

UCH-FC
DOC-B
R6216
C.1

BIOLOGIA REPRODUCTIVA EN ESPECIES VEGETALES DE
DOS COMUNIDADES DE LA ZONA TEMPLADA
DEL SUR DE CHILE, 40° S.

Tesis
Entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Doctor en Ciencias con Mención en Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

MAGALY DEL CARMEN RIVERO GUTIERREZ

ABRIL 1991

Profesor Patrocinante: Doctor Mary Kalin Arroyo



Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

INFORME DE APROBACION
TESIS DE DOCTORADO

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

Magaly del Carmen Rivero Gutiérrez

ha sido aprobada por la Comisión Informante como requisito de tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias con Mención en Biología, en el examen de defensa de Tesis rendido el día 30 de Abril de 1991.

Patrocinante de Tesis:

Dr. Mary K. Arroyo

Mary S. Kalini de Arroyo

Comisión Informante de Tesis

Dr. Juan Armesto

Juan J. Armesto

Dr. Alicia Hoffmann

Alicia Hoffmann

Dr. Luis Corcuera

Luis Corcuera

Dr. Italo Serey

I. Serey



[Handwritten signature]

A GABRIEL
Y
A MIS HIJAS
ANA MARIA Y CLAUDIA



FINANCIAMIENTO

Esta tesis se realizó gracias al financiamiento otorgado por las siguientes instituciones : Dirección de Investigación y Desarrollo (Proyecto RS 82-27 y RS 85-42, M. Rivero), al Fondo Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (Proyecto 1041/85, M. Rivero) además, al financiamiento parcial del proyecto Fondecyt 1177/88 (M.T.Arroyo) y a la National Geographic Society, Grant No 3198-85 (M.T. Arroyo).



AGRADECIMIENTOS

Mis más sinceros agradecimientos a todas aquellas personas que hicieron posible la realización de esta tesis, en especial van mis agradecimientos:

- A la Dr. Mary Kalin Arroyo, profesor patrocinante de esta tesis.

- A la dirección del Instituto de Botánica de la Universidad Austral de Chile y a todos sus docentes.

- A la Dr. Miren Alberdi L. por todo su apoyo y comprensión en los momentos difíciles además, fue quien facilitó el computador que redujo enormemente el desarrollo de la parte escrita de esta tesis.

- A los estudiantes del Instituto de Botánica en especial a Ana María Humaña por su constante colaboración ya sea en los trabajos de terreno o en el laboratorio.

- A todo el personal administrativo y personal auxiliar del Instituto de Botánica de la Universidad Austral de

Chile.

- A Lionel Salinas por su apoyo y comprensión al facilitarme los prismáticos para el trabajo de terreno.

- A los estudiantes de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile: Miriam Díaz, Alejandro Peñaloza, Bárbara Saavedra, Enrique Estrada, Boris Oliva, Pedro León. En forma especial van mis agradecimientos a Cecilia Smith por todo el apoyo que me brindó.

- A todo el personal administrativo y auxiliar del Laboratorio de Botánica de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, en especial a Oriana Zamora.

- A toda la familia Ordóñez-Faúndez por todo su apoyo y constante estímulo en los momentos más difíciles, desde los inicios de este trabajo de perfeccionamiento.

INDICE GENERAL

INDICE DE TABLAS.....	xi
INDICE DE FIGURAS.....	xviii
INDICE DE ANEXOS.....	xxi
RESUMEN.....	xxii
ABSTRACT.....	xxvii
I. INTRODUCCION GENERAL.....	1
I.1. SISTEMAS DE REPRODUCCION EN LAS PLANTAS.....	2
I.1.a. Sistemas de Incompatibilidad Genética.....	2
- Sistema heteromórfico de incompatibilidad.....	3
I.1.b. Dimorfismo Sexual.....	3
I.1.c. Autocompatibilidad Genética.....	4
I.1.d. Agamospermia.....	5
I.2. FACTORES QUE DETERMINARIAN LOS SISTEMAS DE REPRODUCCION EN LAS COMUNIDADES.....	6
I.2.a. Factores Extrínsecos.....	6
I.2.b. Factores Intrínsecos.....	9

I.3.	ESTUDIOS COMPARATIVOS DE LOS SISTEMAS DE REPRODUCCION AL NIVEL COMUNITARIO.....	12
I.4.	OBJETIVO GLOBAL DE LA TESIS.....	14
I.5.	OBJETIVOS ESPECIFICOS DE LA TESIS.....	17
I.6.	DESARROLLO DE LA TESIS.....	19
II.	AREA DE ESTUDIO.....	20
II.1.	ANTECEDENTES FITOSOCIOLOGICOS DE LAS AREAS DE ESTUDIO.....	23
II.1.a.	Asociación Dombeyo - Eucryphietum (OBERDORFER 1960).....	24
II.1.b.	Asociación Myrceugenello - Fuchsietum.....	32
II.2.	CLIMA.....	34
III.	PATRONES DE FLORACION Y FRUCTIFICACION.....	41
III.1.	INTRODUCCION.....	41
III.2.	METODOS.....	46
III.3.	RESULTADOS.....	49
III.3.a.	Floración.....	49
III.3.a.i.	Bosque Valdiviano.....	49
	- Temporada y periodicidad de floración.....	49
	- Duración de floración de las especies.....	62
III.3.a.ii.	Zona de Alta Montaña.....	65
	- Temporada y periodicidad de floración.....	65
	- Duración de floración de las especies.....	71
	- Comparación de las dos comunidades.....	71
III.3.b.	Fructificación.....	74

III.3.b.i.	Bosque Valdiviano.....	74
	- Temporada de fructificación.....	74
	- Duración de la fructificación de las especies.....	75
III.3.b.ii.	Zona de Alta Montaña.....	80
	- Temporada de fructificación.....	80
	- Duración de la fructificación de las especies.....	80
	- Comparación entre las dos comunidades.....	85
III.3.c.	Relación con Parámetros Climáticos.....	88
III.4.	DISCUSION.....	90
IV.	POLINIZACION EN EL BOSQUE VALDIVIANO Y EN LA ZONA DE ALTA MONTANA.....	98
IV.1.	INTRODUCCION.....	98
IV.1.a.	Objetivos Específicos.....	103
IV.2.	METODOS.....	104
IV.2.a.	Anemofilia.....	104
IV.2.b.	Polinización Biótica.....	104
IV.3.	RESULTADOS.....	108
IV.3.a.	Anemofilia.....	108
IV.3.a.i.	Bosque Valdiviano.....	108
IV.3.a.ii.	Zona de Alta Montaña.....	108
IV.3.b.	Polinización Biótica.....	109
IV.3.b.i.	Bosque Valdiviano.....	109
IV.3.b.ii.	Zona de Alta Montaña.....	118

IV.3.c.	Intensidad de Visitas y Tasa de Visitas.....	126
IV.3.d.	Variación Estacional en la Intensidad de Visita y Tasa de Visita.....	130
IV.4.	DISCUSION.....	134
V.	SISTEMAS DE REPRODUCCION EN EL BOSQUE VALDIVIANO Y EN LA ZONA DE ALTA MONTANA.....	140
V.1.	INTRODUCCION.....	140
V.1.a.	Estado Actual de Conocimientos de los Sistemas de Reproducción en Comunidades.....	141
V.1.b.	Asignación de Biomasa en Flores Según Sistemas de Reproducción.....	144
V.1.c.	Objetivos Especificos.....	146
V.2.	METODOS.....	148
V.2.a.	Análisis de Sexos.....	149
V.2.b.	Cruzamientos Experimentales.....	149
	- Autopolinización manual (I).....	151
	- Polinización cruzada manual (II).....	152
	- Autopolinización automática (III).....	154
	- Agamospermia obligada (IV).....	155
	- Criterios de incompatibilidad genética.....	156
	- Fecundidad (V).....	156
V.2.c.	Asignación de Biomasa en las Partes Florales.....	157
V.3.	RESULTADOS.....	160
V.3.a.	Sistemas Sexuales.....	160
	- Bosque Valdiviano.....	160

	- Zona de Alta Montaña.....	167
	- Incidencia de la dioecia según forma de vida en ambas comunidades.....	168
V.3.b.	Sistemas de Reproducción en Especies Hermafroditas.....	170
	- Detalle de los experimentos del Bosque Valdiviano.....	170
	- Detalle de los experimentos de la Zona de Alta Montaña.....	204
V.3.c.	Incidencia de la Autoincompatibilidad Genética en las dos Comunidades.....	232
	- Bosque Valdiviano.....	232
	- Zona de Alta Montaña.....	238
V.3.d.	Comparación de la Incidencia de la Autoincompatibilidad Genética de las dos Comunidades.....	243
V.3.e.	Relación entre Frecuencia de Autoincompatibili- dad Genética y Forma de Vida.....	246
V.3.f.	Estimación de la Xenogamia en la Flora Total de las Comunidades.....	249
V.3.g.	Asignación de Biomasa en Estructuras Florales y su Relación con el Sistema de Reproducción.....	249
V.3.h.	Fecundidad.....	251
V.3.i.	Patrones de Floración y Fructificación en Especies con Diferentes Sistemas de Reproducción.....	255

V.4.	DISCUSION.....	263
VI.	CONCLUSIONES.....	273
VII.	BIBLIOGRAFIA.....	278

INDICE DE TABLAS

Tabla	1. Características de la floración en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña, 40°S, Chile.....	59
Tabla	2. Características de la fructificación en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña, 40°S, Chile.....	78
Tabla	3. Comparación de la duración del período de fructificación en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña.....	79
Tabla	4. Presencia de las diferentes familias de polinizadores en las especies vegetales del Bosque Valdiviano.....	114
Tabla	5. Proporciones de visitas efectuadas por diferentes órdenes de antófilos a especies del Bosque Valdiviano.....	115
Tabla	6. Espectro de polinización biótica del Bosque Valdiviano.....	117
Tabla	7. Presencia de las diferentes familias de polinizadores en las especies vegetales de la Zona de Alta Montaña.....	122
Tabla	8. Proporciones de visitas efectuadas por diferentes órdenes de antófilos a especies de la Zona de Alta Montaña.....	123
Tabla	9. Espectro de polinización biótica de la Zona de Alta Montaña.....	124
Tabla	10. Comparación de la intensidad de visita y tasa de visita por flor en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña.....	127
Tabla	11. Resumen de la prueba de Wilcoxon aplicado a las observaciones efectuadas a diferentes temperaturas en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña	129
Tabla	12a. Comparación de la tasa promedio mensual de	

	visita en el Bosque valdiviano..	131
Tabla 12b.	Comparación de la tasa promedio mensual de visita en la Zona de Alta Montaña.	131
Tabla 13a.	Tasa de visita e intensidad de visita (medida y estimada) en el Bosque Valdiviano.	133
Tabla 13b.	Tasa de visita e intensidad de visita (medida y estimada) en la Zona de Alta Montaña.	133
Tabla 14.	Sistemas sexuales en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña, latitud 40° S, Chile.	161
Tabla 15.	Fertilidad de los sexos hermafrodita y femenino en algunas especies ginodioicas.	165
Tabla 16.	Comparación de la incidencia de la dioecia en especies leñosas versus herbáceas en el Bosque Valdiviano y en la Zona de Alta Montaña.	169
Tabla 17.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Elytropus chilensis</u> (A. DC.) Muell.-Arg. (APOCYNACEAE).	171
Tabla 18.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Berberis buxifolia</u> Lam. (BERBERIDACEAE).	171
Tabla 19.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Berberis darwinii</u> Hook. (BERBERIDACEAE).	173
Tabla 20.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Coriaria ruscifolia</u> L. (CORIARIACEAE).	173
Tabla 21.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Caldcluvia paniculata</u> (Cav.) D. Don (CUNONIACEAE).	176
Tabla 22.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Desfontainia spinosa</u> R. et P. (DESFONTAINIACEAE).	176
Tabla 23.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Eucryphia cordifolia</u> Cav. (EUCRYPHIACEAE).	177
Tabla 24.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Dysopsis glechomoides</u> (A. Rich.) Muell.-Arg. (EUPHORBIACEAE).	177
Tabla 25.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Azara lanceolata</u> Hook. f. (FLACOURTIACEAE).	179

Tabla 26.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Asteranthera ovata</u> (Cav.) Hanst. (GESNERIACEAE).....	179
Tabla 27.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Mitraria coccinea</u> Cav. (GESNERIACEAE).....	181
Tabla 28.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Gunnera tinctoria</u> (Mol.) Mirb. (GUNNERACEAE).....	181
Tabla 29.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Loasa acerifolia</u> Domb. ex A.L. Juss. (LOASACEAE).....	184
Tabla 30.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Amomyrtus luma</u> (Mol.) Legr. et Kaus (MYRTACEAE).....	184
Tabla 31.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Luma apiculata</u> (DC.) Burret (MYRTACEAE).....	185
Tabla 32.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Myrceugenia planipes</u> (H. et A.) Berg. (MYRTACEAE).....	185
Tabla 33.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Fuchsia magellanica</u> Lam. (ONAGRACEAE).....	187
Tabla 34.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Ercilla syncarpellata</u> Nowicke (PHYTOLACACEAE).....	187
Tabla 35.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Embothrium coccineum</u> J.R. et G. Forster (PROTEACEAE).....	189
Tabla 36.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Ranunculus minutiflorus</u> Bert. ex Phil. (RANUNCULACEAE).....	189
Tabla 37.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Ranunculus repens</u> L. (RANUNCULACEAE).....	191
Tabla 38.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Rubus radicans</u> J.E. Sm. (ROSACEAE).....	191
Tabla 39.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Leptostigma arnottianum</u> Walp. (RUBIACEAE).....	193
Tabla 40.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Nertera granadensis</u> (Mutis ex L. f.) Druce (RUBIACEAE).....	193
Tabla 41.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Chry-</u>	

	<u>sosplenium valdivicum</u> Hook. (SAXIFRAGACEAE).....	195
Tabla 42.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Escallonia rosea</u> Griseb. (SAXIFRAGACEAE).....	195
Tabla 43.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Escallonia rubra</u> (R. et P.) Pers. (SAXIFRAGACEAE).....	196
Tabla 44.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Calceolaria crenatiflora</u> Cav. (SCROPHULARIACEAE).....	196
Tabla 45.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Calceolaria dentata</u> R. et P. (SCROPHULARIACEAE).....	198
Tabla 46.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Calceolaria tenella</u> Poepp. (SCROPHULARIACEAE).....	198
Tabla 47.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Solanum valdiviense</u> Dunal (SOLANACEAE).....	200
Tabla 48.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Hydrocotyle marchantioides</u> Clos (UMBELLIFERAE)....	200
Tabla 49.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Urtica magellanica</u> Poir. (URTICACEAE).....	201
Tabla 50.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Rhaphithamnus spinosus</u> (A.L. Juss.) Mold. (VERBENACEAE).....	201
Tabla 51.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Drimys winteri</u> J.R. et G. Forster (WINTERACEAE).....	203
Tabla 52.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Alstroemeria aurantiaca</u> D. Don (AMARILLYDACEAE).....	203
Tabla 53.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Luzuriaga radicans</u> R. et P. (PHILESIACEAE).....	205
Tabla 54.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Berberis linearifolia</u> Phil. (BERBERIDACEAE).....	205
Tabla 55.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Berberis montana</u> Gay (BERBERIDACEAE).....	207
Tabla 56.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Berberis serrato-dentata</u> Lechler	

	(BERBERIDACEAE).....	207
Tabla 57.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Silene andicola</u> Gill. ex H. et A. (CARYOPHYLLACEAE).....	208
Tabla 58.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Adenocaulon chilense</u> Less. (COMPOSITAE).....	208
Tabla 59.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Eriqeron myosotis</u> Pers. (COMPOSITAE).....	210
Tabla 60.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Gamochaeta spiciformis</u> (Sch. Bip.) Cabr. (COMPOSITAE).....	210
Tabla 61.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Lagenifera hariotii</u> (Franchet) Dudley (COMPOSITAE).....	212
Tabla 62.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Macrachaenium gracile</u> Hook. f. (COMPOSITAE).....	212
Tabla 63.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Nassauvia ramosissima</u> DC. (COMPOSITAE).....	213
Tabla 64.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Perezia pedicularifolia</u> Less. (COMPOSITAE).....	213
Tabla 65.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Senecio bipontini</u> Wedd. (COMPOSITAE).....	215
Tabla 66.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Senecio chionophilus</u> Phil. (COMPOSITAE).....	215
Tabla 67.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Senecio subdiscoideus</u> Sch. Bip. ex Wedd. (COMPOSITAE).....	216
Tabla 68.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Senecio trifurcatus</u> (G. Forster) Less. (COMPOSITAE).....	216
Tabla 69.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Adesmia longipes</u> Phil. (FABACEAE).....	218
Tabla 70.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Adesmia retusa</u> Griseb. (FABACEAE).....	218
Tabla 71.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Embothrium coccineum</u> J. R. et G. Forster (PROTEACEAE).....	220

Tabla 72.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Ranunculus peduncularis</u> J.E. Sm. (RANUNCULACEAE).....	220
Tabla 73.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Acaena antarctica</u> Hook. f. (ROSACEAE).....	222
Tabla 74.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Acaena ovalifolia</u> R. et P. (ROSACEAE).....	222
Tabla 75.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Escallonia alpina</u> Poepp. ex DC. (SAXIFRAGACEAE).....	224
Tabla 76.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Tribeles australis</u> Phil. (SAXIFRAGACEAE).....	224
Tabla 77.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Euphrasia trifida</u> Poepp. ex Benth. (SCROPHULARIACEAE).....	225
Tabla 78.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Azorella incisa</u> (Griseb.) Wedd. (UMBELLIFERAE)....	225
Tabla 79.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Valeriana fonckii</u> Phil. (VALERIANACEAE).....	227
Tabla 80.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Valeriana lapathifolia</u> Vahl. (VALERIANACEAE)....	227
Tabla 81.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Drimys winteri</u> var. <u>andina</u> Reiche (WINTERACEAE).....	229
Tabla 82.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Sisyrinchium arenarium</u> Poepp. (IRIDACEAE).....	229
Tabla 83.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Chloraea gaudichaudii</u> Brongn. (ORCHIDACEAE).....	231
Tabla 84.	Cruzamientos experimentales efectuados en <u>Poa borchersii</u> Phil. (POACEAE).....	231
Tabla 85.	Resumen de los resultados en especies hermafroditas y catastro de las especies dioicas del Bosque Valdiviano.....	233
Tabla 86.	Incidencia de la autoincompatibilidad genética, autocompatibilidad genética, de especies parcialmente agamospérmicas y altamente agamospérmicas en el Bosque Valdiviano y Zona de	

	Alta Montaña.....	236
Tabla 87.	Resumen de los resultados en especies hermafroditas y catastro de las especies dioicas de la Zona de Alta Montaña.....	240
Tabla 88.	Incidencia de la incompatibilidad genética en relación a los otros sistemas de reproducción.....	247
Tabla 89.	Estimación de la frecuencia de xenogamia en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña.....	250
Tabla 90.	Comparación de la asignación de recursos en especies autocompatibles y autoincompatibles en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña.....	252
Tabla 91.	Comparación de asignación de recursos en especies autocompatibles y autoincompatibles del Bosque versus Zona de Alta Montaña.....	253
Tabla 92.	Fecundidad absoluta en especies xenógamas versus no-xenógamas en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña.....	254
Tabla 93.	Incidencia de la dioecia en especies leñosas a diferentes latitudes.....	264
Tabla 94.	Estimación de la incidencia de la xenogamia en especies leñosas en bosques tropicales y el bosque templado estudiado.....	266
Tabla 95.	Incidencia de la dioecia y estimación de la xenogamia en tres comunidades de altura.....	268
Tabla 96.	Fecundidad relativa en diferentes comunidades.....	271

INDICE DE FIGURAS

Fig. 1.	Area de estudio.....	22
Fig. 2.	Perfil de la vegetación de la Zona de Alta Montaña y del Bosque Valdiviano.....	26
Fig. 3a.	Temperaturas máximas y mínimas diarias del aire del área de Aguas Calientes.....	37
Fig. 3b.	Temperatura máxima y mínima del aire del área de Antillanca.....	39
Fig. 4.	Periodos de floración y fructificación en especies de la estación Bosque Valdiviano.....	51
Fig. 5.	Periodos de floración y fructificación en las especies de la estación Limite Arbóreo.....	53
Fig. 6.	Periodos de floración y fructificación en las especies de la estación Estepa Andina.....	55
Fig. 7.	Floración del Bosque Valdiviano.....	57
Fig. 8.	Frecuencia de especies en fase de floración.....	64
Fig. 9.	Floración en el Limite Arbóreo.....	67
Fig. 10.	Floración en la Estepa Andina.....	69
Fig. 11.	Temporada de floración y fructificación, y duración de esta fenofase en diferentes altitudes.....	73
Fig. 12.	Fructificación en el Bosque Valdiviano.....	77
Fig. 13.	Fructificación en el Limite Arbóreo.....	82
Fig. 14.	Fructificación en la Estepa Andina.....	84
Fig. 15.	Duración de la fructificación en especies con frutos secos y carnosos a diferentes altitudes.....	87

Fig. 16.	Duración promedio de floración por especies versus largo de la temporada de floración en diferentes comunidades en el mundo.....	94
Fig. 17.	Frecuencia de temperaturas registradas durante los periodos de observación de 10 minutos.....	111
Fig. 18.	Proporción de agentes visitantes por especie vegetal visitadas en algunas comunidades del Hemisferio Sur y Norte	137
Fig. 19.	Flores masculinas y femeninas en tres especies estudiadas.....	163
Fig. 20.	Porcentaje de especies según índice de autoincompatibilidad.....	245
Fig. 21.	Floración en el Bosque Valdiviano.....	257
Fig. 22.	Floración en el Limite Arbóreo.....	259
Fig. 23.	Floración en la Estepa Andina.....	261

INDICE DE FOTOS

- Foto 1. Vista general de la Zona de Alta Montaña, 40°S, Chile.....28
- Foto 2. Aspecto general de la Estepa Andina a los 1.200 m. s.n.m.....29
- Foto 3. Aspecto general del límite superior de la vegetación en la Zona de Alta Montaña.....29
- Foto 4. Vista general del Bosque Valdiviano.....30
- Foto 5. Detalle de las flores de Fuchsia magellanica Lam., especie común del borde del Bosque Valdiviano.....31
- Foto 6. Detalle de las flores de Weinmannia trichosperma Cav. Especie arborea del Bosque Valdiviano.....31

INDICE DE ANEXOS

Tabla	I.	Lista total de especies del Bosque Valdiviano ordenada por familia.	291
Tabla	II.	Lista total de especies de la Zona de Alta Montaña ordenada por familia.....	295
Tabla	III.	Valores promedio mensuales de temperatura (A) del Bosque Valdiviano de los años 1980 a 1989.....	298
Tabla	IV.	Especies del Bosque Valdiviano con resultados incompletos.....	299
Tabla	V.	Especies de la Zona de Alta Montaña con resultados incompletos.....	300
Tabla	VI.	Autores que han trabajado en la determinación del sistema de reproducción.....	301

RESUMEN

El objetivo central de este trabajo fue analizar el sistema de reproducción de una comunidad boscosa y una comunidad de altura, con el fin de comparar la incidencia de distintos sistemas de reproducción entre ambas comunidades y también con otras comunidades del resto del mundo, ya sean tropicales o templadas. Además, de establecer la importancia de los factores intrínsecos (mitosis) o extrínsecos (polinizadores) que influyen en la determinación y establecimiento de un determinado sistema reproductivo.

