayor tamaño en relación a las hojas del dosel, incluso esto se repite para la especie *L. hirsuta* en dos comunidades vegetales distanciadas entre sí tanto en ubicación, como en sus características abióticas. Sin embargo, para la especie *Litsea caustica* las hojas del dosel tuvieron una mayor área en relación a las del sotobosque. Esto muestra cómo dos especies higrófilas que habitan generalmente ambientes templados húmedos responden de forma distinta a una especie que es tolerante a condiciones de sequía y altas temperaturas. En otras especies del mundo ocurre algo similar, por ejemplo en *Toona ciliata* y *Quercus acutissima*. Ambas son especie higrófilas, la primera habita en bosques lluviosos tropicales y subtropicales, y al estar expuesta a una mayor irradiación solar su área foliar disminuye (Carins Murphy et al ., 2012). Por el contrario, *Quercus acutissima*, que habita en bosques templados cálidos de Asia, el área foliar aumenta en las

hojas expuestas al sol, bajo condiciones de sequía y en condiciones de humedad no varía (Xu y col., 2008) .

También existen diferencias en el tamaño de las hojas de acuerdo a la forma de crecimiento vegetal, donde los árboles y enredaderas tienen mayores tamaños de hojas. Es posible que esto esté asociado a: I) árboles y enredaderas logran alcanzar el estrato superior del dosel y por ende tendrían un mayor recurso lumínico pudiendo maximizar el tamaño de lámina, en contraste con las especies ubicadas en el sotobosque que sólo pueden acceder a la luz que no es filtrada por el dosel; II) Las especies de árboles y enredaderas tienen tasas fotosintéticas superiores a las especies del sotobosque, lo cual permitiría destinar mayores recursos al desarrollo de la lámina. Esto se ha probado en un bosque tropical de Panamá donde se encontró que los árboles y enredaderas tienen una mayor asimilación de carbono (A) por unidad de masa de hoja que las especies del sotobosque (Santiago & Wright, 2007). Lo más probable es que la explicación se encuentre en una mezcla de las dos hipótesis anteriores.

Además de lo anterior, las hojas que alcanzan los mayores tamaños de lámina foliar son las que tienen una areolación más desarrollada (figura 22), lo cual podría ser explicado porque esto disminuye las distancias entre las venas foliares y los estomas, aumentando la tasa fotosintética y transpiración, permitiendo un mayor tamaño de lámina (Price y col., 2014).

Rasgos asociados a la circularidad de lámina foliar

Relación con el clima: En este trabajo se obtuvo que la circularidad foliar se asocia negativamente a la PCC (figura 6) o sea, en las localidades con una estación estival más seca las hojas tienen mayor grado de circularidad en relación a las localidades con veranos más húmedos donde las hojas serían más alargadas. Este resultado fue inesperado ya que trabajos anteriores reportan una relación con la temperatura más que con la precipitación, donde a medida que aumenta la temperatura las hojas tienden a ser relativamente más circulares que las hojas de localidades frías (Huff y col., 2003; Royer 2005 ; Peppe y col., 2011). Por otro lado en zonas desérticas, donde la sequedad y temperatura son extremas la hojas tienden a ser extremadamente delgadas (Hegazy & El Amry, 1998), evidenciándose que la circularidad foliar no tiene una relación lineal con las variables ambientales.

Historia: La alta similitud en el grado de circularidad foliar entre los elementos fitogeográficos y la falta de inercia filogenética, indican que este rasgo evoluciona de forma independiente de los factores históricos, encontrándose hojas circulares y alargadas en especies de todos los elementos fitogeográficos y en distintas especies dentro de la filogenia sin seguir un orden de herencia.

Fisiología: Se ha propuesto que la circularidad de las hojas o ancho de estas, disminuye en ambientes secos y cálidos a medida que la tasa de transpiración

aumenta debido al sobrecalentamiento foliar (Givnish, 1987), por ende las hojas delgadas estarían más adecuadas en este hábitat dado que tienen un mayor coeficiente de transferencia de calor por convección y aumentan el área foliar sin sobrecalentarse (Parkhurst & Loucks; 1972, Wolfe, 1993). Sin embargo este modelo no se ajusta a nuestros resultados donde se observa que las hojas son más angostas a medida que la precipitación estival aumenta, siendo la relación inversa al modelo de Givnish (1987) . Es probable que este modelo se ajuste al comparar comunidades vegetales con un mayor grado de sequía como en desiertos donde las hoja son angostas (Hegazy & El Amry, 1998). No es posible por el momento explicar esta relación, quedando por verificar la relación de la circularidad de la hoja con otras variables ambientales.

Las hojas de dosel y sotobosque no se diferencian estadísticamente en su grado de circularidad, a excepción de Nahuelbuta, por lo que se puede decir que las hojas de los bosques del centro sur de Chile independientemente de su ubicación en el bosque presentan hojas más anchas que angostas. Llama la atención la nula cantidad de especies con hojas lobuladas en el dosel , ya que en zonas templadas de norte América son característicos los bosques templados con especies lobuladas de *Acer* y *Quercus* ocupando el dosel. De echo en la especie *Quercus rubra* las hojas que ocupan el dosel son más disectadas (menos circulares) y más pequeñas, lo cual se explica por un menor aporte hídrico que limita la formación integra de la lámina foliar (Zwieniecki y col., 2004).

Con respecto a la forma de crecimiento, no hay diferencias en la circularidad, ya que los estados de este rasgo se encuentran distribuidos de forma similar entre especies de árboles, arbustos, enredaderas y herbáceas.

Las hojas más circulares son las con un mayor desarrollo areolar, probablemente asociado a que en las hojas angostas y disectadas las venas de primer orden y segundo orden pueden abastecer a toda la lamina foliar, dado que es transversalmente corta invirtiendo menor cantidad de recursos en la hidratación foliar, en comparación con la construcción de una venación redundante. Por otra parte en las hojas circulares habrían porciones del área que no quedarían del todo cubiertos por las venas de primer y segundo orden, siendo una red vascular redundante una ventaja para la adecuación biológica de especies con hojas anchas.

Rasgos asociados a los dientes:

Relación con el clima: Con respecto a la relación entre la proporción de especies con tipo de borde dentado y la temperatura, en este trabajo se obtuvo una tendencia positiva (figura 8A), tal como ha sido registrado por Hinojosa y col. (2011), pero en nuestro caso esta relación lineal no es significativa, posiblemente por que se incluyó una menor cantidad de comunidades y además porque la comunidad de Punta Arenas tiene una mayor proporción de especies con borde entero que lo esperado dada su baja TMA, sin embargo esto sucede porque este herbario está incompleto, faltando especies de borde dentado como : *Nothofagus*

antartica, *N. betuloides*, *Desfontainia spinosa* y *Berberis ilicifolia* (Lubert & Pliscoff, 2006). No obstante, se obtuvo una relación significativa de los rasgos **AD/AL** y **nDT/PI** con la temperatura (figura 8 B-E), indicando que dentro del grupo de las hojas dentadas, las que se ubican en comunidades frías presentan una mayor cantidad y tamaño proporcional de dientes en comparación a las ubicadas en zonas cálidas, resultado que concuerda con lo obtenido a un nivel global (Peppe y col., 2011). Esto nos hace pensar que los rasgos **AD/AL** y **nDT/P** (autocorrelacionado con **nDT/PI**) son los rasgos más adecuados para estimar la **TMA** de tiempos pasados, ya que su relación con la **TMA** es significativa en un amplio espectro de comunidades vegetales, permitiendo estimar la **TMA** de comunidades vegetales fósiles que fueron muy distintas a las que se encuentran actualmente en Chile (Hinojosa, 2005).

Historia: Nuestros resultados indican que no sólo el tipo de borde presenta inercia filogenética y asociación con el origen fitogeográfico (Hinojosa y col., 2011), sino que además el número y tamaño de dientes. Esto se evidencia dado que el elemento austral-antártico, flora que fue dominante a los 35.Ma en condiciones frías (Hinojosa y col., 2006), sobresale al resto de los elementos en los rasgos asociados a los dientes foliares ya que en general sus especies tienen hojas con alto **nDT** y **nDT/P**, y además todos los rasgos asociados a dientes presentan inercia filogenética, reflejando una influencia filogenética sobre la modulación de los rasgos asociados a los dientes además de la influencia climática. Cabe destacar que

el elemento amplio fue el que tuvo una mayor proporción de especies con una mayor **AD/AL**. A pesar de que este resultado parece contradictorio dado que este elemento tiene una distribución templada amplia a cosmopolita (Villagran & Hinojosa 1997b) en este estudio la mayoría de las especies de este elemento pertenecen al género *Berberis* cuyas especies chilenas, son en su mayoría dentadas y tienen gran tolerancia a condiciones frías, habitando la zona austral y alpina de Chile, pudiendo los dientes foliares estar confiriendo una adecuación fisiológica a ambientes fríos (Landrum, 1999).

Fisiología: Se obtuvo una relación negativa entre los rasgos asociados a dientes foliares con la **TMA** (figura 5) , y una relación positiva entre el rasgo **nDT** con la variable de precipitación **PCF** (figura 6). Estos resultados concuerdan con el modelo ecológico propuesto donde los dientes foliares cumplen el rol de aumentar el flujo de savia abasteciendo de nutrientes a otras estructuras vegetales mediante un acelerado intercambio de gases (Royer & Wilf, 2006). Por lo que en ambientes donde las temperaturas son bajas los dientes pueden ser una adecuación biológica ya que maximizan la asimilación de carbono en hábitats donde la época de crecimiento foliar es estacional. Mientras que en ambientes cálidos y secos los dientes ya no serían ventajosos dado que un mayor intercambio de gases implica una mayor pérdida de agua, lo cual es más costoso en ambientes áridos. La relación entre **nDT** y **PCF** puede ser explicada por una hipótesis alternativa que indica que los dientes impiden la inundación de los espacios intracelulares causados por un

aumento de la presión positiva del agua proveniente de las raíces en lugares húmedos mediante una mayor transpiración (Feild y col. 2005; Royer & Wilf, 2006) y por ende mejora la adecuación biológica de especies vegetales con hojas dentadas en ambientes húmedos, no obstante esta hipótesis sólo ha sido probada en la herbácea *Chloranthus japonicus*.

En general para todas las comunidades hay una mayor proporción de especies dentadas en el dosel que en el sotobosque, además las hojas dentadas del dosel tienen mayor **nDT** y **AD/AL**, que las hojas dentadas del sotobosque. Este resultado podría ser causa de que en zonas templadas las hojas dentadas con mayor tamaño y número de dientes tengan una mejor adecuación biológica lo cual permitiría que un mayor número de especies con hojas dentadas alcancen el estrato arbóreo.