Mediante trabajos experimentales de terreno en ambas comunidades y durante un periodo mínimo de 2 años en cada una de ellas, se efectuaron las determinaciones de los sistemas de reproducción, registros de fenología y observaciones de la actividad de los polinizadores.

En el Bosque Valdiviano la temporada de floración

se extendió a lo largo de 11 meses, registrándose un desfase y secuencia temporal de la floración a través de todo el período. El máximo número de especies en flor se registró a fines de Noviembre e inicios de Diciembre. En cambio, en la Zona de Alta Montaña, el período de floración fue de 7 meses en el Límite Arbóreo y en la Estepa Andina fue de 4,5 meses, detectándose una marcada estacionalidad. El máximo número de especies en flor, se presentó a inicios del mes de Enero en el Límite Arbóreo y a mediados y fines de Enero para la Estepa Andina. La temporada de floración, se acortó en más del 50% en relación al Bosque Valdiviano. La duración promedio de la floración por especies disminuye con la altura siendo significativamente menor en la Estepa Andina, en relación al Bosque Valdiviano. La fase de fructificación, alcanzó un máximo entre Febrero y Marzo, fecha en que el 85% de las especies del bosque presentaron frutos. Algunas especies arbóreas presentaron fruto prácticamente todo el año. En cambio, arbustos y hierbas presentaron fruto durante 7,5 y 8 meses. En la Zona de Alta Montaña, la temporada de fructificación se extendió durante 11 meses. La máxima disponibilidad de frutos se encontró a finales de Enero y principios de Febrero cuando el 83,3% y el 93,0% de las especies del Límite Arbóreo y Estepa Andina respectivamente, se encontraban fructificando. Se estableció que el patrón de floración del Bosque Valdiviano es similar a los bosques tropicales, es decir, las especies

individuales tienden a presentar periodos de floración muy largos y la temporada de floración dura prácticamente todo el año. En cambio, la Zona de Alta Montaña se comporta en forma semejante a las comunidades de latitudes altas donde el promedio de duración de la floración es prácticamente igual al largo de la temporada de floración.

La anemofilia se presentó en un 22,1% de 68 especies analizadas en el Bosque Valdiviano. Las especies anemófilas registradas son 15 y pertenecen a 13 familias. Ninguna de estas especies es dominante en el bosque. En la Zona de Alta Montaña, de 76 especies el 32,9% de ellas son anemófilas y pertenecen a 12 familias.

Se identificó 50 especies de organismos antófilos, registrados en 27 especies de plantas, de ellos , 18 pertenecen al orden Hymenoptera, 19 al orden Diptera, 4 al orden Lepidoptera, 8 al orden Coleoptera y 1 al orden Apodiformes. En general, las flores de las especies del bosque son visitadas por especies de polinizadores de 2 o más órdenes, no registrándose especialización en la morfología floral. Considerando los tres criterios de análisis (presencia, orden más importante y orden más significativo), la melitofilia fue el mecanismo de polinización biótico más frecuente en el bosque, seguido en importancia por la miofilia. En la Zona de Alta Montaña,

del muestreo de 18 especies de plantas, se identificó 24 especies antófilas que incluyen 13 del orden Diptera, 7 del orden Hymenoptera, 3 del orden Lepidoptera y 1 del orden Apodiforme. Igual que en el Bosque Valdiviano, las especies vegetales fueron visitadas por 1 a 3 órdenes de agentes de polinización. En la Zona de Alta Montaña la miofilia fue el mecanismo de polinización biótico más frecuente. El aspecto más sobresaliente de la polinización en las dos comunidades estudiadas, es la baja riqueza de polinizadores en relación a otras comunidades templadas.

En las 73 especies del Bosque Valdiviano, 12 (12,4%) son dioicas o funcionalmente dioicas, 9 (12,3%) monoicas, 2 (2,7%) andromonoicas, 1 (1,4%) poligama, 1 (1,4%) tristilica y 48 (65,8%) especies hermafroditas monomórficas. En la Zona de Alta Montaña la diversidad de los sistemas sexuales fue menor. Se registró 12 (15,8%) especies dioicas, 5 (6,6%) monoicas, 1 (1,3%) distilica y 57 (75%) especies hermafroditas monomórfica. En la determinación de los sistemas de reproducción, del Bosque Valdiviano se obtuvo resultados confiables en 39 especies, de ellas el 35,9% son autoincompatibles. En la Zona de Alta Montaña, se obtuvo resultados confiables en 34 especies y de ellas, el 26,4% son autoincompatible. Al comparar la incidencia de la autoincompatibilidad genética en las dos comunidades estudiadas, se pudo establecer que no hubo

diferencia significativa. Se estableció que la frecuencia de autoincompatibilidad genética en las formas de vida herbácea fue menor en relación a la forma de vida leñosa. En cambio, en la Zona de Alta Montaña, no se encontró diferencias significativas en la incidencia de la autoincompatibilidad entre las dos formas de vida consideradas. La estimación de la xenogamia en las especies leñosas de ambas comunidades fue prácticamente igual, obteniéndose valores de 68,3% y 63,3% para el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña respectivamente. Sin embargo, se detectó una tendencia para más xenogamia en las especies herbáceas de la Zona de Alta Montaña. En relación a la asignación de biomasa en las estructuras florales, se pudo establecer que la asignación de biomasa total en las flores de especies autocompatibles y agamospérmicas no fue significativamente mayor que en las especies autoincompatibles. En la Zona de Alta Montaña, se registró asignación de biomasa significativamente mayor en las especies genéticamente autoincompatibles, tanto a nivel de la flor como en cada una de las estructuras florales. Sin embargo, en el Bosque Valdiviano se registró mayor asignación de biomasa en las estructuras masculinas de las especies autoincompatibles.

ABSTRACT

The main objective of this research was to analyze the reproductive system of a woody community and of an altitude community in order to contrast the greater or lesser incidence of the different reproductive systems of the two communities as well as to contrast them with those of other temperate or tropical communities in the world. The research also aimed at establishing the importance of the intrinsic and extrinsic factors which play a role in the determination of a specific reproductive system.

With a 2-year period as a minimum, the reproductive systems were determined, phenologies were registered and the activity of the pollinators was observed through in-the-field work and observations.

The flowering season in the Valdivian Forest lasted 11 months with a dephasing and temporal sequence of the

flowering throughout the season. The greatest number of flowering species was observed at the end of November and beginnings of December. The same situation however, was reduced to 4.5 months in the Andean Steepe and to 7 months in the Tree-Line, a marked seasonal period was observed in the High Mountain Zone. The greatest number of flowering species were observed at the beginning of January in the Tree-Line and in the middle and end of January in the Andean Steepe. The flowering season in the High Mountain Zone was 50% shorter than in the Valdivian Forest. Average duration of the flowering, per species, decreased with the altitude being it significantly lower in the Andean Steepe than in the Valdivian Forest. The fruit phase reached its maximum between February and March when 85% of the forest species had fruits. Some tree species were with fruits practically all the year whereas shrubs and herbs were with fruits only 7.5 to 8 months. In the High Mountain Zone, the fruit season lasted 11 months. Maximum availability of fruits occurred at the end of January and beginnings of February when 83.3% and 93% of the species in the Tree-Line and Andean Steepe respectively, had fruits. It was observed that the flowering pattern of the Valdivian Forest is similar to the pattern of the Tropical Forests. In other words, species tend to present very long flowering periods and the flowering seasons last almost all year. On the other hand, the High Mountain Zone behaves similarly to

communities of high latitudes where average duration of the flowering is practically the same as the length of the flowering season.

Anemophily was recorded in 22.1% of the 68 species analyzed in the Valdivian Forest. There were 15 anemophilous species which belong to 13 families. None of these species was dominant in the forest. In the High Mountain Zone there are 76 species, 32,9% of which are anemophilous belonging to 12 families.

50 entomophilous organisms were identified in 27 plant species. 18 of them belong to the Hymenoptera order, 19 to the Diptera, 4 to the Lepidoptera, 8 to the Coleoptera and 1 to the Apodiformes order. In general, the forest species received the visit of pollinator species belonging to two or more orders. No specialization was observed in the flower morphology. Taking into account the three criteria for analysis (presence, most important order, most significant order), the most frequent biotic pollination mechanism in the forest was melitophily followed in importance, by myophily. In the High Mountain Zone, from the sampling of 18 plant species 24 antophilous organism which include 13 members of the Diptera order, 7 of the Hymenoptera, 3 of the Lepidoptera and 1 of the Apodiforme order were determined. The same as in the

Valdivian Forest, the plant species received the visit of 1 to 3 orders of pollinators agents. Here, in the High Mountain Zone, myophilia was the most frequent biotic pollination mechanism. The most outstanding aspect related to polinization in the two communities under study was the low number of pollinator species in relation to other temperate communities.

Of the 73 species found in the Valdivian Forest 12 were dioecious or functionally dioecious, 9 were monoecious, 2 andromonoecious, 1 polygamous, 1 tristylous and 48 species were monomorphic hermaphrodites. In the High Mountain Zone, the diversity of sexual systems decreased. Here 12 dioecious species, 5 monoecious 1 distylous and 57 monomorphic hermaphrodite species were found. Reliable results were obtained in 39 species of which 35.9% were self-incompatible in determining the reproductive systems of the Valdivian Forest. In the High Mountain Zone, reliable results were obtained in 34 species, of which 26.47% were self-incompatible. There was no significant difference in the incidence of genetic self-incompatibility between the two communities studied. The frequency of genetic self-incompatibility was lower for the herbaceous life-forms than for the woody life-forms. However, in the High Mountain Zone, no significant difference was found between the two life-forms. Estimate of the xenogamia of

the woody species was almost the same for the two communities. The values registered were 68.26 and 63.25% for the Valdivian Forest and the High Mountain Zone respectively. However, a slight tendency towards more xenogamia was observed in the herbaceous species of the High Mountain Zone. Total biomass allocation to the flowers of the self-compatible and agamospermic species was not significantly higher than of the self-incompatible species. In the High Mountain Zone, allocation of biomass was significantly greater for the genetically self-incompatible species, both at the flower level and at each of the flower structures. In the Valdivian Forest however, greater biomass was allocated to the male structures of the self-incompatible species.

I.- INTRODUCCION GENERAL

El objetivo global de esta tesis, es explorar el rol relativo de los factores extrínsecos e intrínsecos en la determinación de los sistemas de reproducción, de dos comunidades templadas ubicadas en Chile, Sud-América.

Las plantas con semillas, a diferencia de los animales superiores, presentan una amplia gama de sistemas de reproducción que abarca desde la exogamia o alogamia obligada hasta la autogamia y la agamospermia (BAWA 1974, BAWA et al. 1985a). Tradicionalmente se ha considerado que los diferentes sistemas de reproducción, representan mecanismos para regular la variación genética al nivel poblacional (MATHER 1940). Con el cuestionamiento del concepto de "selección de grupos", los biólogos han buscado otras explicaciones para la evolución de los sistemas de reproducción que dependen de ventajas selectivas del individuo. El valor adaptativo de los múltiples sistemas de reproducción en las plantas con semillas y los factores selectivos que explicarían su evolución son temas que han preocupado a los botánicos, evolucionistas y ecólogos desde

que Charles Darwin publicó sus clásicas obras "The Effects of Cross- and Self-fertilisation in the Vegetable Kingdom" en 1876 y "The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species" en 1877. El rol de los polinizadores en la evolución de los sistemas de reproducción, sobre todo, es un tema que ha generado mucha controversia e hipótesis competitivas (WYATT 1983, ARROYO & SQUEO 1990).

I.1. SISTEMAS DE REPRODUCCION EN LAS PLANTAS

Los principales sistemas de reproducción que promueven la fecundación cruzada obligada o exogamia son la incompatibilidad genética y la dioecia. En cambio, en las especies genéticamente compatibles y agamospérmicas, y en algunas especies sexualmente dimórficas como las ginodioecias, la fecundación cruzada se manifiesta en menor o mayor grado, pero no es obligatoria.

I.1.a. Sistemas de Incompatibilidad Genética

La autoincompatibilidad genética, se encuentra en especies hermafroditas y se expresa a través, de la inhibición total de la germinación del grano de polen o en el crecimiento incompleto del tubo polínico, cuando hay identidad entre los alelos de incompatibilidad entre el donante y el receptor del grano de polen (DE NETTANCOURT 1977). En la mayoría de los casos el rechazo de los granos

de polen se efectúa en el nivel del estigma o en el nivel del estilo. Sin embargo, también se ha descrito la incompatibilidad genética tardía, en la cual el rechazo del grano de polen se presenta cuando comienza a entrar el tubo polínico en el micrópilo.

- Sistema heteromórfico de incompatibilidad

En los sistemas de autoincompatibilidad heteromórfico los alelos de incompatibilidad están ligados a diferencias reciprocas en la longitud de los estambres y estilos, y en algunos casos a heteromorfismo en la estructura de la exina (DULBERGER 1975), en el tamaño y número de granos de polen (ORNDUFF 1975), hasta en la forma de las papilas estigmáticas (PHILLIP & SCHOU 1981). El control genético es efectuado normalmente por 1 o 2 loci bialélicos (DE NETTANCOURT 1977). La esporádica distribución sistemática de la heterostilia y su ausencia en familias primitivas (GANDERS 1979), son factores que apoyan la idea que la incompatibilidad heteromórfica ha evolucionado en múltiples oportunidades independientes dentro de las Angiospermas.

I.1.b. Dimorfismo Sexual

En las especies dioecias, la fecundación cruzada

esta obligada dado que los gametos masculinos y femeninos se ubican en individuos separados. La dioecia se encuentra en 140 de las 320 familias de Angiospermas, abarcando tanto monocotiledóneas y dicotiledóneas (GIVNISH 1982), sin embargo, menos del 5% de los géneros de Angiospermas exhiben este sistema de reproducción. La dioecia de las Angiospermas es un sistema de reproducción convergente que ha evolucionado por cuatro vías distintas: desde la monoecia (LLOYD 1972), la heterostilia (ORNDUFF 1966; LLOYD 1979), la ginodioecia (ARROYO & RAVEN 1975) y la andromonoecia (RUIZ & ARROYO 1978). Las condiciones de androdioecia (plantas masculinas y hermafroditas por separado), ginodioecia (plantas femeninas y hermafroditas por separado) y trioecia (plantas femeninas, masculinas y hermafroditas por separado) son menos frecuentes en las Angiospermas. Con estos sistemas, teóricamente, puede encontrarse tanto fecundación cruzada y autofecundación dentro de la misma especie. Sin embargo, se ha visto que las plantas hermafroditas en las especies androdioecias, ginodioecias y trioecias son con frecuencia funcionalmente masculinas (ejm. ARROYO & RAVEN 1975).

I.1.c. Autocompatibilidad Genética

Mutaciones en el locus de incompatibilidad genética producen plantas autocompatibles en que la autofecundación es genéticamente posible. La tasa espontánea de mutación

que confiere la autocompatibilidad genética varía desde 0,2 a 4,3 mutaciones por 1 millón de granos de polen (DE NETTANCOURT 1977). Según STEBBINS (1974), el cambio de exogamia obligada a autofecundación predominante ha sido una de las vías evolutivas más recurrentes en las Angiospermas. El grado de autogamia en las especies autocompatibles, dependerá de la proximidad de los estigmas y anteras, la sincronización de la dehiscencia de las anteras, la receptividad de los estigmas y el grado de autoincompatibilidad residual (FRANKEL & GALUN 1977). En general, las especies altamente autógamias poseen flores pequeñas, poco vistosas, con poco polen (WYATT 1983). El grado de autogamia más severa se encuentra en las especies cleistógamas. Las especies facultativamente autógamias presentan flores más grandes y vistosas, las que en muchos casos no difieren en aspecto de las flores de las especies autoincompatibles (CRUDEN & LYON 1985).

I.1.d. Agamospermia

Con la agamospermia ocurre la reproducción sin fecundación previa. Las semillas se producen por varias vías, como es a partir de la nucela arquesporrial o directamente del tejido esporofítico (CLAUSEN 1961, STEBBINS 1963). Se puede distinguir tres grados de agamospermia: la obligada, detectada en especies que desarrollan prácticamente todas las semillas en ausencia

del gameto masculino, la facultativa, en que se desarrollan semillas tanto por fecundación normal como apomicticamente. El tercer grado de agamosperma, se conoce como pseudogamia y son aquellos casos en que se requiere el estímulo de la polinización para desarrollar la semilla.

La agamosperma ha sido registrada en especies herbáceas y más aún en gramíneas (MUNTZING 1966). Árboles y arbustos apomicticos, han sido reportados en bosques tropicales del Sud-este de Asia por KAUR et al. (1978) y en el bosque húmedo tropical de Venezuela por SOBREVILA & ARROYO (1982).

I.2. FACTORES QUE DETERMINARIAN LOS SISTEMAS DE REPRODUCCION EN LAS COMUNIDADES

Las especies en las comunidades presentan variación en la expresión sexual, tamaño y duración de las flores, y en los periodos de floración. Esto a priori sugiere que los sistemas de reproducción que promueven la alogamia y autogamia no se distribuyen aleatoriamente. De hecho, se sabe que la frecuencia de incompatibilidad genética y dioecia es más alta en algunas comunidades que en otras (LLOYD 1980, ARROYO y SQUEO 1990).

I.2.a. Factores Extrinsecos

La hipótesis "fertility assurance" de DARWIN (1876) es el planteamiento que ha recibido más atención, entre las causas de la variación, en la frecuencia de especies xenógamas en las comunidades. Las plantas con sistemas de incompatibilidad genética o dioecia dependen para su reproducción de la disponibilidad de agentes de polinización, en tanto que muchas autocompatibles y las agamospérmicas pueden reproducirse sin la intervención de un agente de polinización. La disponibilidad de un polinizador biótico, enfocado desde la perspectiva de la planta, involucra tanto su presencia como su eficiencia en el transporte de los granos de polen, variables que a su vez están relacionadas con la abundancia general de los polinizadores en el medio y ciertos factores abióticos limitantes como la temperatura, velocidad del viento (ARROYO et al. 1985), y el grado de coevolución alcanzada entre los polinizadores y las plantas, expresado en el acoplamiento morfológico y de los ciclos biológicos de los dos protagonistas (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). El grado de coevolución determinaría la probabilidad de que el polen sea recolectado en la etapa precisa de antésis, y que sea depositado en el estigma de otro individuo de la misma especie.

Tal dependencia, de las especies xenógamas, por los agentes de polinización y la preponderancia de la polinización biótica en las angiospermas (FAEGRI & VAN DER

PIJL 1979), ha llevado a varios autores, empezando con DARWIN (1876), a sugerir que la autocompatibilidad genética y agamosperma serían favorecidas en ambientes en que los polinizadores son cuantitativamente escasos, o en circunstancias en que factores climáticos determinarían un grado de incertidumbre entre el acoplamiento de los patrones de floración y de emergencia de los agentes de polinización. LLOYD (1965) propuso que el desarrollo de razas autocompatibles en las poblaciones marginales áridas del género Leavenworthia, se debía a selección para genotipos con floración temprana y con la capacidad de producir semillas, antes del periodo de emergencia de los polinizadores. Muchos autores han notado que las poblaciones periféricas de especies continentales son más frecuentemente autogámas que las poblaciones centrales de la misma especie (ARROYO 1973, GRANT 1975, LEVIN 1975).

HAGERUP (1951) propuso que las condiciones climáticas en latitudes altas en el hemisferio norte, imponen un límite severo en el número de días del año, favorables para la actividad de insectos, llevando a la selección de la autogamia. BILLINGS (1974), utilizando un argumento paralelo, propuso que la autogamia y agamosperma podría esperarse entre las especies de alta montaña. En otra versión de la hipótesis de "fertility assurance", WYATT (1983) atribuyó la evolución de autogamia en Arenaria a la competencia por polinizadores entre especies del

género con flores pequeñas y poco atractivas, con especies con flores grandes y atractivas. Llevando estos argumentos al nivel comunitario, la frecuencia de dioecia e incompatibilidad genética, debería ser menor en comunidades donde existe una escasez de polinizadores, comparada con comunidades donde el último recurso es abundante.

I.2.b. Factores Intrínsecos

En contraposición a los proponentes de la hipótesis de "fertility assurance", LEDIG (1986) sugiere que los sistemas de reproducción en las plantas son influidos fuertemente por factores intrínsecos. Implícito en los argumentos de LEDIG (1986) es que la posibilidad de responder a fluctuaciones en las poblaciones de polinizadores a través, de la evolución de la autogamia puede ser muy limitada en algunos grupos de plantas.

Algunos autores han observado correlaciones entre el sistema de reproducción y forma de vida. RAVEN (1979) mostró que las especies arbustivas y hierbas perennes de la familia Onagraceae son facultativamente xenógamas, en tanto que las anuales son principalmente autógamas. ARROYO (1981) demostró que la frecuencia de la incompatibilidad genética es significativamente mayor en las especies leñosas que en las herbáceas de la familia Leguminosae - en

las hierbas perennes la frecuencia de incompatibilidad genética es intermedia entre las especies leñosas y las especies anuales. Aunque en estricto rigor, no se puede descartar que estas tendencias son el resultado de la presión de los polinizadores, puesto que no hubo control de las condiciones de polinización en estos estudios, tales correlaciones según LEDIG (1986) son consistentes con lo esperado con un aumento en el tamaño y longevidad de las plantas.