Sin embargo como ya hemos visto para otros rasgos, no todas las especies varían de forma similar con respecto al clima, por ejemplo : en las especies *Lomatia hirsuta* y *L. dentata* las hojas del dosel tienden a tener un mayor **nDT/P**, mientras que en *Nothofagus dombeyi* no hay diferencias significativas para la comunidad de Laguna Laja y en Nahulebuta las hojas del sotobosque tuvieron un mayor **nDT/P**. Estos resultados indican que ambas especies del género *Lomatia* podrían estar respondiendo a diferencias ambientales entre el dosel y sotobosque, como la cantidad de irradiación, mayor humedad en el dosel o a una mayor tasa fotosintética en las especies que alcanzan el dosel. Mientras que para *N. dombeyi* no

es claro porqué hay diferencias entre las comunidades de Laguna Laja y Los Bellotos, sin embargo estos resultados muestran que *N. dombeyi* responde de manera distinta a las especies de *Lomatia*, por lo tanto los dientes podrían ser más lábiles al ambiente de acuerdo a la especie. Algo similar ocurre en *Quercus acutissima* que tiene un mayor número de dientes en hojas de sombra que las del dosel en condiciones de humedad, sin embargo en sequía no hay diferencias entre dosel y sotobosque (Xu y col., 2008).

Los árboles tienen mayor **nDT** y **nDT/P**, seguido por los arbustos, enredadera y herbáceas respectivamente (figura 28 y 32). Esto podría estar asociado una mayor tasa fotosintética como se mencionó anteriormente, sin embargo en especies de un bosque templado de norte América no se encontró una relación entre la actividad fotosintética de los dientes con respecto a la forma de crecimiento (Royer, 2009) por lo que se debe evaluar de forma directa, en las especies de los bosques templados de Chile si la asociación entre dientes y forma de crecimiento es significativa. Cabe destacar que las herbáceas dentadas son las que tienen un mayor **AD/AL**, lo cual podría estar asociado a una estrategia de rápido crecimiento foliar catalizada por los dientes foliares, sin embargo los estudios de este tipo son en general realizados con dicotiledóneas leñosas, faltando integrar a las herbáceas tanto dicotiledóneas como monocotiledóneas, para verificar si el efecto de los dientes ocurre en el amplio grupo de las angiospermas.

En un amplio espectro, a mayor desarrollo de areolas foliares mayor es **nDT** y **nDT/P** (figura 28 y 32), posiblemente asociado a que una alta tasa fotosintética

permite invertir más recursos en una red vascular compleja, de echo todas las especies de hoja dentada presentan un desarrollo areolar superior a “ninguno” lo cual apoya esta hipótesis (figura 28, 30,32).

Rasgo densidad de venas (DV):

Relación con el clima: La DV se correlacionó positiva y significativamente con la MTMC y la elevación (figura 5). La relación con la temperatura fue similar al estudio realizado por Sack & Scoffoni (2013) quienes mediante un meta-análisis, donde se incluyen múltiples ecosistemas, indican que las hojas de climas cálidos tienen DV mayores, lo cual sugieren que genera redundancia al sistema hidráulico y tolerancia a la sequía, en contraste a las hojas de climas fríos que presentan una baja DV. Con respecto a la elevación nosotros obtuvimos un resultado inverso a Blonder & Enquist, (2014), quienes analizaron comunidades vegetales tropicales de centro América y zonas templadas de norte América, y reportan que a mayor elevación las comunidades vegetales tienen una menor DV , sin embargo no discuten las posibles causas fisiológicas de este resultado.

Historia: Los rasgos asociados a la red vascular muestran variabilidad intraespecífica e intraindividual debida a factores externos, como la disponibilidad de agua y temperatura, e internos como la altura de inserción de la hoja en el individuo (Roth-Nebelsick y col., 2001). Sin embargo los patrones de venación y de

densidad de venas presentan conservatismo filogenético ya que se ha demostrado que los patrones de venas mayores son similares entre especies de la misma familia o género (Doyle & Endress, 2000) y por otra parte se ha encontrado que las densidades de venas menores tienen señal filogenética, para las especies de la base de datos Glopnet la que se compone de 2528 especies de 175 sitios a un nivel global (Walls, 2011). Nuestros resultados concuerdan con lo anterior, dado que se encontró que este rasgo presenta inercia filogenética indicando que la evolución de la DV se conserva dentro de amplios clados. Evidencia de esto son las especies del elemento austral-antártico que tienen una alta DV en comparación con los demás elementos fitogeográficos, lo cual se debe a que este grupo contiene varias especies del género *Nothofagus* las cuales tienen altos valores de DV. Otro ejemplo es *Quercus variabilis* que tiene una relación positiva entre la DV y la TMA en poblaciones ubicadas en un gradiente templado-subtropical, pero al plantar individuos de estas poblaciones en un jardín común estas mantuvieron las DV correspondiente a cada localidad, sugiriendo que DV en esta especie es un rasgo genotípico que se forma evolutivamente a largo plazo no respondiendo a cambios de corto plazo (Zhu et al., 2012).

Fisiología: Para explicar la relación positiva entre la DV y la elevación se propone que una red vascular más densa mejora la adecuación biológica de las especies que habitan mayores alturas, en donde los valores de presión de CO₂ y vapor de agua disminuyen y la irradiación solar aumenta (Körner, 1999; Brodribb

& Jordan, 2011) lo cual dificulta la fotosíntesis. Bajo estas condiciones ambientales las plantas deben tener mecanismos y estructuras que les permitan mantener una tasa fotosintética viable como una mayor **DV**, la cual se ha demostrado que tiene un efecto positivo en las capacidades de transporte de nutrientes y en la capacidad fotosintética (Roth-Nebelsick y col. 2001; Brodribb y col. 2007; Boyce y col. 2009, Zhu y col., 2012) facilitando la fotosíntesis en estos ambientes. Se ha visto que otras estructuras como los estomas también aumentan en densidad con la elevación por causas similares (Brodribb & Jordan, 2011).

Con respecto a la relación positiva entre **MTMC** y **DV** estaría ocurriendo algo similar dado que los ambientes que alcanzan las mayores temperaturas favorecen la tasa de transpiración aumentando el flujo de nutrientes y agua, por lo que una mayor **DV** permite maximizar la fotosíntesis y por ende el crecimiento vegetal, por otro lado en ambientes fríos la tasa de transpiración disminuye bajando también el flujo dentro del sistema vascular (Zhu et al., 2012) por lo que un sistema vascular denso deja de ser eficiente y en contraste, incrementa el gasto energético disminuyendo la adecuación biológica.

De acuerdo a nuestros resultados las hojas del dosel tuvieron una mayor **DV** en relación a las especies del sotobosque (figura 11 C). Resultados similares se han obtenido en otros estudios, por ejemplo para un bosque lluvioso tropical de Papua Nueva Guinea se encontró que las especies del sotobosque tienen una baja **DV** (3.5-6 mm/mm²) en relación a las especies del dosel (12-18mm/mm²) (Feild y col.,

2011). Sack & Frole (2006) obtuvieron resultados similares en 10 especies, donde reportaron que las hojas del dosel presentan una menor resistencia hidráulica, dado que tienen mayores y más conductos xilemáticos en la vena media y además tienen mayor **DV**, lo cual permitiría suministrar nutrientes a una mayor área estomática, potenciando la tasa de intercambio gaseoso y fotosíntesis, y por ende aumentar la tasa de crecimiento vegetal. De acuerdo a esto las hojas del dosel compensan el costo de una red vascular más densa con una alta asimilación de carbono, no así las especies del sotobosque, ya que tienen menores tasas de respiración y una menor tasa de intercambio gaseoso, por lo que estas plantas maximizan la conservación de energía (Walters & Reich, 1999).

A un nivel intraespecífico la especie *Cryptocaria alba* tiene una mayor **DV** en las hojas del dosel, mientras que en *Aristotelia chilensis*, a pesar de que no tiene una diferencia significativa entre hojas del sotobosque y dosel, algunas hojas del dosel alcanzan los mayores valores de **DV** (figura 34 A-B). Resultados similares se han encontrado en especies como: *Nothofagus cunninghamii*, *Quercus acutissima* e incluso en la gimnosperma *Ginkgo biloba* (Xu y col., 2008; Boyce 2009; Brodribb & Jordan 2011).

Con respecto a la forma de crecimiento, árboles y arbustos tienen una mayor **DV** que las especies de arboles-arbustos, enredaderas y herbáceas, esto también se ha registrado en un meta-análisis que involucró 736 spp. de 7 biomas, donde se

muestra que en general los árboles y arbustos tienen los mayores valores de **DV** que las herbáceas (Sack & Scoffoni 2013) . Sin embargo no existe una respuesta definitiva a esta tendencia, proponiéndose que este fenómeno está asociado a la mayor complejidad vascular que deben tener especies vegetales de gran volumen y altura, para transportar los nutrientes desde y hacia las hojas.

En lo que se refiere al desarrollo areolar, se obtuvo una alta **DV** en las especies que tenían un mayor desarrollo de las areolas, resultados similares se han publicado para otras especies donde existe una correlación entre el número de areolas por unidad de área , la densidad de venas y la distancia entre venas (Blonder y col, 2011) por lo que estas tres variables sirven como una medida del grado de redundancia en el sistema hidraulico foliar.

CONCLUSIÓN

Nuestra hipótesis I relacionaba la variación de distintos rasgos foliares con variables climáticas en un gradiente de temperatura y humedad. De las predicciones propuestas sólo se cumplieron algunas de estas, dado que se encontró que las hojas de las comunidades ubicadas en las localidades más frías presentaron hojas con más dientes y de mayor tamaño en relación a las comunidades vegetales más cálidas. Sin embargo el tamaño foliar y la densidad de venas no se asociaron a la humedad o precipitación sino que a la temperatura, siendo esta el principal modulador de la fisionomía foliar de las comunidades vegetales de Chile. Los rasgos circularidad de lámina foliar y el número de dientes totales, fueron los únicos que se asociaron a variables de precipitación, sin embargo los motivos fisiológicos de estas relaciones no son del todo claras.

A un nivel global sólo la relación entre los rasgos AD/AL y nDP/P con la TMA fueron similares entre Chile y otras localidades del mundo, por lo que se sugiere que estos rasgos deben ser utilizados para estimar la TMA de ambientes pasados a partir de hojas fósiles. A un nivel intracomunitario las hojas del dosel y sotobosque se diferencian principalmente en la cantidad y tamaño de dientes, lo cual puede estar asociado a una mayor transpiración y por ende a una mayor tasa fotosintética.

Nuestra hipótesis II invocaba factores histórico que podrían estar afectando la relación fisionomía y clima. Dado que la mayoría de los rasgos fisionómicos presentan inercia filogenética, concluimos que estos factores inciden directamente en la relación fisionómico-climático, indicando que el cambio morfológico de las hojas en las comunidades vegetales se produce principalmente por la presencia y ausencia de ciertas especies más que por cambios intraespecíficos, reforzando la idea de estudios previos (e.g. Hinojosa et al. 2011) que indican la necesidad de ocupar bases de datos regionales y globales para la realización de estimaciones paleoclimáticas usando el método fisionómico-foliar.