Los linajes de células que dan origen a los gametos en las plantas superiores experimentan numerosos ciclos de divisiones mitóticas antes de la etapa de meiosis, en que existen múltiples oportunidades para errores de copia de ADN (LEDIG 1986). La tasa de mutación por año podrá ser igual entre dos especies, pero el número total de mutaciones somáticas acumuladas antes de la reproducción depende del tamaño y longevidad de la especie. En las especies más grandes y más longevas, por lo tanto, la probabilidad de la expresión de mutaciones deletéreas sería mayor, los que a través de eventos de autofecundación, se expresarían produciendo aborto de semillas o mortalidad a nivel del embrión y o plántula. Debido entonces, a la "fuerte presión de mutaciones" en las especies longevas, en estas habría una selección continua contra la autofecundación, traduciéndose en una mayor frecuencia de la autoincompatibilidad genética y dioecia que en las especies

herbáceas. Las especies longevas o plantas de estrategia-K, por lo tanto serían las más incapacitadas a responder a fluctuaciones en los polinizadores mediante un cambio de sistema de reproducción.

I.3. ESTUDIOS COMPARATIVOS DE LOS SISTEMAS DE REPRODUCCION AL NIVEL COMUNITARIO

Para avanzar en el entendimiento del rol relativo de los diferentes factores que afectarían los sistemas de reproducción en las plantas, es indispensable diseñar estudios que proporcionen resultados más críticos que los que se conocen hasta la fecha. Los defensores de la hipótesis de "fertility assurance" han trabajado con especies individuales que en el momento de observación ya habían experimentado cambios de morfología floral que las hacen poco atractivas a los polinizadores, y por lo tanto las mediciones de reducciones de visitas en ellos no son concluyentes en lo que se refiere a su historia pasada (WYATT 1983, ARROYO & SQUEO 1990). Además, las especies seleccionadas, frecuentemente, son anuales que crecen en habitats abiertos donde la autogamia podría haber sido seleccionada por su aporte positivo, en un estrategia-r (LLOYD 1980, GRIME 1981). Una aproximación más esperanzadora, es comparar los sistemas de reproducción y niveles de fecundidad de las especies xenógamas y no-xenógamas de una variedad de comunidades vegetales. Si hay una tendencia regional de escasez de polinizadores, este debe revelarse tanto en las especies compatibles como incompatibles, y luego en la proporción relativa de especies xenógamas y no-xenógamas. Si por otra parte, factores intrínsecos son

más importante que factores extrínsecos, la frecuencia de los sistemas xenógamos dentro de una determinada forma de vida, debe mantenerse muy similar en las comunidades, a pesar de las diferencias notables en la disponibilidad de polinizadores. Si los polinizadores ejercen un efecto selectivo significativo en los sistemas de reproducción, no debería existir una correlación clara entre forma de vida y sistema de reproducción al nivel comunitario y existiría mucha variación entre comunidades en cuanto a la frecuencia de la incompatibilidad genética en una determinada forma de vida.

Hasta la fecha, la mayoría de los estudios experimentales de los sistemas de reproducción han sido efectuados en bosques tropicales (BAWA 1974, RUIZ & ARROYO 1978, SOBREVILA & ARROYO 1982, BULLOCK 1985, BAWA et al. 1985b) donde existe una gran riqueza y abundancia de polinizadores bióticos (FRANKIE et al. 1976, BAWA et al. 1985b). En cambio, existe poca información sobre los sistemas de reproducción de las comunidades templadas (ejm. POJAR 1974, ARROYO & SQUEO 1990) sobre todo en lo que se refiere a bosques. Los aumentos latitudinales en la frecuencia de anemofilia en los bosques del hemisferio norte (REGAL 1982, WHITEHEAD 1983) y sur (ARROYO no publicado) y en las comunidades de altamontaña del hemisferio del sur (ARROYO et al. 1981) proporcionan una evidencia indirecta de que la disponibilidad de polinizado-

res podría ser más limitada en las comunidades templadas respecto a las comunidades tropicales. Por lo menos, teóricamente, comparaciones entre la biología de la reproducción de comunidades templadas y tropicales tienen la potencialidad de proporcionar los tipos de contrastes necesarios para resolver el problema planteado.

I.4. OBJETIVO GLOBAL DE LA TESIS

El objetivo global de esta tesis es explorar el rol relativo de los factores extrínsecos e intrínsecos en la determinación de los sistemas de reproducción, de dos comunidades templadas ubicadas en Chile, Sud-América.

Las comunidades elegidas, para el desarrollo del objetivo global de esta tesis, son el Bosque Valdiviano y la Zona de Alta Montaña a los 40° latitud Sur en Chile, las que se estudiarán en detalle y luego se contrastarán con comunidades tropicales y de otras regiones de la zona templada. Se seleccionó dos comunidades puesto que la comparación entre estas, permite explorar el tema de interés en una escala geográfica más local, con la seguridad de comparar resultados basados en la misma metodología - una situación que es menos controlable cuando se hace comparaciones con datos de la literatura.

La elección particular del Bosque Valdiviano y la comunidad de Alta Montaña obedecía a la búsqueda de a). comunidades con una alta concentración de especies longevas, b). comunidades potencialmente contrastantes en cuanto a condiciones de polinización biótica y c). comunidades en que la polinización biótica se presente en todas las formas de vida.

En cuanto al primer requerimiento, el Bosque Valdiviano es una comunidad leñosa con pocas especies herbáceas y sin especies anuales. La Zona de Alta Montaña es una comunidad compuesta de pequeños arbustos longevos y hierbas perennes.

En lo referente al segundo requerimiento, el Bosque Valdiviano reúne elementos florísticos de la antigua flora subtropical y templada que se encontró en el sur de Sudamérica a partir del Cretácico-Terciario Inferior (ROMERO 1978, TRONCOSO et al. 1980), en tanto que la flora de la Zona de Alta Montaña es de edad Plioceno-Pleistoceno (SIMPSON 1979, ARROYO et al. 1983) lo que podría determinar niveles de integración entre planta y polinizadores mayores en el Bosque Valdiviano, puesto que el tiempo es una variable crítica para la coevolución (EASTOP 1981). La temperatura, un factor crítico para la actividad de los insectos (ARROYO et al. 1985), sería más baja en la Zona de Alta Montaña que en el Bosque Valdiviano situado a menor

altura, lo que nuevamente podría poner la Zona de Alta Montaña en desventaja para la mantención de los polinizadores. Por último, es probable que el periodo de actividad biológica tenga una mayor extensión en el Bosque Valdiviano que en la Zona de Alta Montaña que se mantiene cubierta por nieve en el invierno. Puesto que las plantas de la Zona de Alta Montaña podrían sobreponerse en mayor grado en sus periodos de floración que las especies del Bosque Valdiviano, las especies de plantas en la Zona de Alta Montaña podrían estar en desventaja y también en cuanto a la efectividad de las visitas de los polinizadores. Todos estos factores podrían traducirse en menor número de visitas efectivas de polinizadores en la Zona de Alta Montaña que en el Bosque Valdiviano, y aún menos que en los bosques tropicales.

En cuanto al tercer requerimiento, la morfología floral de las especies del Bosque Valdiviano sugiere adaptación a vectores bióticos de polinización en especies herbáceas y arbóreas. De hecho JOHOW (1910) ha descrito ornitofilia en las especies Tristerix tetrandrus y Fuchsia magellanica. Para la Zona de Alta Montaña se ha mostrado que la polinización biótica es frecuente en las especies leñosas y herbáceas en otras latitudes en Chile (ARROYO et al. 1983, ARROYO et al. 1987).

ARMESTO et al. (1987), después del inicio de este

trabajo han mostrado que el Bosque Valdiviano se comporta de una manera parecida a algunos bosques tropicales en cuanto a la biología de dispersión. Una parte importante de este trabajo será ubicar el Bosque Valdiviano más precisamente entre los bosques templados y tropicales en cuanto a otras características reproductivas. Por otra parte ARROYO et al. (1985) mostraron que las tasas de visitas no varían significativamente entre 2300-3600 m de altitud en la Cordillera de los Andes en Chile Central. De modo que no se puede suponer de antemano que la probabilidad de visitas es menor en el Bosque Valdiviano que en las Zonas de Alta Montaña y en consecuencia, para la mejor interpretación de los resultados de los sistemas de reproducción es necesario investigar este punto.

1.5. OBJETIVOS ESPECIFICOS DE LA TESIS

Los objetivos específicos de esta tesis son:

1. Caracterizar la fenología de floración en el Bosque Valdiviano y en la Zona de Alta Montaña a los 40°S, Chile con el objetivo de ubicar las comunidades en un esquema general para las comunidades tropicales y templadas, y averiguar además, si las especies xenógamas y no-xenógamas de las comunidades ocupan espacios fenológicos diferentes.

2. Determinar la frecuencia de polinización biótica y las tasas de visitas en las dos comunidades.

3. Determinar mediante observaciones directas y experimentalmente los sistemas de reproducción en las dos comunidades, y caracterizar las especies en cada categoría en cuanto asignación de recursos en estructuras florales.

4. Comparar los niveles de fecundidad de las especies autoincompatibles y dioicas (xenógamas-obligadas) con las especies autocompatibles y agamospérmicas (xenógamas facultativas y no-xenógamas)

5. Comparar el espectro de sistemas de reproducción según forma de vida en las dos comunidades, y comparar los datos de las comunidades chilenas con información de otras latitudes, sobre todo las tropicales.

I.6. DESARROLLO DE LA TESIS

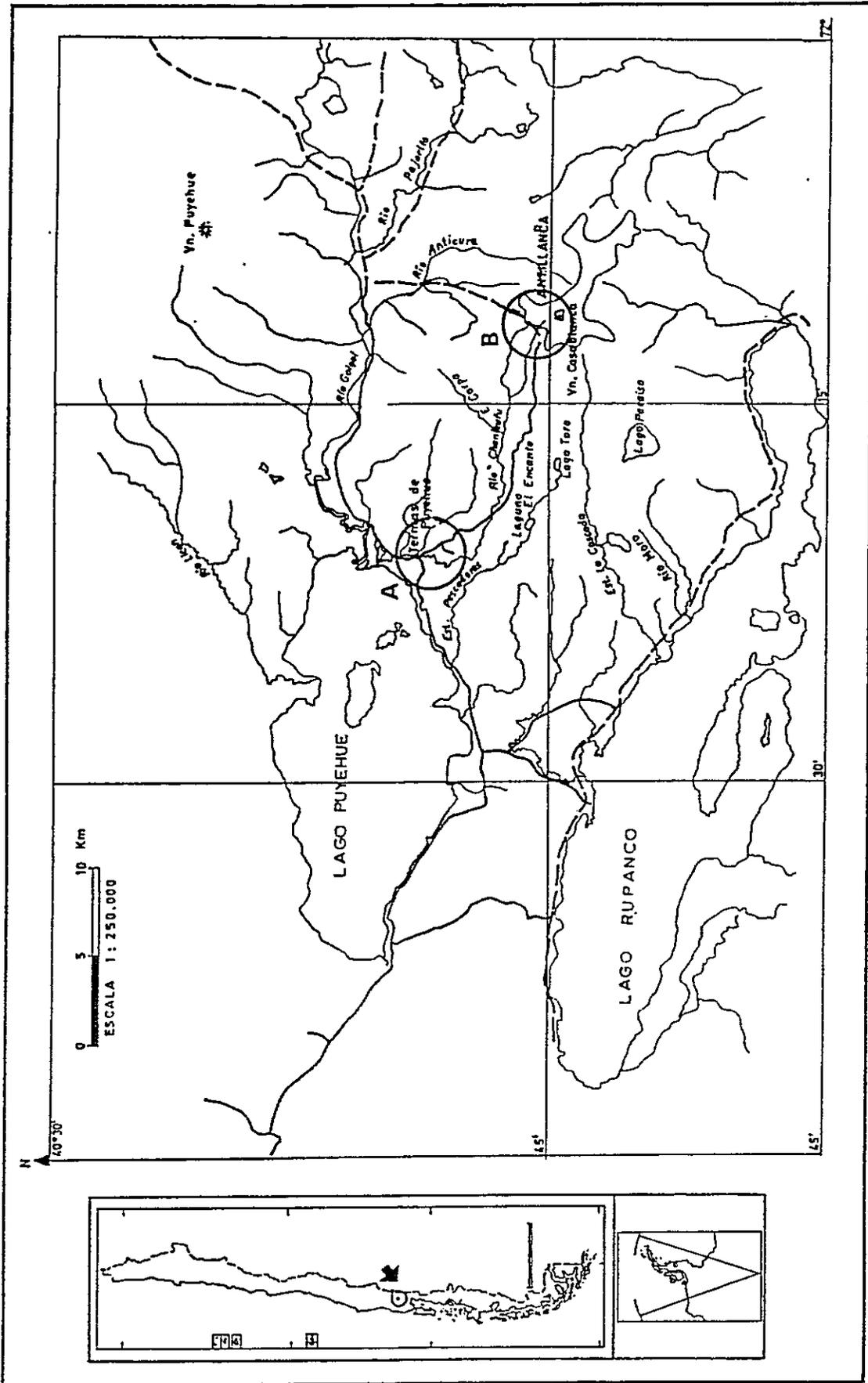
Debido a la amplitud de la tesis, en cada capítulo se presenta los antecedentes del tema particular del capítulo, la metodología, resultados y una discusión puntual de los resultados. Se presenta una discusión general de la investigación en el capítulo final de la tesis.

II. AREA DE ESTUDIO

Las comunidades vegetacionales consideradas en esta tesis (Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña) se encuentran a 40°S en los faldeos occidentales de la Cordillera de los Andes, X Región, Chile, en el Parque Nacional Puyehue (Fig. 1).

El Bosque Valdiviano estudiado, se ubica en la cercanía de las termas de Puyehue, 450 - 600 m.s.n.m., 40° 42' S - 72° 19' W. En este sector, el Bosque Valdiviano se desarrolla en cerros y quebradas con diferentes pendientes dando una gran diversidad de relieve al paisaje. El trabajo experimental y observacional se concentró en el área del Cerro Mirador y al oeste de Aguas Calientes. En el Cerro Mirador, se trabajó en la ladera de exposición norte a 1 Km al Sur de Aguas Calientes, en el sector localmente conocido como Derrumbes, a 1 Km al este de Aguas Calientes y en la laderas sur-este a 4 Km de Aguas Calientes. Los suelos bajo los márgenes del lago Puyehue

Fig. 1. Area de estudio. A: Bosque Valdiviano en el sector de "Termas de Puyehue" ($40^{\circ} 42'S - 72^{\circ} 19'W$) y B: Zona de Alta Montaña en el sector de Antillanca ($40^{\circ} 44'S - 72^{\circ} 12'W$).



son "trumaos" profundos y relativamente antiguos, de origen volcánico (DIAZ et al. 1959-1960). Desde fines del siglo pasado, el sector de Puyehue ha sido afectado muchas veces por erupciones volcánicas. La actividad volcánica más reciente fue en 1960, en esta ocasión, las cenizas del volcán Puyehue (distante 18 Km) llegaron hasta el valle de Antillanca depositándose una capa de cenizas de 10 - 25 mm (VEBLEN & ASHTON 1979).

La Zona de Alta Montaña estudiada se ubica en el valle de Antillanca a 1.000 - 1.600 m.s.n.m., 40° 44'S-72° 12' W. Incluye el límite arbóreo del bosque de Nothofagus pumilio y la zona andina propiamente tal, constituida por las formaciones herbáceas y arbustivas. El trabajo experimental y observacional, se concentró en las laderas de exposición sur-oeste, oeste y nor-oeste del volcán Casablanca que se encuentra en el cráter lateral de dicho volcán. Los suelos del volcán Casablanca están formados por escoria volcánica (PERALTA 1975, FREIBERG 1985). Por encima de los 1.200 m., el suelo es muy rudimentario, siendo de arena de escoria y grava (PERALTA 1975).

II.1. ANTECEDENTES FITOSOCIOLOGICOS DE LAS AREAS DE ESTUDIO

Numerosos investigadores han estudiado los bosques del Sur de Chile y su flora (PHILLIPPI 1881, NEGER 1899, HAUMAN 1916, SKOTTSBERG 1916, SCHMITHUSEN 1956, OBERDORFER

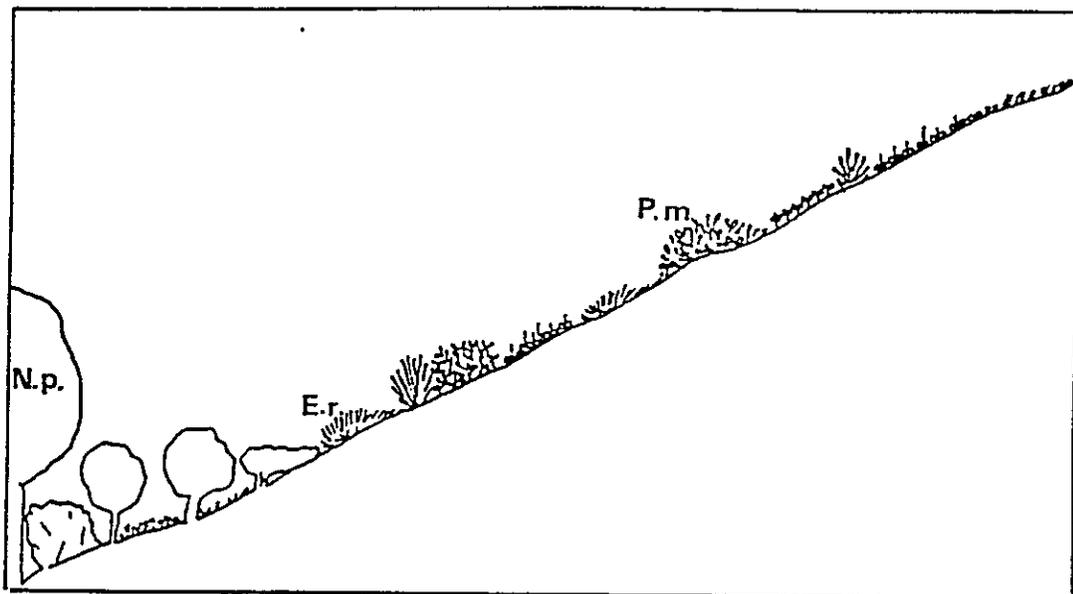
1960, VILLAGRAN et al. 1974, RAMIREZ 1978, MUÑOZ 1980, RAMIREZ 1982). SCHMITHUSEN (1956) divide los bosques del Sur de Chile en el Bosque Deciduo Meridional y Pluviselva Valdiviana ($40^{\circ} 45' - 43^{\circ} 20'S$), Pluviselva Norpatagónica ($43^{\circ} 45' - 47^{\circ} 30' S$) y Pluviselva Subantártica ($47^{\circ} 30'$ hasta el sur del continente). VEBLEN & SCHLEGEL (1982) proponen un esquema similar, reconociendo Pluviselva Valdiviana ($37^{\circ} 45' - 43^{\circ} 20' SO$), Pluviselva Norpatagónica ($43^{\circ} 20' - 47^{\circ} 30'S$) y Pluviselva Magallánica ($47^{\circ} 30'$ al sur del continente).

Aunque existen antecedentes de la fisionomía, flora, riqueza de especies y fitosociología en la Zona de Alta Montaña en Chile (VILLAGRAN 1982, ARROYO et al. 1984, 1988), aún no existe un esquema fitosociológico general. La zona de estudio ha sido recientemente estudiada por FREIBERG (1985).

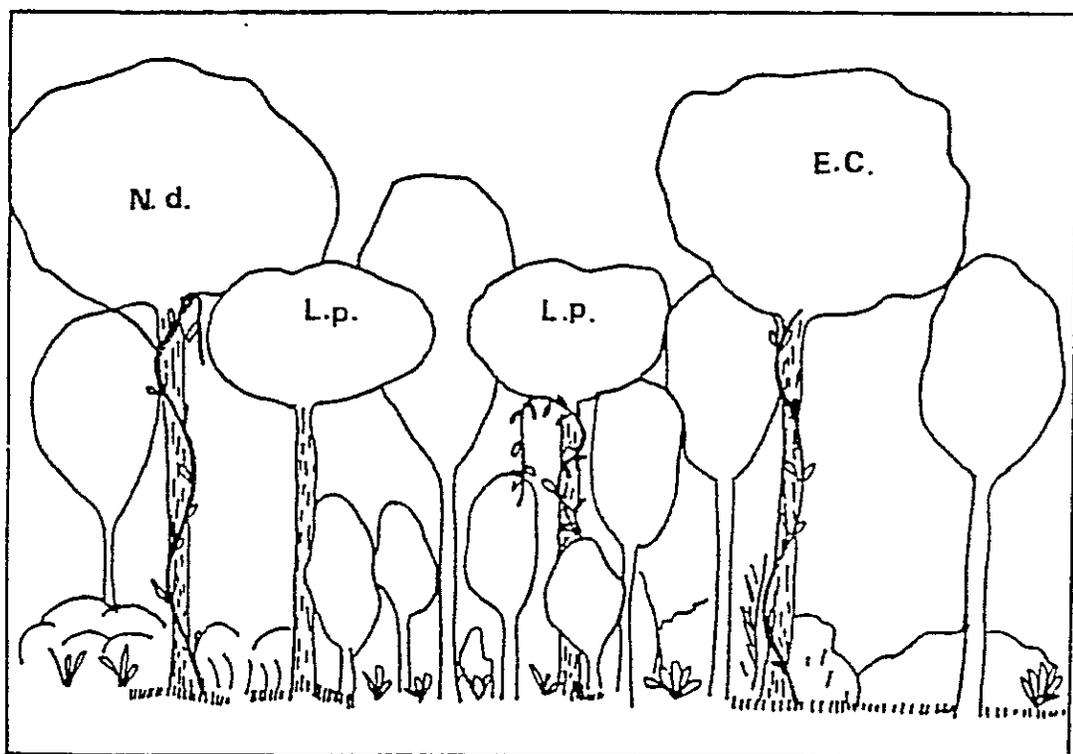
En el área de estudio el Bosque Valdiviano, está representado por dos asociaciones (RAMIREZ et al. 1983):

II.1.a. Asociación Dombeyo-Eucryphietum (OBERDORFER 1960. Esta asociación se caracteriza por una alta diversidad de especies leñosas, numerosas trepadoras y epifitos, y un estrato herbáceo florísticamente pobre y de baja cobertura. Consta de 4 estratos (árboles emergentes, árboles continuos, arbustos y herbáceas) (Fig. 2). Las

Fig. 2. Perfil de la vegetación de la Zona de Alta Montaña (a) y del Bosque Valdiviano (b) N.p. = Nothofagus pumilio, E.r. = Empetrum rubrum, P.m. = Pernettya myrtilloides, N.d. = Nothofagus dombeyi L.p. = Laurelia philippiana, E.c. = Eucryphia cordifolia.



a) ZONA DE ALTA MONTAÑA



b) BOSQUE VALDIVIANO

Foto 1. Vista general de la Zona de Alta Montaña, 40°S, Chile, tomada durante el mes de Marzo. Se destaca el límite arbóreo de Nothofagus pumilio a los 1100 m.s.n.m.