Finalmente, nuestra tercera hipótesis relacionaba la forma de crecimiento (árboles, enredaderas, arbustos y herbáceas) con la variación fisionómica foliar. Esta hipótesis se cumple parcialmente dado que sólo los rasgos asociados al tamaño de lámina sigue un orden decreciente entre árboles, enredaderas, arbustos y herbáceas, indicando que las especies que alcanzan el dosel tienen mayores recursos para invertir en una lámina de mayor tamaño. En este trabajo se muestra evidencia empírica de los mecanismos fisiológicos que pudiesen estar detrás de las estructuras que forman las hojas. Esto permite generar nuevas hipótesis e identificar relaciones llamativas entre ambiente y vegetación, por ende el siguiente paso es un acercamiento experimental, en donde se mida de forma directa procesos fisiológicos, como la fotosíntesis y transpiración en especies chilenas, con el fin de determinar el rol de estas estructuras en la adecuación de las especies al medio.

BIBLIOGRAFÍA

- Bagley, J., Rosenthal, D. M., Ruiz-Vera, U. M., Siebers, M. H., Kumar, P., Ort, D. R., & Bernacchi, C. J. (2015). The influence of photosynthetic acclimation to rising CO₂ and warmer temperatures on leaf and canopy photosynthesis models. *Global Biogeochemical Cycles*, 29(2), 194-206.
- Bailey, I. W., & Sinnott, E. W. (1916). The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American journal of botany*, 24-39.
- Blonder, B., & Enquist, B. J. (2014). Inferring climate from angiosperm leaf venation networks. *New Phytologist*, 204(1), 116-126.
- Blonder, B., Violle, C., Bentley, L. P., & Enquist, B. J. (2011). Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 14(2), 91-100.
- Boyce, C. K., Brodribb, T. J., Feild, T. S., & Zwieniecki, M. A. (2009). Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1663), 1771-1776.
- Brodribb, T. J., Feild, T. S., & Jordan, G. J. (2007). Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology*, 144(4), 1890-1898.
- Brodribb, T. J., & Jordan, G. J. (2011). Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees. *New Phytologist*, 192(2), 437-448.
- Carins Murphy, M. R., Jordan, G. J., & Brodribb, T. J. (2012). Differential leaf expansion can enable hydraulic acclimation to sun and shade. *Plant, Cell & Environment*, 35(8), 1407-1418.
- Carins Murphy, M. R., Jordan, G. J., & Brodribb, T. J. (2014). Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata. *Plant, cell & environment*, 37(1), 124-131.
- Corson, F. (2010). Fluctuations and redundancy in optimal transport networks. *Physical Review Letters*, 104(4), 048703.
- CRB, (1906). Photosynthesis and Temperature. *Botanical Gazette*, 215-216.

Crifò, C., Currano, E. D., Baresch, A., & Jaramillo, C. (2014). Variations in angiosperm leaf vein density have implications for interpreting life form in the fossil record. *Geology*, 42(10), 919-922.

Doyle, J. A., & Endress, P. K. (2000). Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data. *International Journal of Plant Sciences*, 161(S6), S121-S153.

Ku, S. B., & Edwards, G. E. (1977). Oxygen inhibition of photosynthesis I. Temperature dependence and relation to O₂/CO₂ solubility ratio. *Plant Physiology*, 59(5), 986-990.

Feild, T. S., Brodribb, T. J., Iglesias, A., Chatelet, D. S., Baresch, A., Upchurch, G. R., ... & Jaramillo, C. (2011). Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(20), 8363-8366.

Feild, T. S., Sage, T. L., Czerniak, C., & Iles, W. J. (2005). Hydathodal leaf teeth of *Chloranthus japonicus* (Chloranthaceae) prevent guttation-induced flooding of the mesophyll. *Plant, Cell & Environment*, 28(9), 1179-1190.

Givnish, T. J. (1984). Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In *Physiological ecology of plants of the wet tropics* (pp. 51-84). Springer Netherlands.

Givnish, T. J. (1987). Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist*, 131-160.

Greenwood, D. R. (1992). Taphonomic constraints on foliar physiognomie interpretations of Late Cretaceous and tertiary palaeoclimates. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 71(1), 149-190.

Greenwood, D. R., Wilf, P., Wing, S. L., & Christophel, D. C. (2004). Paleotemperature estimation using leaf-margin analysis: is Australia different?. *Palaios*, 19(2), 129-142.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.

Hegazy, A., & El Amry, M. (1998). Leaf temperature of desert sand dune plants: perspectives on the adaptability of leaf morphology. *African Journal of Ecology*, 36(1), 34-43.

Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones and A. Jarvis, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

Hinojosa, L. F. (2005). Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista geológica de Chile*, 32(1), 95-115.

Hinojosa, L. F., Armesto, J. J., & Villagrán, C. (2006). Are Chilean coastal forests pre-Pleistocene relicts? Evidence from foliar physiognomy, palaeoclimate, and phytogeography. *Journal of Biogeography*, 33(2), 331-341.

Hinojosa, L. F., Gaxiola, A., Pérez, M. F., Carvajal, F., Campano, M. F., Quattrocchio, M., ... & Arroyo, M. T. (2015). Non-congruent fossil and phylogenetic evidence on the evolution of climatic niche in the gondwana genus *Nothofagus*. *Journal of Biogeography*.

Hinojosa, L. F., Pérez, F., Gaxiola, A., & Sandoval, I. (2011). Historical and phylogenetic constraints on the incidence of entire leaf margins: insights from a new South American model. *Global Ecology and Biogeography*, 20(3), 380-390.

Hinojosa, L. F., & Villagrán, C. (1997a). Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70(2), 225-240.

Huff, P. M., Wilf, P., & Azumah, E. J. (2003). Digital future for paleoclimate estimation from fossil leaves? Preliminary results. *Palaios*, 18(3), 266-274.

Katiferi, E., Szöllősi, G. J., & Magnasco, M. O. (2010). Damage and fluctuations induce loops in optimal transport networks. *Physical Review Letters*, 104(4), 048704.

Körner, C. (2006). Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. *New phytologist*, 172(3), 393-411.

Jacobs, B. F. (1999). Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 145(1), 231-250.

Jordan, G. J., & Hill, R. S. (1994). Past and present variability in leaf length of evergreen members of *Nothofagus* subgenus *Lophozonia* related to ecology and population dynamics. *New Phytologist*, 127(2), 377-390.

Landrum, L. R. (1999). Revision of *Berberis* (Berberidaceae) in Chile and adjacent southern Argentina. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 793-834.

Luebert, F., & Pliscoff, P. (2006). Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile. Editorial Universitaria.

Leaf Architecture Working Group (1999). Manual of Leaf Architecture - morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. 65p.

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2009) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis.v.2.72. Available at: <http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html> (accessed January 2010).

Maddison, W.P. & Slatkin, M. (1991) Null models for the number of evolutionary steps in a character on a phylogenetic tree. *Evolution*, **45**, 1184–1197.

McElwain, J. C. (2004). Climate-independent paleoaltimetry using stomatal density in fossil leaves as a proxy for CO₂ partial pressure. *Geology*, **32**(12), 1017-1020.

Nicotra, A. B., Leigh, A., Boyce, C. K., Jones, C. S., Niklas, K. J., Royer, D. L., & Tsukaya, H. (2011). The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. *Functional Plant Biology*, **38**(7), 535-552.

Niinemets, Ü., Portsmouth, A., Tena, D., Tobias, M., Matesanz, S., & Valladares, F. (2007). Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany*, **100**(2), 283-303.

Parkhurst, D. F., & Loucks, O. L. (1972). Optimal leaf size in relation to environment. *The Journal of Ecology*, 505-537.

Peppe, D. J., Royer, D. L., Cariglino, B., Oliver, S. Y., Newman, S., Leight, E., ... & Wright, I. J. (2011). Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, **190**(3), 724-739.

Pliscoff, P., Luebert, F., Hilger, H. H., & Guisan, A. (2014). Effects of alternative sets of climatic predictors on species distribution models and associated estimates of extinction risk: A test with plants in an arid environment. *Ecological Modelling*, **288**, 166–177

Price, C. A., Munro, P. R., & Weitz, J. S. (2014). Estimates of leaf vein density are scale dependent. *Plant physiology*, **164**(1), 173-180.

Poorter, H., & Evans, J. R. (1998). Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, **116**(1-2), 26-37.

R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051 07-0

Rondanelli, M. J., Rodríguez, J. G., Ugarte, E. A., & Meier-Sarger, C. (2000). Estructura y composición de comunidades vegetales en que participa *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizz. en el Parque Nacional Laguna del Laja (37°22'S, 71°26'W), VIII Región, Chile. Estudio preliminar. *Revista Geográfica de Chile Terra Australis*, 45, 31-48.

Roth-Nebelsick, A., Uhl, D., Mosbrugger, V., & Kerp, H. (2001). Evolution and function of leaf venation architecture: a review. *Annals of Botany*, 87(5), 553-566.

Royer, D. L., Wilf, P., Janesko, D. A., Kowalski, E. A., & Dilcher, D. L. (2005). Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany*, 92(7), 1141-1151.

Royer, D. L., & Wilf, P. (2006). Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy. *International Journal of Plant Sciences*, 167(1), 11-18.

Royer, D. L., McElwain, J. C., Adams, J. M., & Wilf, P. (2008). Sensitivity of leaf size and shape to climate within *Acer rubrum* and *Quercus kelloggii*. *New Phytologist*, 179(3), 808-817.

Royer, D. L., Meyerson, L. A., Robertson, K. M., & Adams, J. M. (2009). Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*. *PLoS One*, 4(10), e7653.

Sack, L., & Frole, K. (2006). Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology*, 87(2), 483-491.

Sack, L., & Scoffoni, C. (2013). Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 198(4), 983-1000.

Santiago, L. S., & Wright, S. J. (2007). Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 21(1), 19-27.

Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W (2012). "NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis". *Nature Methods* 9, 671-675. (This article is available online.)

- Stevens, P.F. (2001 onwards) Angiosperm phylogeny website. Available at: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (accessed Version 9, January 2010).
- Su, T., Spicer, R. A., LIU, Y. S. C., Huang, Y. J., Xing, Y. W., JACQUES, F. M., ... & Zhou, Z. K. (2013). Regional constraints on leaf physiognomy and precipitation regression models: a case study from China.
- Traiser, C., Klotz, S., Uhl, D., & Mosbrugger, V. (2005). Environmental signals from leaves—a physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166(2), 465-484.
- Uhl, D., & Mosbrugger, V. (1999). Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149(1), 15-26.
- Uhl, D., & Walther, H. (2000). Sun leaf or shade leaf?—Known facts in the light of new data with implications for palaeobotany. *Feddes Repertorium*, 111(3-4), 165-174.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas, and S. Arias. 2012. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteeae (Cactaceae, Cactoideae). *Botanical Sciences* 90: 97–108.
- Villagrán, C. & Hinojosa, L. F. (1997b). Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70(2), 1-267.
- Walls, R. L. (2011). Angiosperm leaf vein patterns are linked to leaf functions in a global-scale data set. *American journal of botany*, 98(2), 244-253.
- Walters, M. B., & Reich, P. B. (1999). Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ?. *New Phytologist*, 143(1), 143-154.
- Wilf, P. (1997). When are leaves good thermometers? A new case for leaf margin analysis. *Paleobiology*, 23(3), 373-390.
- Wilf, P., Wing, S. L., Greenwood, D. R., & Greenwood, C. L. (1998). Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology*, 26(3), 203-206.
- Wolfe, J. A. (1993). A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages (No. 2040). USGPO; For sale by USGS Map Distribution.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Flexas, J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.