Foto 2. Aspecto general de la Estepa Andina a los 1200 m. s.n.m. Se destaca las especies Empetrum rubrum Vahl. ex Willd., Adesmia retusa Griseb., Chloraea gaudichaudii Brongn., Silene andicola Gill. ex H. et A.

Foto 3. Aspecto general del límite superior de la vegetación en la Zona de Alta Montaña Se observa Senecio bipontini Wedd. visitado por una especie de mariposa del género Yramea.

Foto 4. Vista general del Bosque Valdiviano, tomado desde el área de Derrumbes en Enero de 1987.

Foto 5. Detalle de las flores de Fuchsia magellanica Lam., especie común del borde del Bosque Valdiviano.

Foto 6. Detalle de las flores de Weinmannia trichosperma Cav. Especie arborea del Bosque Valdiviano.





2



3



4



5



6

especies que definen la asociación son los árboles Eucryphia cordifolia Cav., Nothofagus dombeyi (Mirb.) Oerst., Saxegothaea conspicua Lindl., Laurelia philippiana Looser, Luma apiculata (DC.) Burret, Caldcluvia paniculata (Cav.) D. Don (OBERDORFER 1960, BRIONES 1978, MUÑOZ 1980). Especies emergentes como E. cordifolia y N. dombeyi pueden llegar a 40 m de altura.

Entre las especies leñosas se destaca además Amomyrtus luma (Mol.) Legr. et Kaus., Lomatia ferruginea (Cav.) R. Br., Luma apiculata (DC.) Burret, Dasyphyllum diacanthoides (Less.) Cabr., Myrceugenia planipes (H. et A.) Berg, Rhaphithamnus spinosus (A. L. Juss.) Mold., Fuchsia magellanica Lam., Pseudopanax laetevirens (Gay) Franchet. Son muy abundantes los musgos epifitos (Weymouthia billardieri (Hep.) Broth., Dendroliqotrichum dendroides Cav., Porothamnium leuocaulon (C.M.) Fleisch.) que tapizan completamente los troncos de los árboles más viejos. Sobre ellos se puede encontrar todo un gradiente de variación de sinucias desde la base del tronco hasta el inicio de las ramificaciones (HAUMAN 1916). Entre las trepadoras más abundantes se encuentran: Mitraria coccinea Cav., Sarmienta repens R. et P., Hydrangea serratifolia (H. et A.) F. Phil.

II.1.b. Asociación Myrceugenello-Fuchsietum. Esta asociación se desarrolla como bosque de galería hasta los

600 m.s.n.m. y es florísticamente más pobre que el anterior. Consta de 3 estratos (arbóreo, arbustivo, herbáceo). En el estrato arbóreo predomina Luma apiculata (DC.) Burret, Laurelia philippiana Looser, Myrceugenia planipes (H. et A.) Berg. El estrato arbustivo es relativamente pobre predominando Azara lanceolata Hook. f., Rhaphithamnus spinosus (A. L. Juss.) Mold., Chusquea quila Kunth. En el estrato herbáceo Chrysosplenium valdivicum Hook., Ranunculus repens L., Nertera granadensis (Mutis ex L. f.) Druce son las especies más importantes, además de una gran cantidad de helechos (Lophosoria quadripinnata (J.F. Gmel.) C. Chr., Hypolepis rugosula (Labill.) J.E. Sm.). La lista completa de especies se encuentra en el Anexo Tabla I.

En la Zona de Alta Montaña considerada en nuestro estudio se encuentran las siguientes asociaciones. Al Limite Arbóreo, la vegetación corresponde a la asociación Anemone - Nothofagetum pumilionis (OBERDORFER 1960). Consta de un estrato arbóreo pobre en especies, un estrato arbustivo relativamente pobre y un estrato herbáceo bien desarrollado. El estrato arbóreo puede alcanzar 20 m de altura. El estrato arbóreo está formado por Nothofagus pumilio aunque en forma esporádica se puede encontrar Nothofagus betuloides (Mirb.) Oerst. En el estrato arbustivo se desarrolla Drimys winteri J. R. et G. Forster var. andina Reiche, Maytenus disticha (Hook. f.)

Urban, Embothrium coccineum J. R. et G. Forster, Ovidia andina (P. et E.) Meisn, Pernettya myrtilloides Zucc. ex Steud., Pernettya pumila (L. f.) Hook.

La Zona de Alta Montaña propiamente tal considerada en este estudio (1.000 - 1.600 m.s.n.m.) incluye las asociaciones Escallonietum alpinae, (descrito en la zona de matorral subandino), Erigeroni Pernettyetum y Dicranello - Pernettyetum (descrito en la zona de matorral enano) y Nassauvietum revolutae, Azorelletum incisae en sectores más altos con vegetación en cojines. La asociación Escallonietum alpinae se encuentra a continuación del límite arbóreo, llegando hasta los 1.200 m.s.n.m. Las restantes asociaciones mencionadas forman un mosaico sobre los 1.100 m. La lista completa de especies se encuentra en el Anexo Tabla II.

II.2. CLIMA

En el área de Aguas Calientes, lugar del Bosque Valdiviano estudiado y controlado por la Corporación Nacional Forestal (CONAF) se encuentra la estación meteorológica dependiente del Instituto de Geociencias de la Universidad Austral de Chile. Los datos registrados diariamente son publicados en el Boletín Meteorológico Bimensual del Instituto de Geociencias. Según los datos

promedio registrados de los años 1985, 1986, 1987, se desprende que la temperatura media del mes más cálido es de $13,8^{\circ}$ C y que corresponde al mes de Enero, la media del mes más frío es de $5,4^{\circ}$ C que corresponde al mes de Julio. La oscilación térmica es moderada, lo que se refleja en el promedio anual de $9,1^{\circ}$ C (Fig. 3a). La humedad relativa media registrada en el mes más cálido es de 77% y en el mes más frío de 93%. El viento predominante es de dirección W. Durante los meses de Mayo, Septiembre, Octubre se registran fuertes heladas. En Aguas Calientes llueve durante los 12 meses del año, aunque durante los meses de verano cae lluvia en menor cantidad (16,6%). La nubosidad es alta, situación que conduce a mantener la humedad relativa. Además, debido a la abundante vegetación, el vapor de agua se condensa sobre la superficie de las plantas. La fuerza del viento en este lugar es bastante moderada por el efecto protector de los cerros, a diferencia de sitios que son más expuestos como es el caso de la Zona de Alta Montaña. La precipitación promedio anual registrada es de 3.970 mm (CONAF años 1985 - 1987).

El clima de la Zona de Alta Montaña (Antillanca) se registró en 1985. Es más frío y húmedo que el de Aguas Calientes. La temperatura media para el mes más frío fue de $-0,92$ y la temperatura media para el mes más cálido fue de $14,50^{\circ}$ C (Enero) (Fig. 3b). Datos de precipitación son escasos. PUTNEY (1970) registró 5.633 mm. correspondiente a

Fig. 3a. Temperaturas máximas y mínimas diarias del aire del área de Aguas Calientes durante el año 1985. Fuente: CONAF, Aguas Calientes.

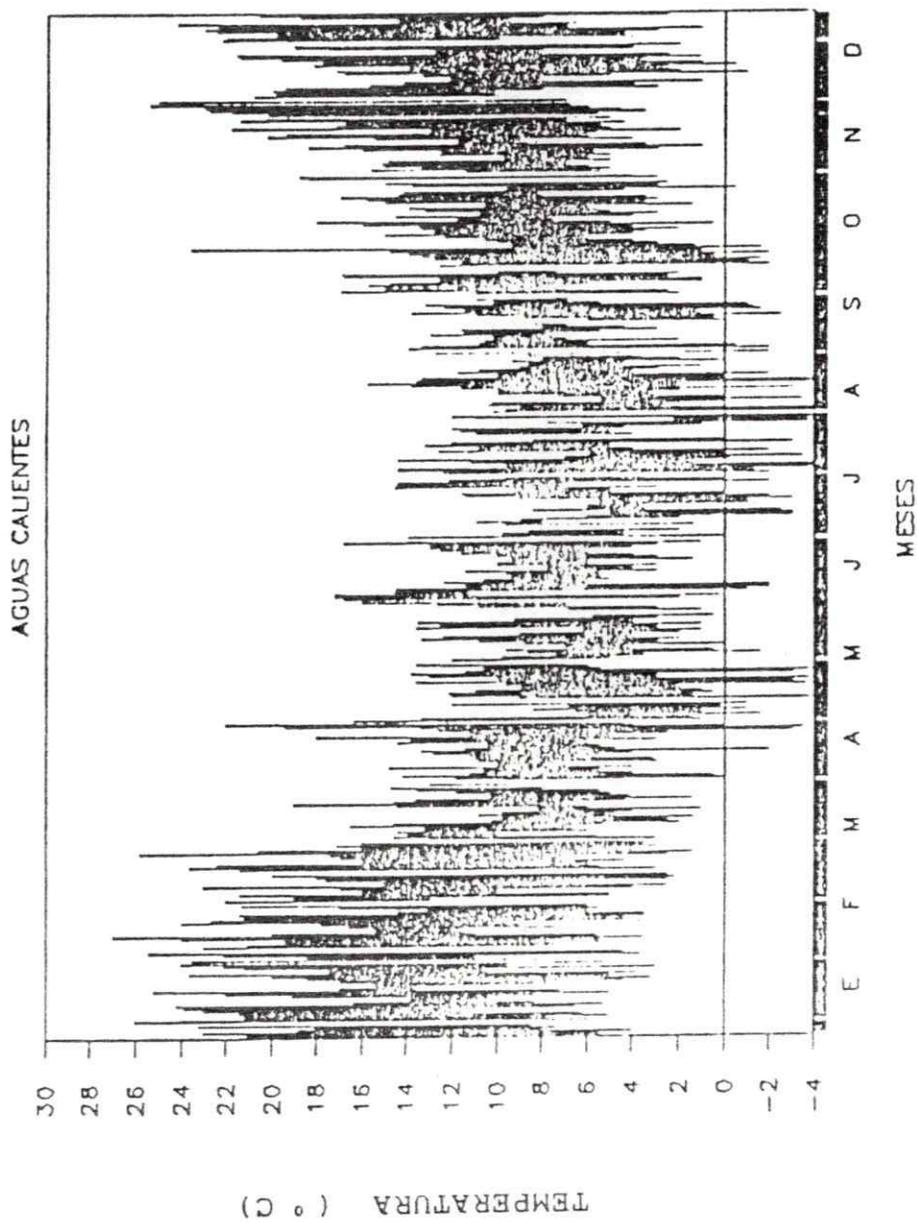
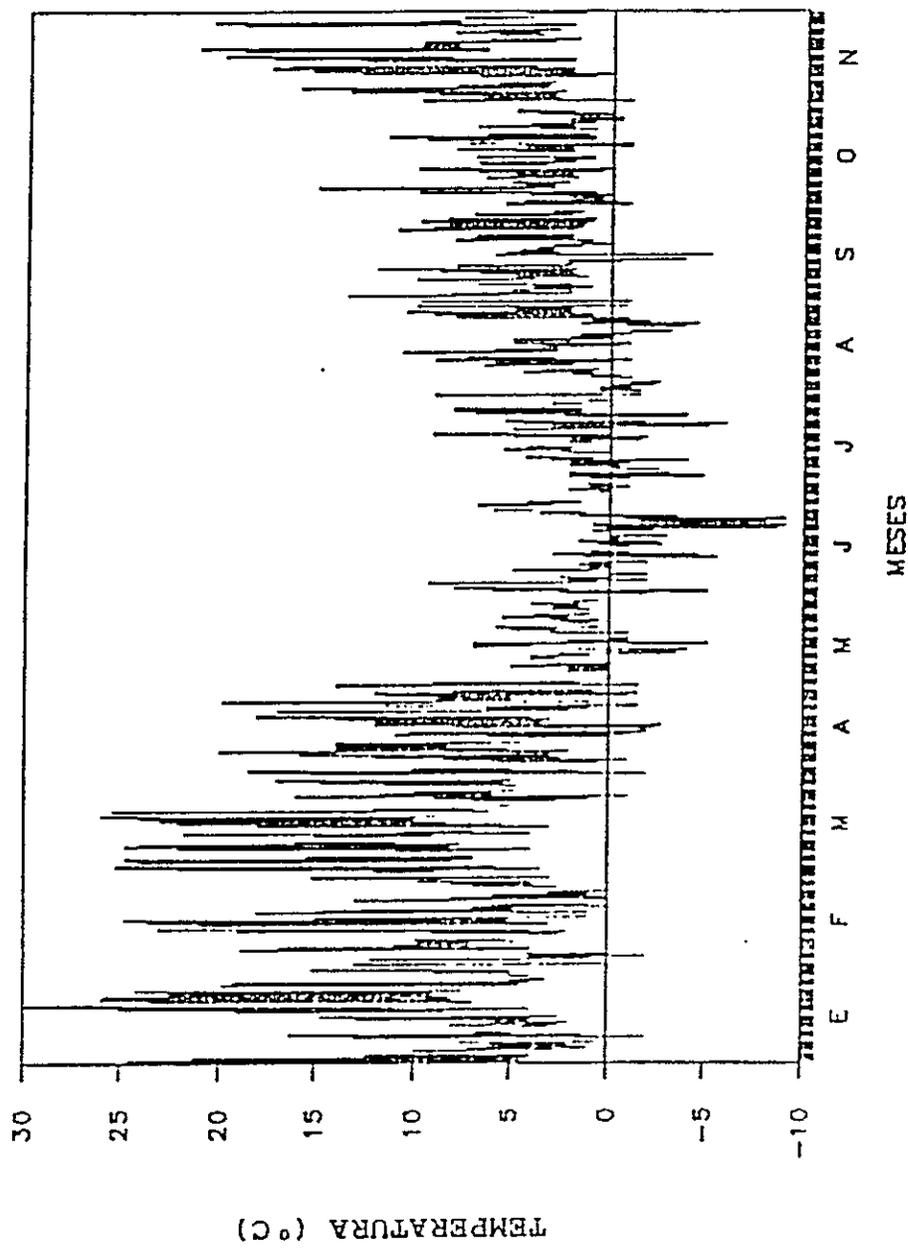


Fig. 3b. Temperatura máxima y mínima del aire del área de Antillanca a 1.000 m de altitud durante el año 1984.



la precipitación promedio de los años 1965 y 1966. La capa de nieve se mantiene desde Mayo a fines de Noviembre, desapareciendo durante los meses de verano. Se mantiene permanentemente por encima de los 1.400 - 1.500 m de altitud. Es frecuente la caída de nieve durante los meses de verano, situación que puede durar 1 ó 2 días.

El viento predominante durante los meses de invierno es NW, es el que caracteriza los periodos de lluvia. En cambio, durante los meses de verano es el viento S el que predomina, es frío y seco, caracteriza los periodos de buen tiempo. En forma ocasional aparecen los vientos llamados "Puelches"; éstos se forman debido a la localización de centros de alta presión en el Sur de Argentina. Estos vientos se desplazan a gran velocidad, son cálidos y secos. La nubosidad es alta y es frecuente que la Zona de Alta Montaña se encuentre cubierta de nubes, manteniendo un ambiente de alta humedad.

III. PATRONES DE FLORACION Y FRUCTIFICACION

III.1. INTRODUCCION

Uno de los aspectos más sobresalientes de las comunidades vegetales son los patrones de emergencia y caída de las hojas, floración y fructificación que ocurren anualmente. Las plantas presentan una notable variedad de patrones de floración y fructificación. Los individuos de las especies pueden florecer por periodos tan breves como un día, hasta periodos tan largos como un año (BAWA 1983). Pueden florecer una sola vez (unimodal) hasta varias veces (multimodal) al año y de una hasta varias veces durante el curso de su vida. Dicha variación en la floración a su vez, se refleja, en la fructificación, la cual además presenta sus propios componentes de variación debido a diferencias en la duración de maduración de los frutos mismos. Tales patrones fenológicos son característicos tanto de las latitudes templadas como las tropicales (PRIMACK 1985).

Donde se ha mantenido registros de datos para mas de un año (ejm. ARROYO et al., 1981; HELENURM & BARRETT 1987) la secuencia temporal de eventos se mantiene muy constante de un año a otro, aunque la fecha de inicio de la temporada puede variar de un año a otro.

La variación en los patrones de floración en una comunidad tiene múltiples implicaciones para la biología de la reproducción de las especies. Una temporada de floración corta, en que la floración esta limitada por factores fisiológicos (e.g. disponibilidad de agua; OPLER et al. 1976, STILES 1977, BORCHET 1980, 1983, temperatura, SCHWABE 1971; cobertura de nieve; ARROYO et al. 1981) determina niveles altos de sobreposición de los periodos de floración entre las especies componentes de la comunidad (BAWA 1983), lo cual podría disminuir la eficacia de los polinizadores en cuanto a la transferencia intraespecifica de polen, especialmente, si los polinizadores visitan varias especies de plantas indiscriminadamente (WASER 1978). Para disminuir este efecto, se ha propuesto que las especies visitadas por un mismo polinizador presentarían periodos de floración asincrónicos (HEINRICH 1976; WASER 1978). Sin embargo, la evidencia para desfaseamiento selectivos en los periodos de floración es muy débil (WASER 1978). También se ha observado una tendencia para periodos de floración muy cortos e intensos y secuencialmente

separados entre las especies arbóreas de algunos bosques tropicales estacionales en que la estación de floración es muy corta (FRANKIE, 1976). El acortamiento de la floración de las especies componentes y una floración más intensa tendría el efecto de reducir la sobreposición entre especies, y asegurar la llegada de los polinizadores. En bosques tropicales húmedos, los periodos de floración de las especies son muy largos y la intensidad de las floraciones baja (FRANKIE et al. 1974, BAWA 1983).

Por otra parte, especialmente en comunidades estacionales, se podrían esperar diferencias en los patrones de floración de las especies xenógamas y no-xenógamas. En un clima estacional, si se sitúa la fenofase de floración en el periodo climáticamente más propicio para la actividad de los polinizadores, la floración de las especies xenógamas es esperable en este periodo. FRANKIE et al. (1974), además, indicaron que la llegada de numerosos polinizadores a un individuo promueve una intensa competencia entre ellos, determinando así, el movimiento inter-individual- otra razón para esperar que la floración de las especies xenógamas, se concentre en aquella parte de la temporada de floración más propicia para la actividad de los polinizadores. Incluso se esperarían floraciones más cortas y más intensas en las especies xenógamas (FRANKIE et al. 1974). En cambio, en las especies

autógamas, donde el recurso polinizador es menos importante, se podría esperar menos concentración de floración en el periodo más propicio para la actividad de los polinizadores, y floraciones más largas y menos intensas.

KOCHMER & HANDEL (1986) han mostrado que los patrones de floración son muy resistentes a la selección natural, demostrando un alto grado de inercia filogenética. Visto desde esta perspectiva, para las especies que están obligadas a florecer al principio o al final de la temporada, bajo condiciones probablemente menos propicias para la polinización biótica, se podría esperar con mayor frecuencia la pérdida de incompatibilidad genética. Este efecto también podría producir mayor concentración de las especies incompatibles y dioicas en el periodo más propicio para la polinización biótica.

Si la floración de las especies autógamas fuera agrupada debería esperarse que esto ocurra en el principio de la estación permitiendo a las especies aprovechar las temperaturas mayores para la maduración de los frutos.

Para llegar a explorar la relación entre sistema de reproducción y los patrones fenológicos, en esta tesis se ha propuesto como primera meta a). caracterizar la

temporada y periodicidad de floración en el Bosque Valdiviano y en la Zona de Alta Montaña. b) caracterizar la duración de los periodos de floración de las especies en ambas comunidades. c) Al mismo tiempo nos apoyaremos en estos datos para llegar a una mejor comprensión de la ubicación del Bosque Valdiviano en particular, en relación a otros bosques tropicales y templados en cuanto a sus patrones fenológicos.

III.2. METODOS

Se efectuaron registros de los periodos de floración a lo largo de 12 meses en el Bosque Valdiviano en 1987-88 y en la Zona de Alta Montaña en 1984-85. Aunque conocimiento de los patrones de fructificación no es esencial para los plantamientos considerados en esta tesis, se aprovechó la oportunidad presentada de completar información sobre esta fenofase.

En el Bosque Valdiviano las especies estudiadas se ubicaron tanto en el interior del bosque como en su borde en los sectores Cerro Mirador y el área de los Derrumbes (ver Capítulo II). Para caracterizar adecuadamente la fenología de la Zona de Alta Montaña que abarca un rango altitudinal considerable, se consideraron estaciones a dos niveles de altura: a). Limite Arbóreo, 1.000-1.050m, y b). Estepa andina, 1.200-1.280 m. La estación Limite Arbóreo se ubicó en una ladera de exposición oeste en la vecindad del Refugio del Colegio Santa Marta de Osorno a unos 500 m del camino que conduce a la cima del Volcán Casablanca. La estación Estepa Andina se ubicó en la ladera de exposición suroeste del Volcán Casablanca, adyacente al andarivel de esquí y en el cráter lateral del volcán.