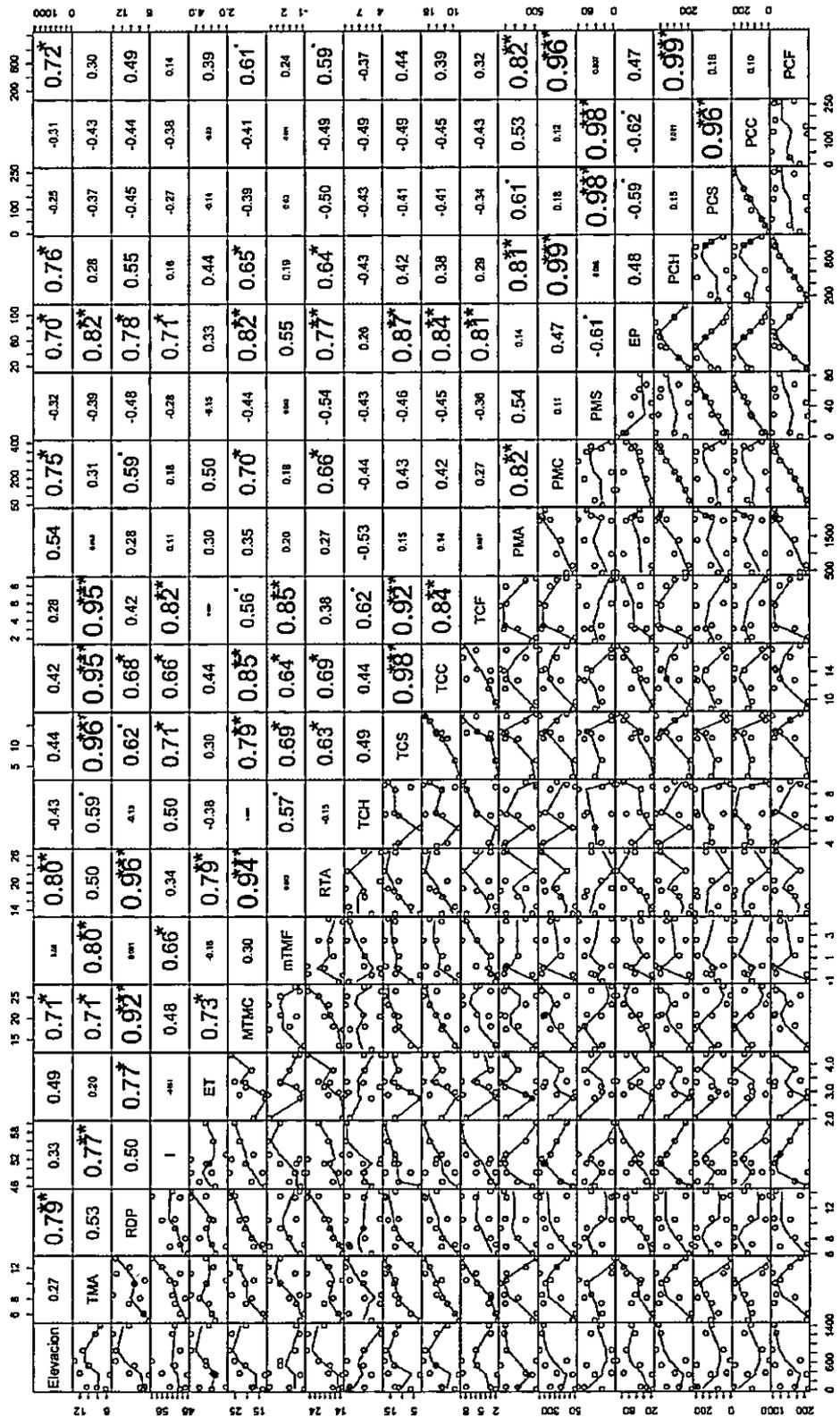
Wright, I. J., Reich, P. B., Cornelissen, J. H., Falster, D. S., Groom, P. K., Hikosaka, K., ... & Osada, N. (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14(5), 411-421.

Xu, F., Guo, W. E. I. H. U. A., Xu, W., & Wang, R. E. N. Q. I. N. G. (2008). Habitat effects on leaf morphological plasticity. *Acta Biol Cracoviensia Ser Bot*, 50, 19-26.

Zhu, Y., Kang, H., Xie, Q., Wang, Z., Yin, S., & Liu, C. (2012). Pattern of leaf vein density and climate relationship of *Quercus variabilis* populations remains unchanged with environmental changes. *Trees*, 26(2), 597-607.

Zwieniecki, M. A., Boyce, C. K., & Holbrook, N. M. (2004). Hydraulic limitations imposed by crown placement determine final size and shape of *Quercus rubra* L. leaves. *Plant, Cell & Environment*, 27(3), 357-365.