En el Bosque Valdiviano se trabajó con las 42 especies más comunes de la comunidad que incluía 12 especies de árboles, 10 arbustos, 8 trepadoras leñosas y 12 hierbas perennes. Entre los árboles se encuentran todas las especies dominantes (Laurelia philippiana, Myrceugenia planipes, Dasyphyllum diacanthoides, Eucryphia cordifolia, Luma apiculata, Caldcluvia paniculata) del bosque. No se consideraron especies arbóreas como Aextoxicon punctatum, Saxegothaea conspicua y Nothofagus obliqua que eran escasas en el lugar de estudio.

En la Zona de Alta Montaña se estudió 56 especies. De estas especies, 22 se encontraban únicamente en la estación Estepa Andina, 15 únicamente en la estación Limite Arbóreo, y 19 en ambas estaciones. Las 34 especies en la estación Limite Arbóreo incluyeron 11 arbustos y 23 hierbas perennes. Las 41 especies de la estación Estepa Andina incluyeron 12 especies arbustivas y 29 hierbas perennes.

En ambas comunidades, dependiendo de su abundancia, se marcaron 3-10 individuos de cada especie al principio del periodo de estudio. Para los árboles y arbustos se marcaron 3-5 ramas específicas en cada individuo. Se consideró que un individuo estaba en fase de floración cuando se encontró al menos 5 de las yemas en las ramas

marcadas (especies leñosas) o en el individuo total (hierbas) en flor. La fase de fructificación se inició, cuando sobre 5 de las flores presentaron el desarrollo inicial de frutos. Los registros se llevaron a cabo quincenalmente. En el Bosque Valdiviano se mantuvo registros durante un año entero, desde Agosto 1987 a Julio, 1988. En la Zona de Alta Montaña las observaciones se efectuaron durante el periodo sin cobertura permanente de nieve. En la estación Limite Arbóreo se iniciaron las observaciones en Septiembre 1984, terminando en Mayo, 1985. En la estación Estepa Andina se efectuaron observaciones desde Noviembre hasta Mayo del mismo año.

Se comparó los datos de floración con la temperatura y precipitación media (Bosque Valdiviano) y con la temperatura media (Zona de Alta Montaña). De este último lugar se cuenta con datos de 2 años de registro efectuados en el lugar de trabajo y en el Bosque Valdiviano se usaron datos de 10 años de registros de la Estación Meteorológica existente en el sector de Aguas Calientes (Ver anexo Tabla III).

III.3. RESULTADOS

Este capítulo se limita a caracterizar el periodo reproductivo y las fenofases reproductivas de las dos comunidades. El análisis de los periodos de floración según sistema de reproducción se dará a conocer más adelante en el Capítulo V.

La duración de las fenofases de floración y fructificación de cada especie estudiada en el Bosque Valdiviano y en la Zona de Alta Montaña se encuentra detallada en las Figuras 4 - 6. En ellas las especies están ordenadas secuencialmente, en primer término, de acuerdo con la fecha de inicio de floración y en segundo, con la fecha de inicio de fructificación.

III.3.a. Floración

III.3.a.i. Bosque Valdiviano

-Temporada y periodicidad de floración

En el Bosque Valdiviano la temporada de floración se extiende desde principios de Agosto hasta fines de Junio, abarcando así un periodo de 11 meses (Figs 4, 7a y

Fig. 4. Periodos de floración y fructificación en especies de la estación Bosque Valdiviano (450 m.s.n.m.). Los números 1 y 2 se refieren a las fechas quincenales de observación en cada mes. Las barras negras corresponden al periodo de floración y las líneas de punto al periodo de fructificación. Las especies estudiadas son: 1. Berberis buxifolia Lam., 2. Tristerix tetrandrus (R. et P.) Mart., 3. Berberis darwinii Hook., 4. Ranunculus repens L., 5. Rhaphithamnus spinosus (A. L. Juss.) Mold., 6. Amomyrtus luma (Mol.) Legr. et Kaus., 7. Ercilla sincarpellata Nowicke, 8. Azara lanceolata Hook. f., 9. Dysopsis glechomoides (A. Rich.) Muell.-Arg., 10. Ribes magellanicum Poir., 11. Urtica magellanica Poir., 12. Elytropus chilensis (A. DC.) Muell.-Arg., 13. Senecio cymosus Remy, 14. Chrysosplenium valdivicum Hook., 15. Gunnera tinctoria (Mol.) Mirb., 16. Loasa acerifolia Domb. ex A.L. Juss., 17. Laurelia philippiana Looser, 18. Luzuriaga radicans R. et P., 19. Aristotelia chilensis (Mol.) Stuntz, 20. Solanum valdiviense Dunal, 21. Fuchsia magellanica Lam., 22. Gaultheria phillyreifolia (Pers.) Sleumer, 23. Weinmannia trichosperma Cav., 24. Cotula scariosa (Cass.) Franchet, 25. Embothrium coccineum J.R. et G. Forster, 26. Asteranthera ovata (Cav.) Hanst., 27. Leptostigma arnottianum Walp., 28. Nertera granadensis (Mutis ex L.f.) Druce, 29. Rubus radicans Cav., 30. Sarmienta repens R. et P., 31. Buddleja globosa Hope, 32. Hydrangea serratifolia (H. et A.) F. Phil., 33. Drimys winteri J.R. et G. Forster, 34. Ranunculus minutiflorus Bert. ex Phil., 35. Myrceugenia planipes (H. et A.) Berg., 36. Caldcluvia paniculata (Cav.) D. Don., 37. Lomatia ferruginea (Cav.) R. Br., 38. Mitraria coccinea Cav., 39. Alstroemeria aurea Graham, 40. Dasyphyllum diacanthoides (Less.) Cabr., 41. Eucryphia cordifolia Cav., 42. Luma apiculata (DC.) Burret.

BOSQUE VALDIVIANO

MESES

A S O N D E F M A M J J
1 2 1 2 1 2 1 2 1 2 1 2 1 2 1 2 1 2 1 2 1



- Fig. 5. Periodos de floración y fructificación en las especies de la estación Limite Arboreo (1.000 m.s.n.m.). Los números 1 y 2 se refieren a las fechas quincenales de observación en cada mes. Las barras negras corresponden al periodo de floración y las líneas de punto al periodo de fructificación. Las especies estudiadas son: 1. Berberis linearifolia Phil., 2. Berberis serratodentata Lechler, 3. Maytenus disticha (Hook. f.) Urban, 4. Empetrum rubrum Vahl. ex Willd., 5. Ribes punctatum R. et P., 6. Quinchamalium chilense Mol., 7. Berberis buxifolia Lam., 8. Sisyrinchium junceum E. Mey. ex K. Presl., 9. Senecio trifurcatus G. Forster Less., 10. Codonorchis lessonii (Brongn.) Lindl., 11. Ranunculus peduncularis J. E. Sm., 12. Ovidia andina (P. et E.) Meisn., 13. Gaultheria phillyreifolia (Pers.) Sleumer, 14. Cortaderia pilosa D'Urv. Hackel, 15. Pernettya myrtilloides Zucc. ex Steud., 16. Escallonia alpina Poepp. ex Benth., 17. Gunnera magallanica Lam., 18. Valeriana lapathifolia Vahl., 19. Macrachaenium gracile Hook. f., 20. Anthonxanthum juncifolium (Hackel) Veldk., 21. Lagenifera hariotii (Franchet) Dudley, 22. Adenocaulon chilense Less., 23. Viola reichei Skottsbo., 24. Acaena pinnatifida R. et P., 25. Hypochoeris arenaria (Franchet) Dudley, 26. Pernettya pumila (L. f.) Hook., 27. Perezia pedicularifolia Less., 28. Acaena ovalifolia R. et P., 29. Sisyrinchium pearcei Phil., 30. Elymus andinus Trin., 31. Ritidosperma glabra (Phil.) Nicora, 32. Embothrium coccineum J. R. et G. Forster, 33. Acaena antarctica Hook. f., 34. Azorella incisa (Griseb.) Wedd., 35. Agrostis buchtienii Hack., 36. Drimys winteri J. R. et G. Forster var. andina Reiche.

Fig. 6. Periodos de floración y fructificación en las especies de la estación Estepa Andina (1.200 m.s.n.m.). Los números 1 y 2 se refieren a las fechas quincenales de observación en cada mes. Las barras negras corresponden al periodo de floración y las líneas de punto a la fructificación. Las especies estudiadas son: 1. Maytenus disticha (Hook. f.) Urban, 2. Luzula racemosa A.N. Desv. 3. Empetrum rubrum Vahl. ex Willd., 4. Ovidia andina (P. et E.) Meisn., 5. Senecio subdiscoideus Sch. Bip. ex Wedd., 6. Anthonxanthum juncifolium (Hackel) Veldk., 7. Berberis buxifolia Lam., 8. Escallonia alpina Poepp. ex Benth., 9. Pernettya pumila (L. f.) Hook., 10. Senecio trifurcatus G. Forster Less., 11. Adesmia longipes Phil., 12. Ritidosperma glabra (Phil.) Nicora, 13. Hieracium antarcticum, 14. Acaena antarctica Hook. f., 15. Valeriana fonckii Phil., 16. Chiliotrichium rosmarinifolium Less., 17. Baccharis magellanica (Lam.) Pers., 18. Ribes cucullatum H. et A., 19. Pernettya pumila var. leucocarpa (DC.) Kausse., 20. Sisyrinchium pearcei Phil., 21. Calceolaria tenella Poepp., 22. Tribeles australis Phil. 23. Elymus andinus Trin, 24. Perezia pedicularifolia Less., 25. Erigeron myosotis Pers., 26. Chloraea gaudichaudii Brongn., 27. Gamochaeta spiciformes (Sch. Bip.) Cabr., 28. Azorella incisa (Griseb.) Wedd., 29. Hypochoeris arenaria (Franchet) Dudley, 30. Acaena pinnatifida R. et P., 31. Pernettya myrtilloides Zucc. ex Steud., 32. Senecio chionophilus Phil., 33. Silene andicola Gill. ex H. et A., 34. Euphrasia trifida Poepp. ex Benth., 35. Viola reichei Skotts., 36. Adesmia retusa Griseb., 37. Quinchamalium chilense Mol., 38. Poa borchersii Phil., 39. Ranunculus peduncularis J.E. Sm., 40. Baccharis nivalis (Wedd.) Sch. Bip. ex Phil., 41. Nassauvia ramosissima DC., 42. Nassauvia revoluta D. Don., 43. Senecio bipontini Wedd.

Fig. 7. Floración del Bosque Valdiviano a) número total de especies en flor. La distribución de fechas de floración entre especies leñosas y herbáceas no es significativamente diferente (Test de Kolmogorov Smirnov, prueba de dos muestras; $D_{\text{máx}} = 0,099 < D = 0,186$). b) número de especies que inician su floración en cada fecha. La distribución de fechas de inicio de la floración entre las especies leñosas y herbáceas no es significativamente diferente (Test de Kolmogorov Smirnov, prueba de dos muestras; $D_{\text{máx}} = 0,250 < D = 0,460$).

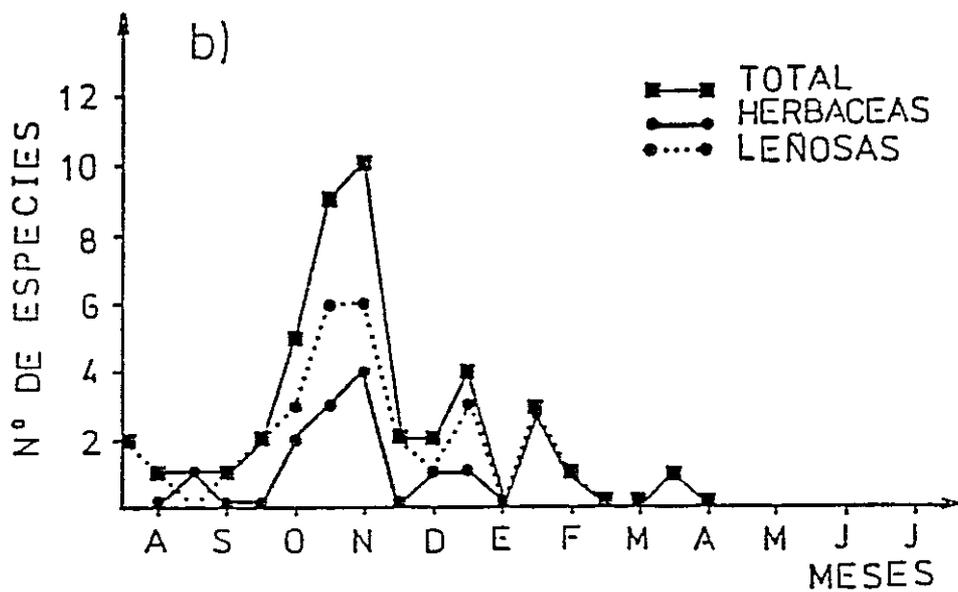
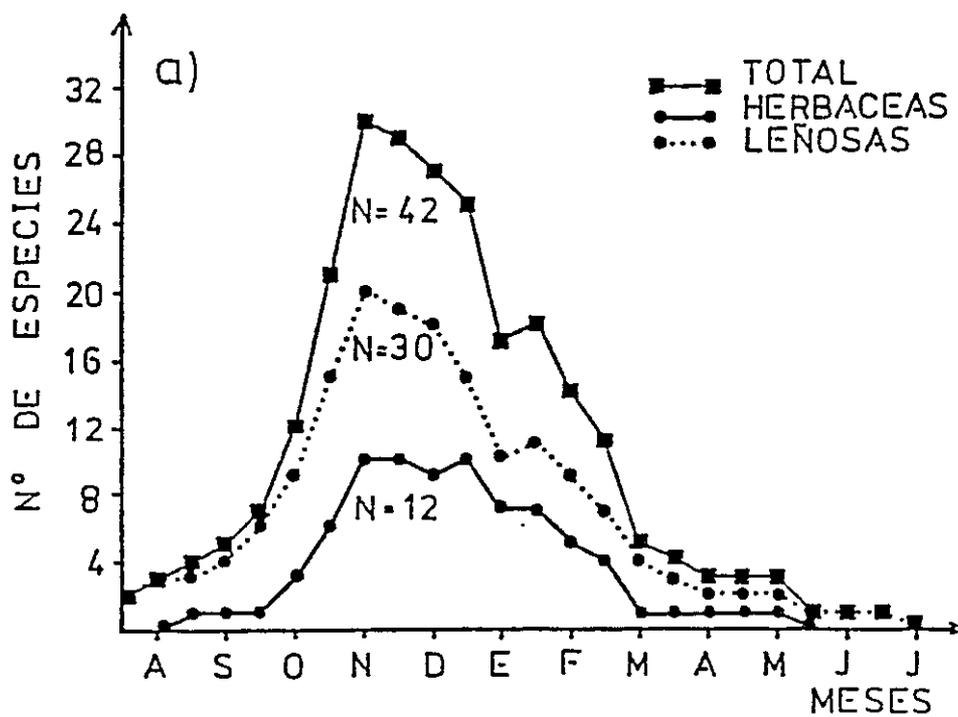


Tabla 1). Hubo iniciación de floración desde principios de Agosto hasta principios de Abril (Fig. 7b). Por lo general, las especies presentan un solo periodo de floración por año. Sin embargo, Tristerix tetrandrus y Berberis darwinii (4,8%) presentaron floración bimodal (Fig. 4), con periodos separados de floración al principio y finales de la temporada. Las primeras especies que florecen en el bosque son Berberis buxifolia (Berberidaceae) y Tristerix tetrandrus (Loranthaceae). Hacia el fin de la estación, en Mayo, aún esta en flor Ranunculus repens (Ranunculaceae) y Luma apiculata (Myrtaceae) y en Junio, Tristerix tetrandrus (Fig. 4).

Desde el principio de la temporada, en Agosto, el número de especies que comienzan a florecer y el número total de especies en flor aumentan paulatinamente, presentándose un solo máximo para las fechas de iniciación a mediados de Noviembre (Fig. 7b), y un solo máximo muy marcado del número total de especies en flor a mediados de Noviembre y principios de Diciembre (Fig. 7a). En las fechas de los máximos, 23,8% de las especies habían iniciado su floración y un 71,4% de las especies estudiadas se encontró en flor. Las curvas de inicio de floración y de floración total para la comunidad total están ligeramente sesgadas a la derecha.

Tabla 1. Características de la floración en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña, 40°S, Chile. Las pruebas estadísticas se refieren a la duración de la floración de las especies.

No.	Duración de floración (en periodos de 2 sem.)						
	Por especie						
especies	Inicio	Fin	Comunidad	Rango	Promedio	d.s.	
Bosque Valdiviano							
Especies totales	42	Ago	Jun	22	2-17	4,86	2,95
Arboles	12	Oct	May	15	2-6	3,33	1,30
Arbustos y trepadoras	18	Ago	Jun	22	2-14	5,39	2,81
Especies leñosas (1)	30	Ago	Jun	22	2-14	4,57	2,51
Hierbas	12	Sep	May	17	2-17	5,58	3,87

1. Arboles, arbustos y trepadoras; $F = 2,410$; g.l. = 2; $p = 0,103$ (Anova de 1-Vía; árboles arbustos y trepadores, hierbas); $t = 1,009$; g.l. = 40; $p = 0,319$ (especies leñosas versus herbáceas).

Zona Alta Montaña-Límite Arbóreo

Especies totales	36	Oct	May	14	1-10	3,67	1,82
Arbustos	13	Oct	Mar	10	2-5	3,54	1,27
Hierbas	23	Oct	May	13	1-10	3,74	2,09

$t = 0,314$; g.l. = 34; $p = 0,756$ (arbustos versus hierbas).

Zona Alta Montaña-Estepa Andina

Especies totales	43	Dic	Abr	9	2-7	3,19	1,37
Arbustos	12	Dic	Mar	6	2-5	2,83	0,94
Hierbas	31	Dic	Abr	8	2-7	3,32	1,49

$t = 1,05$; g.l. = 41; $p = 0,298$ (arbustos versus hierbas)

$F = 6,668$; g.l. = 2; $p = 0,002$ (Anova de 1-Vía; Bosque Valdiviano, Límite Arbóreo y Estepa Andina, especies totales) $t = 3,362$; g.l. = 83; $p = 0,001$ (Bosque Valdiviano versus Estepa Andina); $t = 2,101$; g.l. = 76; $p = 0,039$ (Bosque Valdiviano versus Límite Arbóreo).

$F = 6,526$; g.l. = 2; $p = 0,004$ (Anova de 1-Vía; Bosque Valdiviano, Límite Arbóreo y Estepa Andina, arbustos). $t = 3,024$; g.l. = 28; $p = 0,005$ (Bosque Valdiviano versus Estepa Andina); $t = 2,210$; g.l. = 29; $p = 0,035$ (Bosque Valdiviano versus Límite Arbóreo).

$F = 4,311$; g.l. = 2; $p = 0,018$ (Anova de 1-Vía; Bosque Valdiviano, Límite Arbóreo y Estepa Andina; hierbas). $t = 2,797$; g.l. = 41; $p = 0,008$ (Bosque Valdiviano versus Estepa Andina).

En la Figuras 7a, 7b y la Tabla 1 se compararon las fenologías de las especies arbóreas, arbustivas y herbáceas. La floración de los árboles se presenta continuamente durante 7,5 meses, iniciándose a principios de Octubre y terminando a fines de Mayo más tarde y más temprano respectivamente, que la comunidad total. Las fechas de inicio de floración, sin embargo, se distribuyen más equitativamente que en las otras formas de vida (Fig. 7b). La secuencia temporal de floración en los árboles es Amomyrtus luma, Laurelia philippiana con Aristotelia chilensis, Embothrium coccineum con Weinmannia trichosperma, Drimys winteri, Myrceugenia planipes, Lomatia ferruginea con Caldcluvia paniculata, Eucryphia cordifolia, Dasyphyllum diacanthoides y finalmente Luma apiculata. Se destaca que las tres especies de la familia Myrtaceae (Amomyrtus luma, Myrceugenia planipes y Luma apiculata) están fuertemente desfasadas en su floración y en conjunto abarcan todo el periodo de floración de la comunidad. Weinmannia trichosperma y Caldcluvia paniculata (Cunoniaceae) están completamente desfasadas. En cambio, Lomatia ferruginea y Embothrium coccineum (Proteaceae) se sobreponen, aunque L. ferruginea empieza su floración más tarde que E. coccineum. En cuanto al número total de especies en flor, los árboles presentan su máximo de floración en Diciembre, ligeramente más tarde que la comunidad total. En esta fecha el 50% de la especies de

árboles estudiados se encontraron en flor.

Los arbustos y trepadoras florecen durante toda la temporada de floración del bosque (11 meses), sin embargo, la mayor concentración de fechas de inicio de floración están en Noviembre (Fig. 7a, 7b). La familia Gesneriaceae esta representada por tres especies (Sarmienta repens, Asteranthera ovata y Mitraria coccinea). A diferencia de lo encontrado con muchos árboles de una misma familia, estas especies se sobreponen fuertemente en su floración. De la misma manera, los arbustos Berberis buxifolia y B. darwinii (Berberidaceae) se sobreponen fuertemente en su floración. La máxima floración para arbustos y trepadoras es a finales de Noviembre, época en que 83,3% de estas especies se encontraron en flor.

La floración de las hierbas abarca un periodo continuo de 8,5 meses (principios de Septiembre-fines de Mayo), con un máximo entre mediados de Noviembre y principios de Enero (Fig. 7a, 7b). La fecha de máxima iniciación de floración fue a mediados de Noviembre. Las especies de familias o géneros comunes (Leptostigma arnottianum y Nertera grandensis; Rubiaceae y Ranunculus repens y R. minutiflorus; Ranunculaceae) se sobreponen fuertemente en floración. En la fecha máxima de floración (mediados de Noviembre - principios de Diciembre) el 83,3%

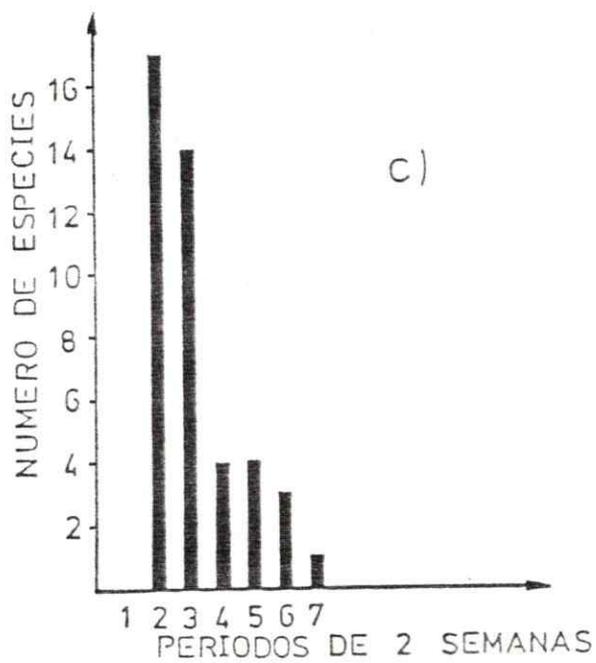
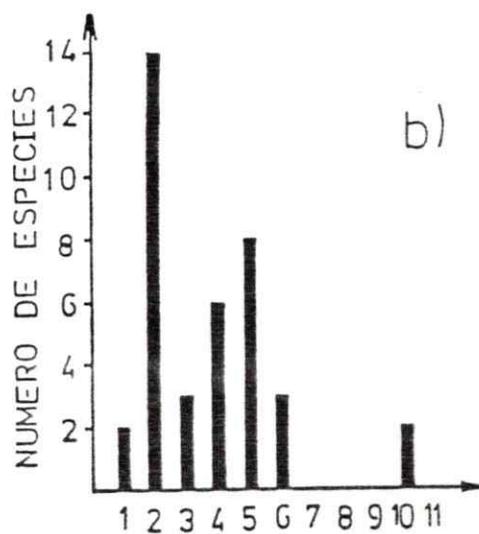
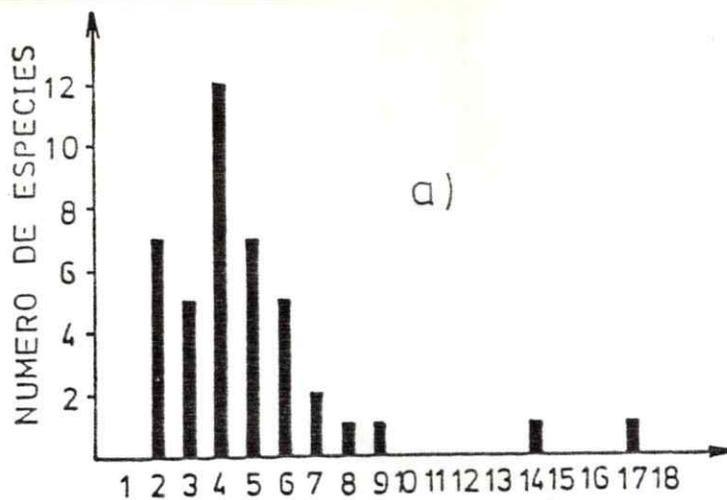
de las especies herbáceas estuvieron en flor.

A pesar del período más breve de floración de las especies arbóreas en comparación con las especies arbustivas y trepadoras y hierbas perennes, no hubo diferencias significativas en la forma de las curvas de floración total ni en la distribución de las fechas iniciales de floración entre las formas de vida (Fig. 7a).

-Duración de floración de las especies

La Figura 8a muestra la distribución de los largos de los períodos de floración en el Bosque Valdiviano. Individualmente las especies varían notablemente en la duración de floración, desde un máximo de 17 períodos de 2 semana, o sea 8,5 meses (Ranunculus repens) a un mínimo de 2 períodos de 2 semanas (1 mes) (Chrysosplenium valdivicum, Gaultheria phillyreifolia, Ribes magellanicum, Dasyphyllum diacanthoides, Drimys winteri, Lomatia ferruginea, Weinmannia trichosperma). Otras especies con períodos de floración muy largos son Tristerix tetrandrus, Berberis darwinii, Sarmienta repens (Fig. 4). La duración modal de la floración fue 2,0 meses (Fig. 8a). La duración promedio de la floración fue 4,8 períodos de registro o el equivalente de casi 2,5 meses (Tabla 1).

Fig. 8. Frecuencia de especies en fase de floración. Duración de la fenofase de floración de 1-22 periodo 2 semanas a) Bosque aldiviano, b) Limite Arbóreo y c) Estepa Andina.



La duración promedio de la floración comparando árboles, arbustos y trepadoras y hierbas del bosque no fue significativamente diferente (Tabla 1). Agrupando los árboles, arbustos y trepadoras leñosas, tampoco hubo una diferencia significativa entre la duración de la floración de las especies leñosas versus las especies herbáceas (Tabla 1). Sin embargo, hay una tendencia a una floración más breve en las formas de vida longevas.

III.3.a.ii. Zona de Alta Montaña

- Temporada y periodicidad de floración

La temporada de floración en la Zona de Alta Montaña se extendió desde Octubre a Mayo en el Limite Arbóreo (7 meses) y desde Diciembre a Abril (4,5 meses) en la Estepa Andina (Tabla 1; Fig. 9 a - b; 10 a - b). Se inició la floración en el Limite Arbóreo aproximadamente un mes después del derretimiento de la nieve, en tanto en la Estepa Andina algunas especies florecieron dentro de 15 días del derretimiento de la nieve. Sin excepción, el patrón de floración de las especies y formas de vida fue unimodal.

Desde el principio de la temporada el número de

Fig. 9. Floración en el Limite Arbóreo. a) número total de especies en flor. La distribución de fechas de floración entre especies leñosas y herbáceas no es significativamente diferente (Test de Kolmogorov Smirnov, prueba de dos muestras; $D_{\text{máx}} = 0,116 < D = 0,169$). b) número de especies que inician su floración en cada fecha. La distribución de fechas de inicio de la floración entre las especies leñosas y herbáceas no es significativamente diferente (Test Kolmogorov Smirnov, prueba de dos muestras; $D_{\text{máx}} = 0,418 < D = 0,472$).

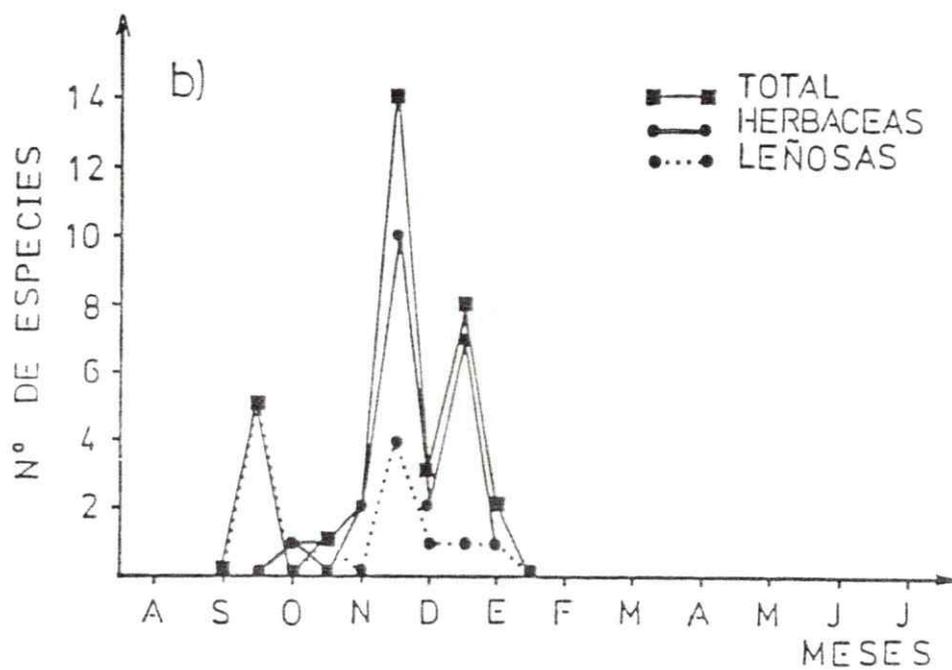
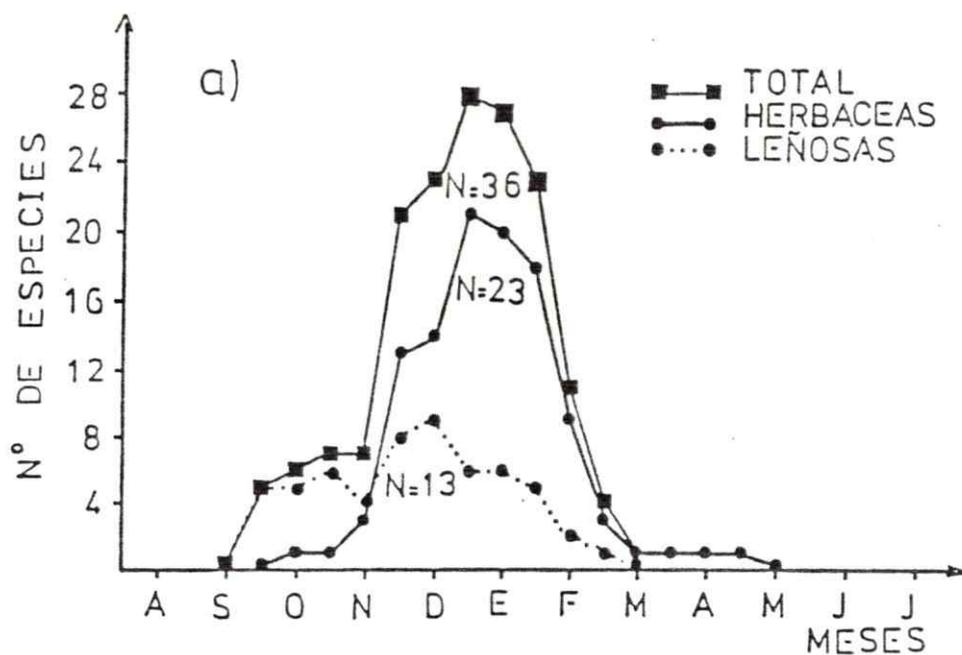
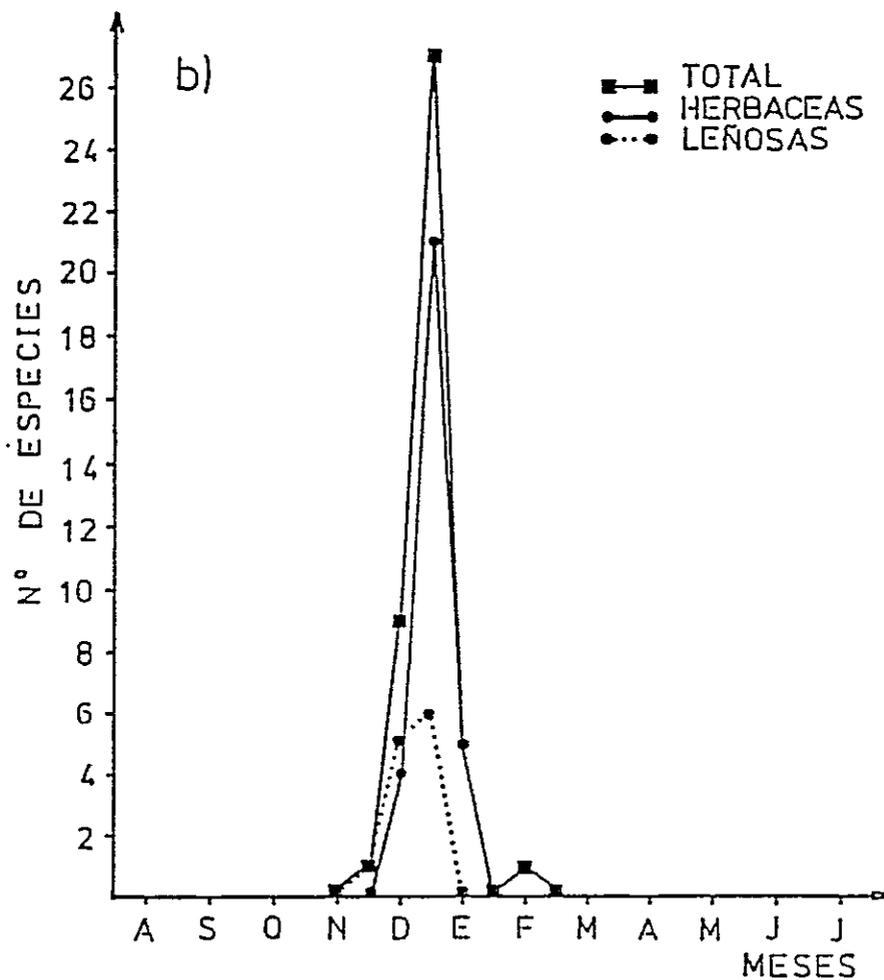
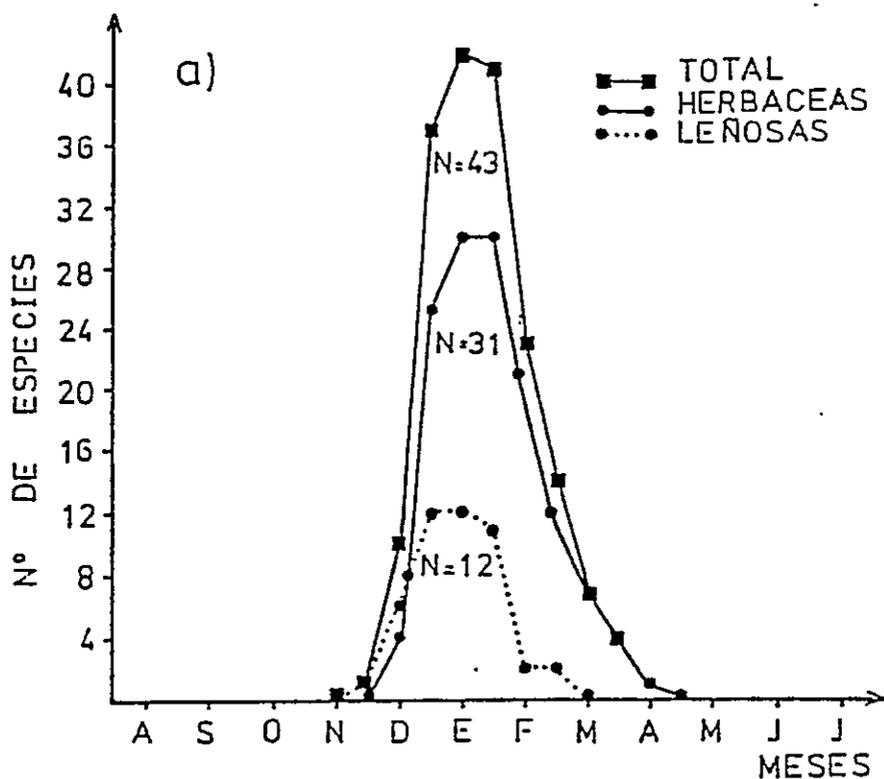


Fig. 10. Floración en la Estepa Andina. a) número total de especies en flor. La distribución de fechas de floración entre especies leñosas y herbáceas presenta diferencias significativas. (Test de Kolmogorov Smirnov, prueba de dos muestras; $D_{\text{máx}} = 0,334 > D = 0,239$). b) número de especies que inician su floración en cada fecha. La distribución de fechas de inicio de la floración entre las especies leñosas y herbáceas no es significativamente diferente (Test de Kolmogorov Smirnov, prueba de dos muestras; $D_{\text{máx.}} = 0,409 < D = 0,449$)



especies que inician su floración en el Limite Arbóreo aumentó rápidamente hasta un máximo muy marcado al principio de Diciembre (Fig. 9b). El máximo número total de especies se produjo en flor en Enero (Fig. 9a). Los máximos correspondientes en la Estepa Andina se encontraron aproximadamente un mes más tarde (Fig. 10a, 10b). En el periodo máximo de iniciación de flor en el Limite Arbóreo, 39% de las especies comenzaron su floración y en el periodo de máxima floración, 78% de las especies se encontró en flor, cifras que se elevan a 62,8% y 97,7% respectivamente en la Estepa Andina, donde la estacionalidad fue más marcada.

La revisión de las fechas de inicio de floración para la Zona de Alta Montaña demuestra que las especies leñosas inician su floración más temprano que las especies herbáceas (Fig. 9b, 10b). De la misma manera, el periodo de máxima floración en las especies leñosas se alcanza 15 días (Limite Arbóreo) a 1 mes (Estepa Andina) antes que las especies herbáceas (Fig. 9a, 10a). En la fecha máxima de floración el 69,2% (Limite) y el 100% (Estepa) de las especies leñosas estaban en floración y en el caso de las hierbas 91,3% (Limite) a 96,7% de las especies se encontraron en flor. Hubo una diferencia significativa en la distribución de la floración en las especies leñosas y herbáceas en la Estepa Andina, pero no en el Limite Arbóreo

(Figs. 9, 10).

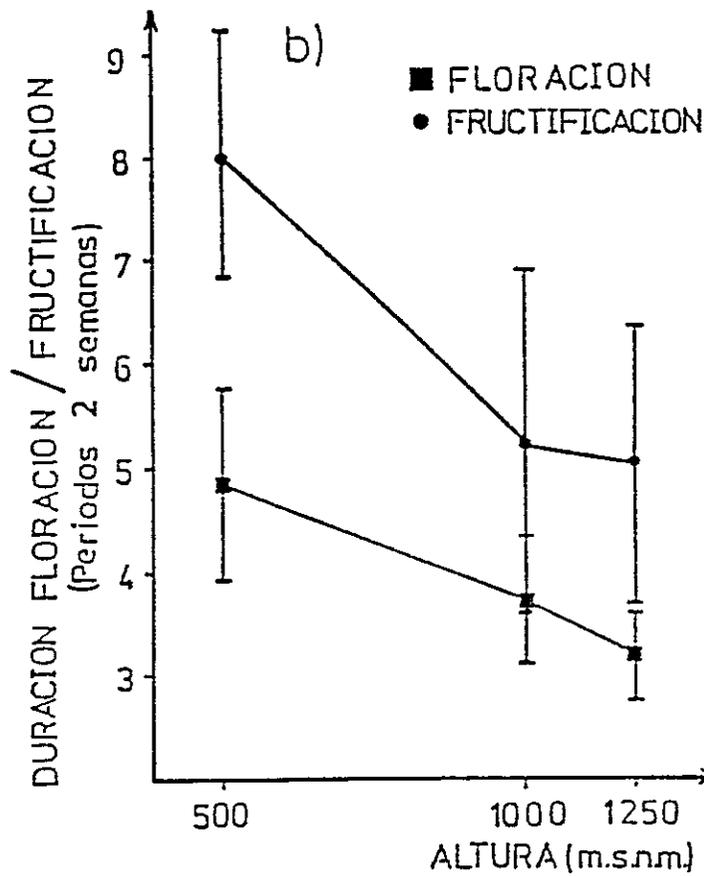
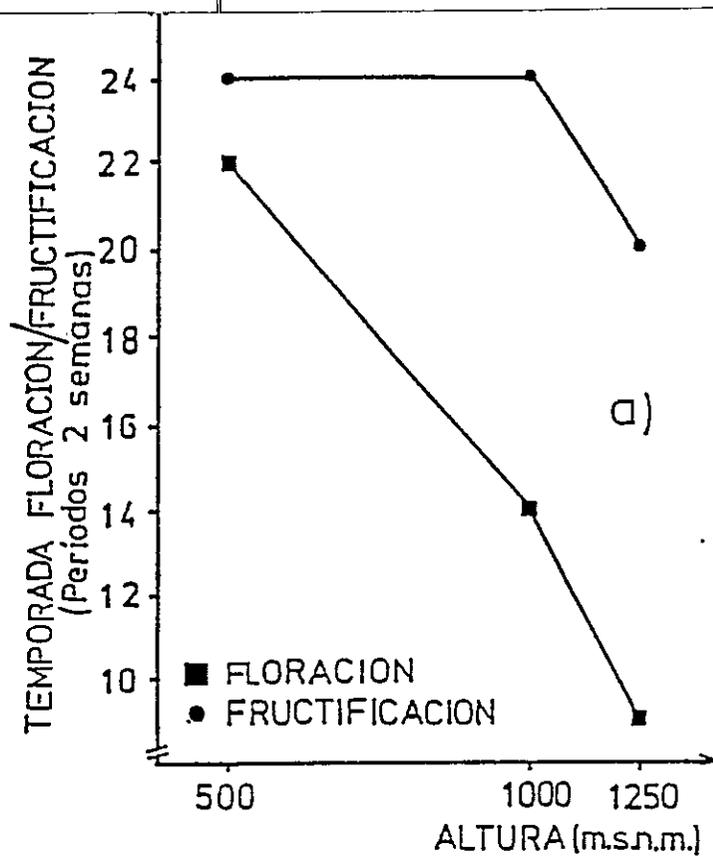
- Duración de floración en las especies

Individualmente las especies florecieron dentro de 1-10 (Limite Arbóreo) a 2-7 (Estepa) periodos de registro, con modas de 2 en las dos estaciones altitudinales (Fig. 8b, 8c). Viola reiche fue la especie con floración más extendida y Sisyrinchium junceum la especie con floración más breve (dos semanas). La duración promedio de floración fue 3,7 periodos de observación (ca. 2 meses) en el Limite arbóreo y 3,19 (ca 1,6 meses) en la Estepa. No hubo diferencias significativas entre las especies leñosas y herbáceas en cuanto a sus periodos de floración en las dos estaciones de muestreo (Tabla 1).

- Comparación de las dos comunidades

En las Figs. 11a, 11b se compara la duración de la temporada de la floración y la duración promedio de la floración por especie. La temporada de floración se acorta en más de un 50% en la Estepa Andina en relación al Bosque Valdiviano. Así mismo, la duración promedio de floración por especie disminuye con la elevación siendo significativamente menor en la Estepa Andina en relación al

Fig. 11. a) Temporada de floración y fructificación; b) duración de la fenofase de floración y fructificación. 500 m.s.n.m. = Bosque Valdiviano; 1000 = Limite Arbóreo; 1250 = Estepa Andina.



Bosque Valdiviano. La tendencia hacia floraciones más cortas que se observa al nivel de la comunidad total, es característica de las especies leñosas tanto como de las especies herbáceas- en ambas formas de vida la floración es significativamente más corta en la Estepa Andina en relación con el Bosque Valdiviano (Tabla 1).

La duración de la floración puede compararse también para especies comunes en las tres estaciones de fenología. Para las 19 especies compartidas entre las estaciones Limite Arbóreo y Estepa Andina hubo una tendencia significativa hacia una floración más corta en la estación de mayor altura ($T_s = 19$; $p < 0,001$; Prueba de Wilcoxon de Suma de Rangos), tal como se observó al nivel comunitario. Entre tres especies comunes al Bosque Valdiviano y el Limite Arbóreo, la floración fue mayor en el Limite Arbóreo en Gaultheria phillyreifolia y menor en Berberis buxifolia. El número de especies comunes entre los dos tipos de vegetación es insuficiente para un tratamiento estadístico de los datos.