ANEXO I. Correlaciones de Spearman entre variables abióticas



ANEXO IV. Estadística descriptiva para los principales rasgos foliares estudiados

	La Campana	Los Biederos	Los Ruiles	Laguna Leja	Nauehuerta	Cunahue	Cucaco	Exploradore	Pta. Arenas	Pto. Williams	Chile
AD	Promedio 0,213	0,346	0,199	0,139	0,243	0,300	0,404	0,249	0,137	0,174	0,266
	SD 0,365	0,524	0,313	0,290	0,376	0,795	1,073	0,984	0,295	0,276	0,545
AD/AL	Promedio 0,026	0,024	0,030	0,028	0,051	0,028	0,028	0,050	0,038	0,047	0,032
	SD 0,033	0,024	0,050	0,023	0,050	0,033	0,035	0,044	0,048	0,049	0,038
AD/NDP	Promedio 0,015	0,017	0,014	0,013	0,015	0,018	0,018	0,019	0,007	0,014	0,016
	SD 0,035	0,021	0,025	0,038	0,034	0,041	0,029	0,031	0,021	0,031	0,031
AD/P	Promedio 0,013	0,018	0,014	0,010	0,019	0,014	0,015	0,018	0,011	0,015	0,016
	SD 0,018	0,020	0,019	0,012	0,022	0,020	0,022	0,019	0,015	0,018	0,019
AD/PI	Promedio 0,015	0,020	0,016	0,010	0,023	0,016	0,017	0,021	0,012	0,019	0,018
	SD 0,020	0,022	0,024	0,014	0,029	0,024	0,027	0,023	0,017	0,022	0,023
AU	Promedio 10,984	15,712	10,924	4,589	3,921	12,480	11,761	7,147	5,656	5,507	10,369
	SD 11,381	16,438	12,299	8,293	4,312	15,491	15,013	10,069	7,205	8,636	13,443
AL	Promedio 11,197	16,059	11,123	4,728	4,163	12,780	12,166	7,396	5,793	5,681	10,636
	SD 11,510	16,675	12,395	8,563	4,538	15,914	15,691	10,282	7,418	8,679	13,707
compañidad	Promedio 23,981	19,768	24,741	25,499	25,539	26,740	23,188	24,612	21,899	22,300	23,467
	SD 11,024	4,613	19,116	21,903	6,971	17,925	7,330	6,209	7,447	5,396	12,817
DV	Promedio 6,287	6,174	6,694	6,606	6,128	5,256	5,045	5,112	5,373	5,897	5,897
	SD 2,153	1,655	2,715	1,942	2,243	1,780	1,332	1,759	1,536	1,877	1,870
eclong	Promedio 5,023	5,936	4,911	2,981	3,333	5,579	5,193	4,212	2,917	3,077	4,747
	SD 3,134	3,033	2,638	1,968	1,591	3,542	3,521	2,939	1,936	2,543	3,012
eistrans	Promedio 2,460	3,049	2,523	1,435	1,485	2,353	2,388	1,823	1,799	1,738	2,294
	SD 1,638	1,428	1,657	1,233	1,073	1,816	1,886	1,476	1,771	1,453	1,609
ferret	Promedio 3,288	4,066	3,253	1,932	2,038	3,369	3,224	2,517	2,120	2,158	3,085
	SD 1,817	1,880	1,806	1,479	1,016	2,152	2,133	1,724	1,653	1,648	1,926
forma	Promedio 0,591	0,662	0,604	0,594	0,529	0,553	0,584	0,540	0,623	0,595	0,596
	SD 0,159	0,110	0,157	0,141	0,119	0,142	0,122	0,110	0,144	0,129	0,138
nDP	Promedio 13,981	14,487	10,232	9,468	14,111	14,139	8,983	11,370	6,292	8,051	12,435
	SD 19,692	18,568	17,473	10,235	12,299	22,768	13,084	11,479	9,107	9,526	16,698
nDS	Promedio 1,400	6,439	3,652	1,929	4,357	3,412	4,667	5,481	7,167	8,385	4,485
	SD 4,712	16,723	13,797	3,789	7,612	10,345	16,288	13,901	16,287	14,963	12,697
NDT	Promedio 15,381	20,926	13,884	11,397	18,468	17,552	13,250	16,852	13,458	16,436	16,920
	SD 20,902	25,848	23,657	12,965	17,926	26,463	25,614	21,542	25,016	23,878	22,900
NDT/P	Promedio 1,073	1,430	1,114	1,490	2,031	1,275	0,735	2,030	1,585	1,974	1,445
	SD 1,218	1,890	1,876	1,913	1,924	1,676	0,986	2,268	1,771	2,252	1,833
NDT/PI	Promedio 1,150	1,508	1,217	1,568	2,276	1,396	0,818	2,223	1,758	2,367	1,572
	SD 1,334	1,993	2,061	2,017	2,186	1,847	1,115	2,517	1,981	2,944	2,018
P	Promedio 13,747	15,943	13,625	8,017	9,175	14,739	14,377	11,146	8,600	8,941	12,869
	SD 7,872	7,789	6,112	4,949	4,949	10,196	11,481	7,890	6,762	6,899	8,409
P/PI	Promedio 1,034	1,034	1,044	1,033	1,087	1,048	1,048	1,063	1,055	1,086	1,049
	SD 0,057	0,052	0,077	0,045	0,115	0,091	0,080	0,071	0,079	0,125	0,078
PI	Promedio 13,362	15,364	13,161	7,622	8,360	13,917	13,336	10,522	8,195	8,293	12,244
	SD 7,757	7,371	8,100	5,322	4,317	9,110	9,563	7,482	6,385	6,606	7,840
rferret	Promedio 0,687	0,702	0,669	0,633	0,628	0,613	0,646	0,623	0,707	0,714	0,661
	SD 0,195	0,108	0,125	0,110	0,133	0,121	0,101	0,115	0,145	0,144	0,129