III.3.b Fructificación

III.3.b.i. Bosque Valdiviano

- Temporada de fructificación

En el Bosque Valdiviano se encontraron árboles en fruto durante todo el año (Fig. 12a, 12b). Las temporadas de fructificación de los arbustos (8 meses) y las hierbas (7,5 meses) fueron más cortas (Tabla 2). Estos resultados muestran que los frutos carnosos están disponibles durante todo el año en el Bosque Valdiviano (Tabla 3). Los frutos se agruparon en secos y carnosos en base principalmente al tiempo de maduración.

La fructificación alcanzó un máximo entre Febrero y Marzo (Fig. 12a, Tabla 2), fecha en que 85 % de las especies del Bosque presentaban frutos. Las formas de vida se comportan de una manera similar, excepto que la producción de frutos de los arbustos fue más regular durante el verano. No hubo diferencia significativa en la distribución de fecha de fructificación y de inicio de fructificación entre las especies leñosas y herbáceas (Fig. 12a, 12b).

- Duración de la fructificación en las especies

La duración de la fenofase de fructificación varía enormemente entre las especies, de 3 periodos de 2 semanas en Ribes magellanicum hasta 21 periodos de 2 semanas en Myrceugenia planipes, con un promedio equivalente a 4,04

Fig. 12. Fructificación en el Bosque Valdiviano. a) número total de especies en fructificación. La distribución de fechas de fructificación entre especies leñosas y herbáceas no es significativamente diferente. (Test de Kolmogorov Smirnov, prueba de dos muestras; $D_{\text{máx}} = 0,068 < D = 0,157$). b) número de especies que inician la fructificación en cada fecha. La distribución de fechas de inicio de la fructificación entre las especies leñosas y herbáceas no es significativamente diferente (Test de Kolmogorov Smirnov, prueba de dos muestras; $D_{\text{máx.}} = 0,177 < D = 0,462$).

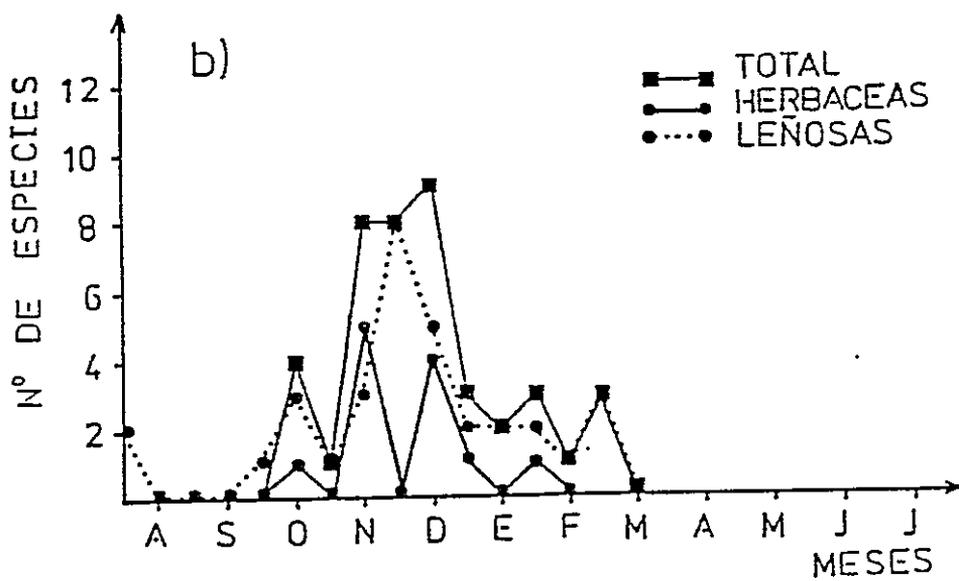
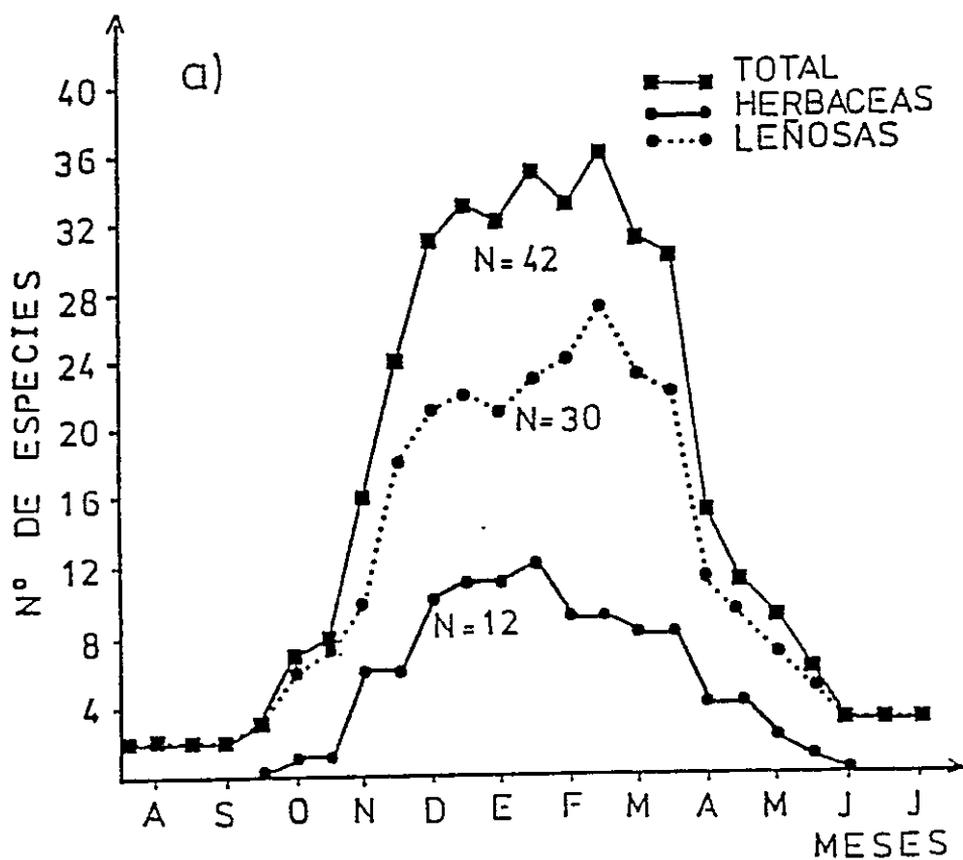


Tabla 2. Características de fructificación en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña, 40°S, Chile. Las pruebas estadísticas se refieren a la duración de la fructificación de las especies.

	No. espec.	Inic.	Fin	Comun.	Duración de fructificación (en periodos de 2 sem.)		
					Rango	Prom.	d.s
Por especie							
Bosque Valdiviano							
Especies totales	42	Oct	Sep	24	3-21	8,05	3,84
Arboles	12	Oct	Sep	24	4-21	9,75	5,67
Arbustos y trep.	18	Oct	Jun	16	3-11	7,22	2,44
Especies leñosas	30	Oct	Sep	24	3-21	8,23	4,16
Hierbas	12	Oct	Jun	15	5-14	7,58	2,99

$F = 1,746$; g.l. = 2; $p = 0,188$ (Anova de 1-Via largo de fructificación, árboles, arbustos y trepadoras, hierbas); $t = 0,491$; g.l. = 40; $p = 0,626$; especies leñosas versus herbáceas).

Zona de Alta Montaña- Limite Arbóreo

Especies totales	36	Oct	Sep	24	2-21	5,17	5,06
Arbustos	13	Oct	Sep	24	3-21	8,46	7,13
Hierbas	23	Oct	May	11	2-8	3,30	1,72

$t = 3,338$; g.l. = 34; $p = 2,05 \times 10^{-3}$ (arbustos versus hierbas)

Zona de Alta Montaña - Estepa Andina

Especies totales	43	Ene	May	20	2-20	4,98	4,36
Arbustos	12	Ene	May	20	3-20	8,75	6,86
Hierbas	31	Ene	May	8	2-7	3,52	1,21

$t = 4,158$; g.l. = 41; $p = 1,59 \times 10^{-4}$

$F = 6,289$; g.l. = 2; $p = 2,54 \times 10^{-3}$ (Anova de 1-Via; Bosque Valdiviano, Limite Arbóreo, Estepa Andina, especies totales). ; $t = 3,443$; g.l. = 83; $p = 9,04 \times 10^{-4}$ (Bosque Valdiviano versus Estepa Andina); $t = 2,856$; g.l. = 76; $p = 5,52 \times 10^{-3}$ (Bosque Valdiviano versus Limite Arbóreo).

$F = 0,332$; g.l. = 2; $p = 0,720$ (Anova de 1-Via; Bosque Valdiviano, Limite Arbóreo, Estepa Andina, arbustos).

$F = 25,848$; g.l. = 2; $p = 6,36 \times 10^{-9}$ (Anova de 1-Via, Bosque Valdiviano, Limite Arbóreo, Estepa Andina, hierbas); $t = 6,413$; g.l. = 41; $p = 1,11 \times 10^{-8}$ (Bosque Valdiviano versus Estepa Andina); $t = 5,394$; g.l. = 33; $p = 5,77 \times 10^{-6}$ (Bosque Valdiviano versus Limite Arbóreo)

Tabla 3. Comparación de la duración del periodo de fructificación en especies con frutos carnosos y secos en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña.

	No. especies	Duración de fructificación		
		Rango	Promedio	d.s.
Bosque Valdiviano				
Frutos carnosos	22	3-21	8,41	3,61
Frutos secos	20	3-14	7,10	2,77
Zona Alta Montaña- Limite Arbóreo				
Frutos carnosos	12	3-22	9,17	7,15
Frutos secos	24	2-8	3,17	1,40
Zona Alta Montaña - Estepa Andina				
Frutos carnosos	8	5-20	11,13	7,38
Frutos secos	35	2-7	3,57	1,17

F = 0,694; g.l. = 2; p = 0,506 (Frutos carnosos, Bosque Valdiviano, Limite Arbóreo y Estepa Andina).
 F = 32,942; g.l. = 2; p = 4,81x10⁻¹¹ (Frutos secos, Bosque Valdiviano, Limite Arbóreo y Estepa Andina). t = 6,08; g.l. = 53; p = 1,9x10⁻⁸ (Bosque Valdiviano versus Estepa Andina); t = 6,09; g.l. = 42; p = 2,94x10⁻⁷ (Bosque Valdiviano versus Limite Arbóreo).

meses. No hubo diferencias significativas en la duración del periodo de fructificación entre las formas de vida (Tabla 2), ni entre las especies con frutos secos y carnosos (Tabla 3).

III.3.b.ii. Zona de Alta Montaña

-Temporada de Fructificación

En la Zona de Alta Montaña la temporada de fructificación es de Octubre-Septiembre en el Limite Arbóreo y de Enero-Mayo en la Estepa Andina (Tabla 2, Fig. 13a, 13b, 14a, 14b). La máxima disponibilidad de frutos se produjo a finales de Enero, principios de Febrero, cuando el 83,3% (Limite) y el 93,0% (Estepa) de las especies se encuentran fructificando. Hubo diferencia significativa en la distribución de las fechas de fructificación y del inicio de la fructificación entre las especies leñosas y herbáceas del Limite Arbóreo y de la Estepa Andina (Fig. 13a, 13b, 14a, 14b).

- Duración de la fructificación en las especies

Tal como se observó en el Bosque Valdiviano, las especies de la Zona de Alta Montaña son muy variables en

Fig. 13. Fructificación en el Limite Arbóreo. a) número total de especies en fructificación. La distribución de fechas de fructificación entre especies leñosas y herbáceas presenta diferencias significativas (Test de Kolmogorov Smirnov, prueba de dos muestras; $D_{\text{máx}} 0,307 > D = 0,194$ b) número de especies que inician la fructificación en cada fecha. La distribución de fechas de inicio de la fructificación entre las especies leñosas y herbáceas presenta diferencia significativa (Test de Kolmogorov Smirnov, pruebas de dos muestras; $D_{\text{máx.}} = 0,457 > D = 0,443$).

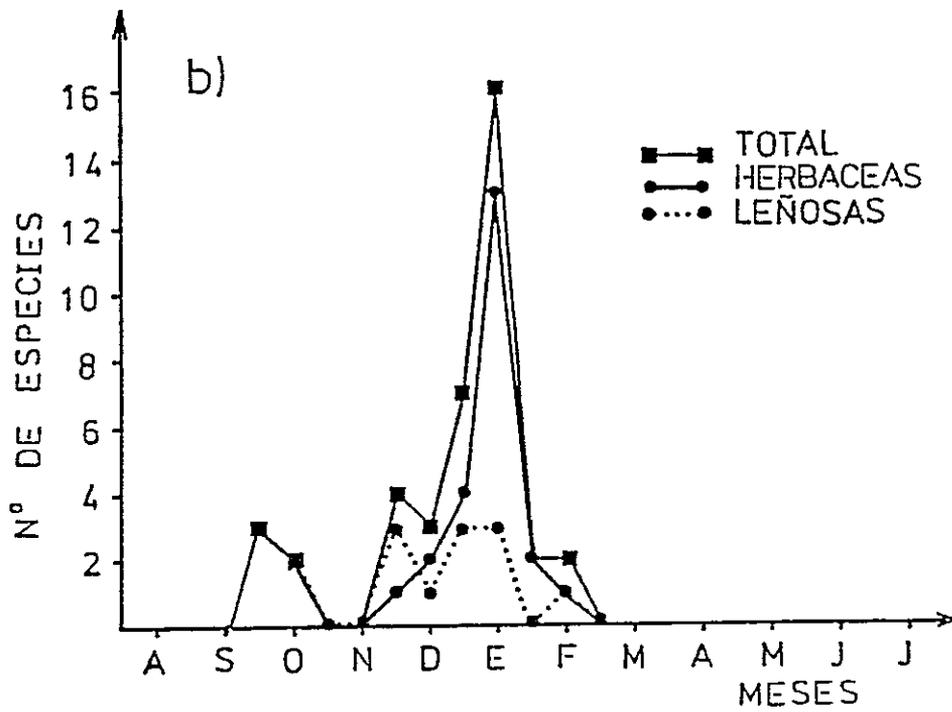
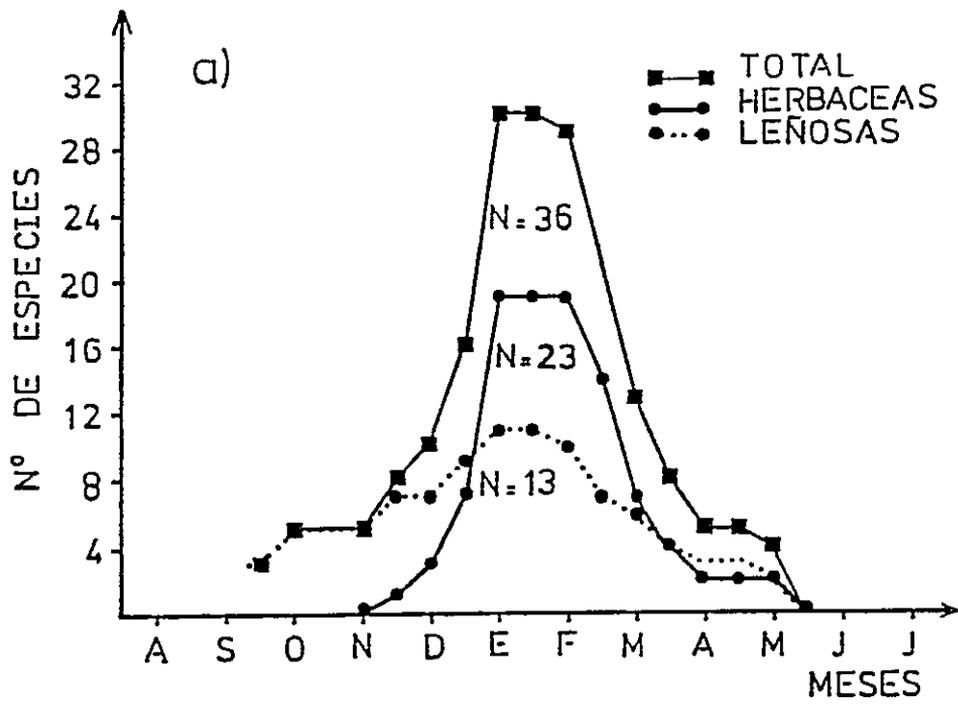
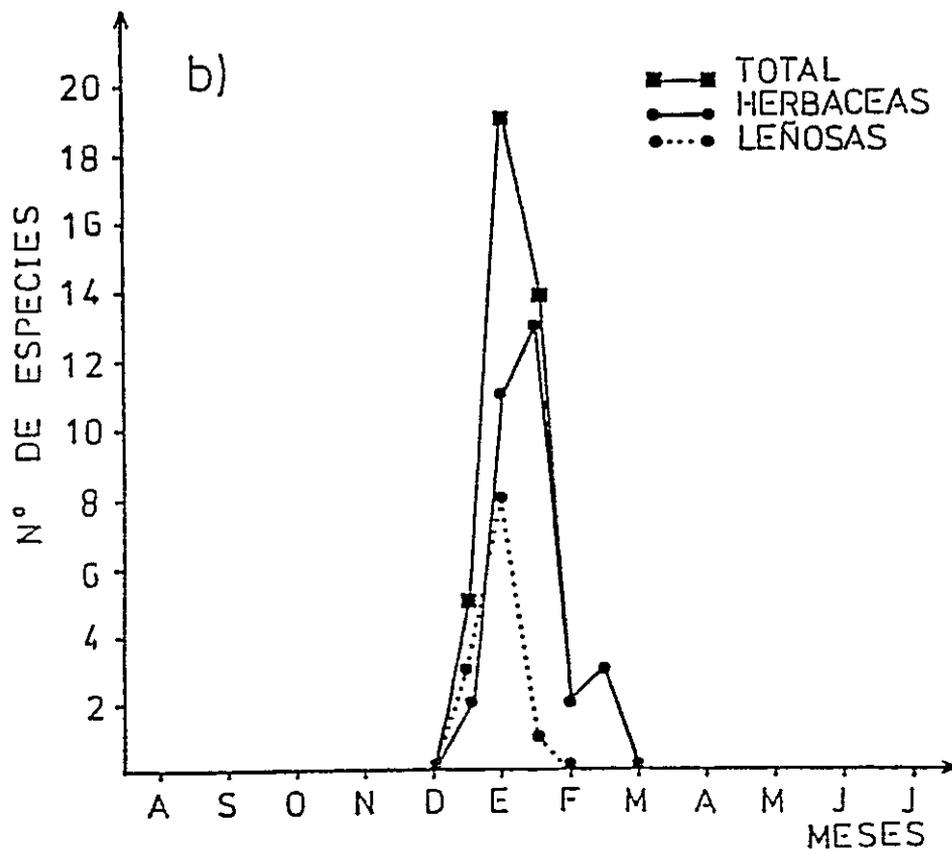
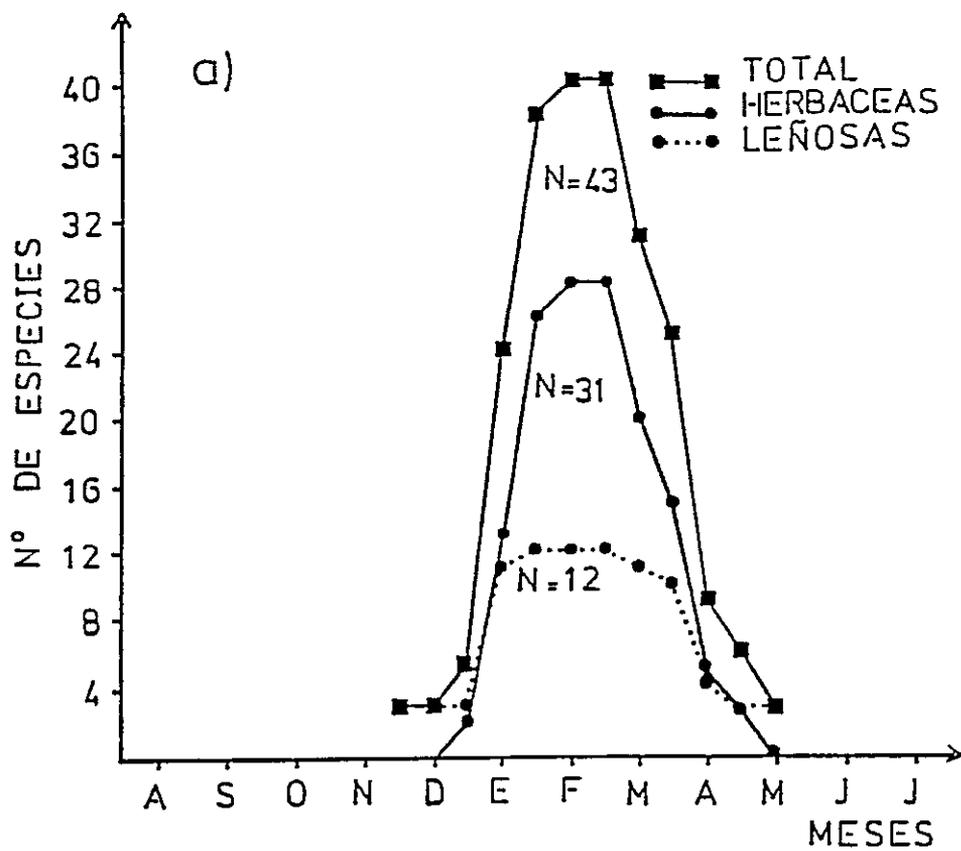


Fig. 14. Fructificación en la Estepa Andina. a) número total de especies en fructificación. La distribución de fechas de fructificación entre especies leñosas y herbáceas presenta diferencias significativas. (Test de Kolmogorov Smirnov, prueba de dos muestras; $D_{\text{máx}} = 0,330 > D = 0,186$). b) número de especies que inician la fructificación en cada fecha. La distribución de fechas de inicio de la fructificación entre las especies leñosas y herbáceas presenta diferencia significativa (Test de Kolmogorov Smirnov, prueba de dos muestras; $D_{\text{máx.}} = 0,496 > D = 0,426$).

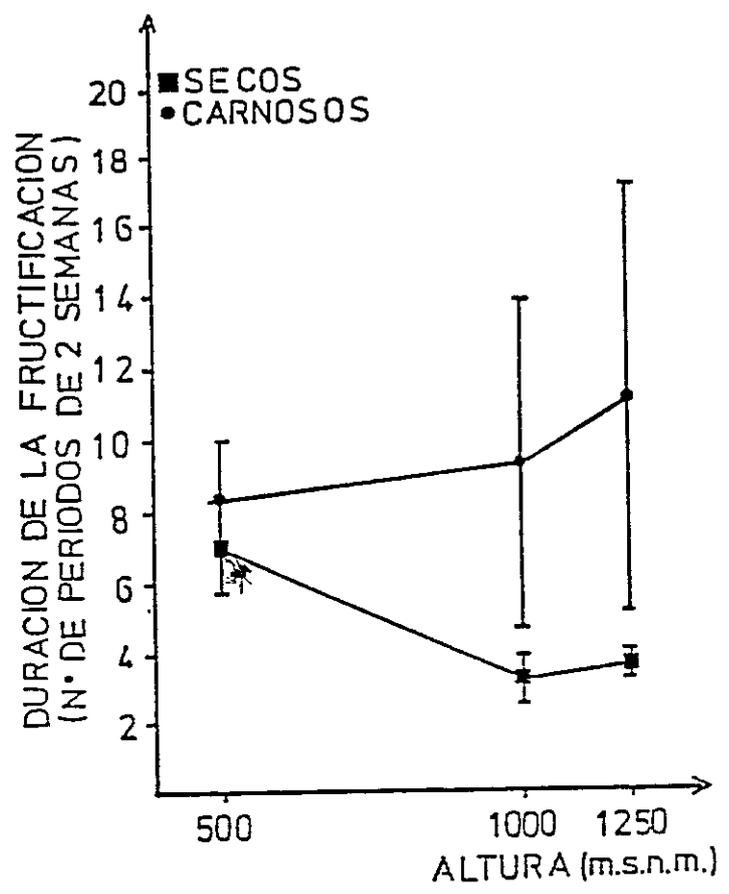


cuanto a la duración de sus periodos de fructificación (Fig. 13a, 14a). Los promedios de duración de esta fenofase por especie en la comunidad fueron entre 5,2 periodos de 2 semanas (Limite) y 4,9 (Estepa), correspondientes a 2,6 y 2,5 meses respectivamente (Tabla 2). A diferencia del Bosque Valdiviano, en ambos extremos de la Zona de Alta Montaña los arbustos presentaron periodos de fructificación significativamente más largos que las hierbas (Tabla 2). La fructificación más extendida en los arbustos se debe a especies como Pernettya myrtilloides, P. pumila var. pumila, P. pumila var. leucocarpa y Drimys winteri que mantienen algunos de sus frutos bajo nieve hasta la próxima temporada. En estas especies la temporada de fructificación puede alcanzar cerca de 10 meses. A diferencia con el Bosque Valdiviano, las especies con frutos carnosos en la Zona de Alta Montaña presentan periodos de fructificación significativamente más largos que las especies con frutos secos (Tabla 3).

- Comparación entre las dos comunidades

Tal como se observó en el caso de la floración, la duración de la fructificación, considerando las especies disminuye en forma significativa con la altitud (Fig. 15). La diferencia entre ambas comunidades, sin embargo se debe al efecto de las hierbas. La duración del periodo de

Fig. 15. Duración de la fructificación en especies con frutos secos y carnosos a diferentes altitudes. 500 m.s.n.m. corresponde al Bosque Valdiviano y 1.000 y 1.250 m.s.n.m. a la Zona de Alta Montaña. Se grafica el promedio y el intervalo de confianza.



fructificación en los arbustos no es significativamente diferente entre el Bosque Valdiviano y la Estepa andina (Tabla 2). Considerando el tipo de fruto, el periodo de fructificación de especies con frutos secos se redujo significativamente a mayores alturas (Fig. 15). En cambio, había una tendencia hacia periodos de fructificación más largos a mayor altitud en las especies con frutos carnosos, aunque no es significativa (Tabla 3).

III.3.c. Relación con Parámetros Climáticos

Para el Bosque Valdiviano existen datos de temperatura media y precipitación de 10 años (Anexo Tabla III) que permiten buscar correlaciones a grandes rasgos entre los periodos de floración y variables climáticas. En los 11 meses de floración en el Bosque Valdiviano, la temperatura promedio fue de $9,3^{\circ}$ C. Para el mes más cálido fue de $13,8^{\circ}$ C. Lamentablemente solo existen datos de temperatura (2 años de registros) para la Zona de Alta Montaña).

En el Bosque Valdiviano no se obtuvo una correlación significativa entre el número de especies que inician su floración versus la precipitación mensual ($F = 3,064$; g.l.= 11; $p = 0,11$), en cambio hubo una relación positiva entre el número total de especies en flor y la precipitación

mensual ($F = 9,667$; g.l. = 11; $p = 0,01$). Aunque la floración está concentrada en la época más cálida del año, no se obtuvo una regresión significativa entre la temperatura y el número de especies que inician su floración ($F = 1,193$; g.l. = 11; $p = 0,30$), pero sí entre la temperatura y el número total de especies en flor ($F = 10,589$; g.l. = 11; $p = 8,66 \times 10^{-3}$).

En la Zona de Alta Montaña, al nivel del Limite Arbóreo, el máximo inicio de floración ocurre antes del mes más cálido, y la fecha máxima de floración en el mes más cálido (Enero). En cambio, al nivel de la Estepa Andina, un mayor número de especies entran en flor en Enero, pero la fecha de floración máxima está desplazada 1 mes más tarde que la temperatura máxima. Solo se encontró una relación significativa entre la temperatura promedio y el número total de especies en flor ($F = 15,23$; g.l. = 11; $p = 2,95 \times 10^{-3}$).

III.4. DISCUSION

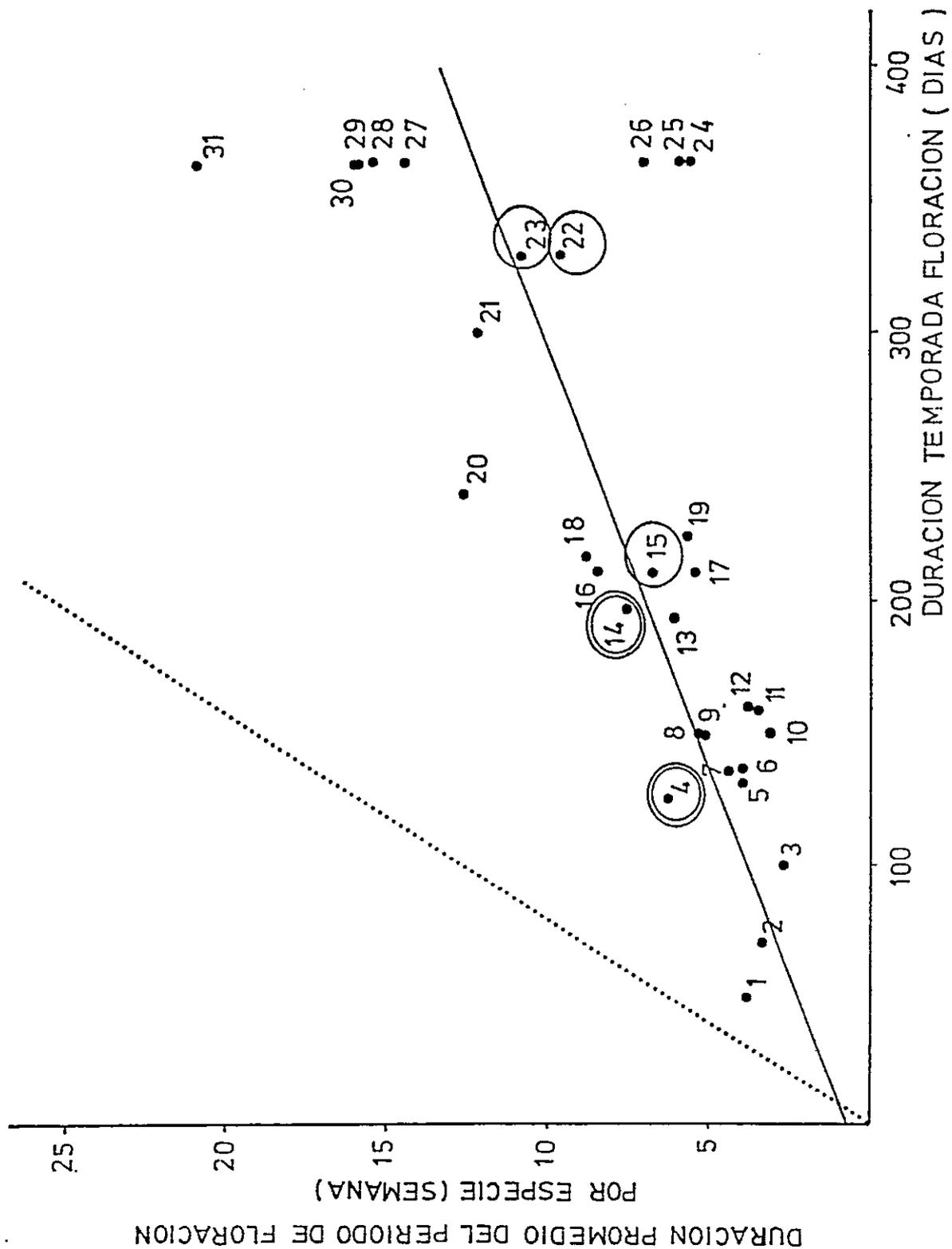
Tal como fue esperado, los patrones de floración y fructificación en las dos comunidades resultaron fuertemente estacionales y unimodales en cuanto a los máximos periodos de actividad reproductiva. Sin embargo, un análisis comparativo de los datos, indica que el Bosque Valdiviano, en particular, es fenológicamente distinto, en comparación con bosques de otras regiones templadas del Hemisferio Norte.

Una manera útil de ubicar las comunidades del Bosque Valdiviano y de la Zona de Alta Montaña con respecto a comunidades de otras latitudes se basa en dos parámetros (1) el largo de la temporada y (2) el promedio de duración de floración o fructificación por especie. Existen muchos trabajos en la literatura sobre fenología de la floración, que proporcionan información acerca de los dos parámetros indicados (Fig. 16), pero relativamente pocos datos de fructificación completos. Considerando la floración, existe una relación muy estrecha entre el largo del periodo de floración y la duración promedio de la floración por especie (Fig. 16). En las comunidades con temporadas de floración cortas, la duración promedio de la floración es más corta que en las comunidades con temporadas largas de

Fig. 16. Duración promedio de floración por especie versus largo de la temporada de floración en diferentes comunidades en el mundo. La línea cortada es la línea teórica correspondiente a una comunidad en la cuál el promedio de la duración de floración es igual al largo total de la temporada de la floración. Coeficiente de correlación de rangos de Spearman ($r = 0.795$; $p < 0.05$). Se destaca las comunidades aquí estudiadas con un círculo para el Bosque Valdiviano y dos círculos para la Zona de Alta Montaña. 1.- Estepa ártica, especies herbáceas, PARKER (1976) 74° 58' L.N.; 2.- Estepa alpina, especies herbáceas, POJAR (1974) 50° L.N.; 3.- Pradera subalpina. especies leñosas y herbáceas, ELLISON (1954) 37° L.N.; 4.- Estepa andina, especies leñosas y herbáceas, Zona de Alta Montaña 40° L.S.; 5.- Estepa alpina, especies herbáceas, JUDD (1958) 44° L.N.; 6.- Bosque deciduo, especies herbáceas, HEINRICH (1976) 45° L.N.; 7.- Pantano turboso, especies arbustivas, WIEDER et al. (1984) 39° 07' L.N.; 8.- Bosque deciduo, especies arbóreas, TAYLOR (1974) 35° 54' L.N.; 9.- Bosque esclerófilo, especies arbóreas, USLAR (1982) 33° L.S.; 10.- Matorral esclerófilo especies arbustivas, ACKERMAN & BANBERG (1974) 36° 30' L.N. 11.- Bosque deciduo, especies leñosas

- y herbáceas, HEINRICH (1976) 45° L.M.; 12.- Pantano turboso, especies leñosas y herbáceas, POJAR (1974) 50° L.N.; 13.- Bosque mixto, especies leñosas, YUMOTO (1988) 30° 02' L.N.; 14.- Limite arbóreo, especies leñosas y herbáceas, Zona de Alta Montaña 40° L.S.; 15.- Bosque Valdiviano, especies arbóreas, 40° L.S.; 16.- Estepa andina, especies herbáceas, ARROYO et al. (1981) 33° L.S.; 17.- Matorral andino, especies leñosas y herbáceas, ARROYO et al. (1981) 33° L.S.; 18.- Chaparral californiano, especies leñosas, MOONEY et al. (1974) 33° L.N.; 19.- Bosque esclerófilo, especies arbustivas, USLAR (1982) 33° L.S.; 20.- Bosque esclerófilo, especies arbóreas, THROWER & BRADBURRY (1977) 33° L.S.; 21.- Bosque, especies arbóreas, MEYER (1963) 26° L.S.; 22.- Bosque Valdiviano, especies leñosas y herbáceas, 40° L.S. 23.- Bosque Valdiviano, especies arbustivas, 40° L.S.; 24.- Bosque húmedo, especies leñosas, FRANKIE et al. (1974) 10° L.N.; 25.- Bosque seco, especies leñosas, FRANKIE et al. (1974) 10° L.N.; 26.- Bosque, especies arbóreas, MALAISE (1974) 11° L.S.; 27.- Bosque húmedo, especies trepadoras y herbáceas SOBREVILA (1978) 10° L.N.; 28.- Bosque húmedo, especies arbustivas, SOBREVILA (1978) 10° L.N.; 29.- Bosque húmedo, especies arbóreas, SOBREVILA (1978) 10° L.N.; 30.- Bosque húmedo,

especies arbóreas, TANNER (1982) 18° L.N.; 31.-
Bosque húmedo, especies arbóreas, HILTY (1980) 3°
L.N.



floración.

En las latitudes tropicales, donde la temporada total de floración es muy larga, las especies individuales también tienden a presentar periodos de floración muy largos. La dispersión de puntos en los trópicos se debe a comunidades estacionales versus no-estacionales. En las comunidades de bosques estacionales, existe un patrón de floración comunitario bimodal con especies distintas floreciendo en las dos temporadas cuyos periodos de floración, en conjunto sin embargo, abarcan el año entero (FRANKIE et al. 1974). Por lo tanto, la duración promedio de floración por especie en los bosques tropicales estacionales resulta más corta que en los bosques tropicales prácticamente no-estacionales como en Colombia $3^{\circ} 32'$ L.N., y más corta que en bosques templados y mediterraneos (ver leyenda Fig.16, N $^{\circ}$ 30). Al otro extremo, la duración promedio de floración por especies en las comunidades de latitudes altas y situadas a mayor elevación es muy corta (Fig. 16). En las latitudes mayores, la duración promedio de floración de las especies se acerca más a la duración de la temporada completa (ver leyenda Fig. 16, N $^{\circ}$ 1).

Se puede apreciar que la temporada muy extendida de la floración del Bosque Valdiviano y la duración de

floración de las especies individuales lo ubica más cerca de los bosques tropicales de Sud América (Fig. 16, Nº 21 - 31) que de los bosques templados de Norte América (Fig. 16 Nº 8). Vale decir que los periodos de floración son más largos que los que se encuentran en el Hemisferio Norte. Es interesante que la misma tendencia se observa al comparar el matorral de Chile Central (Fig. 16, Nº 20) con el Chaparral Californiano (Fig. 16, Nº 18). Fenológicamente la Zona de Alta Montaña, por otra parte se ubica entre las comunidades templadas de Norte América, algunas de mayor latitud (Nº 5 ,6) y otras de latitud similar (Nº 3). Se detecta aquí que la estacionalidad climática producida por efecto de la altitud y de la latitud es muy drástica y convergente ya que la distribución de las comunidades templadas y especialmente, las comunidades de altura se encuentran bastante próximas en la Figura 16.

Con respecto a la fructificación de los Bosques Templados la temporada de producción de frutos dispersados por aves en un bosque en Illinois (alrededor de 6 meses; WILLSON & THOMPSON, 1982) es mucho más corta que los 12 meses que dura en el Bosque Valdiviano en que se encuentran frutos carnosos (la mayoría son ornitócoros ARRESTO et al. 1987). Del mismo modo, la duración promedio de fructificación en las especies con frutos carnosos es dos veces mayor que en el bosque de Illinois. La duración

promedio de fructificación entre las especies del Bosque Valdiviano es muy parecida a la encontrada en un Bosque de Neblina en Venezuela (SOBREVILA 1978). Los valores comparativos son: Árboles: Bosque Valdiviano 9,75 quincenas; Bosque de Neblina 11,44 quincenas; Arbustos: Bosque Valdiviano: 7,22 quincenas; Bosque de Neblina 8,38 quincenas; Hierbas: Bosque Valdiviano 7,58 quincenas y Bosque de Neblina 6,66 quincenas. De manera que, en cuanto a esta fenofase, el Bosque Valdiviano también es anómalo, acercándose más a un Bosque Tropical. Este resultado concuerda con lo encontrado por ARMESTO et al. (1987) en cuanto a los síndromes de dispersión en el bosque de Chiloé.

IV. POLINIZACION EN EL BOSQUE VALDIVIANO Y EN LA ZONA DE ALTA MONTAÑA

IV.1. INTRODUCCION

REGAL (1982), demostró, basado en datos del Hemisferio Norte, que la polinización por viento en bosques aumenta en importancia desde las latitudes tropicales hacia las templadas. En los bosques templados caducifolios sería favorecida la anemofilia; en cambio, en las especies cuyos coespecíficos están ubicados muy distantes unos de otros en bosques tropicales, la anemofilia sería poco viable como mecanismo de polinización (REGAL 1982).

Aunque existen estimaciones de la frecuencia de anemofilia en bosques a diferentes latitudes en el Hemisferio Norte, no hay datos comparativos disponibles para bosques del Hemisferio Sur. El conocimiento sobre la polinización biótica, es en general pobre en los bosques de

ambos hemisferios.

En un bosque tropical húmedo a 10° N en Costa Rica, BAWA et al. (1985b) estudiaron la actividad de polinizadores de 143 especies de plantas, encontrándose una diversidad de órdenes de polinizadores muy grande. La polinización por abejas de tamaño grande y mediano fué lo más frecuente.

KOPTUR (1984) efectuó estudios en dos bosques tropicales y una zona de transición comprendida entre ellos. Determinó la biología reproductiva de 7 especies del género Inga y en dos de ellas controló la actividad de los polinizadores, cuantificando la frecuencia de visitas diarias (8 horas) en periodos de 10-minutos, con intervalos de 30 minutos. Las dos especies de Inga son visitadas principalmente por colibríes y polillas nocturnas. FEINSINGER et al. (1986), también en un Bosque Húmedo de Costa Rica, determinaron en 4 especies autocompatibles (2 Acanthaceae y 2 Gesneriaceae) la frecuencia de visitas de colibríes. Se observaron 11 colibríes siendo solo dos de ellos realmente importantes. FRANKIE et al. (1976), en un Bosque Seco de Costa Rica, determinó que Andira inermis es visitada por 70 especies de abejas, siendo más representada la familia Megachilidae con 34 especies. Además, determinó el patrón de actividad de cosecha de las abejas. En

general, estas se mantienen en el mismo árbol y sólo el 3,8% de ellas visita a los árboles vecinos coespecíficos. TANNER (1982) en un Bosque Lluvioso de las montañas de Jamaica a 18° N, efectuó observaciones de polinización en 56 especies plantas. De ellas 46 eran generalistas (no específicos en su polinización), 6 eran polinizadas por el viento, una era polinizada por aves y 2 especies eran polinizadas por polillas (Lepidoptera). En general, las flores eran de pequeño tamaño. Se estableció una baja actividad de los polinizadores a consecuencia de las malas condiciones climáticas. No todos los bosques tropicales son ricos en polinizadores, RAMIREZ (1989) recientemente reportó 62 agentes visitantes para 55 especies de plantas en la alta Guayana Venezolana, ubicada a 1.300 m.

Los registros de la actividad de los polinizadores en bosques templados son muy escasos. BARRETT & HELENURM (1987) efectuaron observaciones de la actividad de los polinizadores en 12 especies herbáceas, en un bosque de Coníferas en New Brunswick, a 47 °N. Las diferencias en el número total de insectos colectados en cada especie proveen una estimación del nivel de visitas de cada una de las especies herbáceas. Los insectos visitantes que predominan por su actividad pertenecen al orden Hymenoptera. MOLDENKE (1971), también en el Hemisferio Norte efectuó determinaciones de la actividad de los polinizadores en

especies herbáceas en un Bosque de Coníferas ubicado a 37° N en California, Estados Unidos. USLAR (1982) proporcionó observaciones preliminares sobre la polinización biótica en un bosque de Kageneckia angustifolia en Chile Central. De un total de 59 especies de plantas observadas, el 76,3% fueron visitadas. Había 5 grupos principales de polinizadores: Apodiformes; Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera, siendo Hymenoptera los más específicos en sus visitas. El menos especializado fué Coleoptera.

El conocimiento de los sistemas de polinización en las comunidades de montañas es mejor y más detallado que en las comunidades boscosas. POJAR (1974) en una pradera subalpina en British Columbia, en Canadá a 50° N, encontró que la entomofilia era predominante. Los visitantes más efectivos fueron especies del género Bombus y abejas de trompa corta. En el orden Diptera, especies de la familia Syrphidae, Muscidae y Bombyliidae son los más importantes. INOUE & PYKE (1988) en Snowy Mountain de Australia a 36° 25' S, observaron 43 especies de plantas y encontraron que de 96 especies de insectos, 60 especies pertenecían al orden Diptera y 33 al orden Hymenoptera, el resto lo constituían Lepidoptera y Coleoptera.

En la Patagonia del Sur de Chile a 50° S, ARROYO & SQUEO (1990) establecieron que los principales visitantes

eran especies del orden Diptera seguidas de Lepidoptera y en tercer lugar Hymenoptera. La abundancia y el número de especies de polinizadores eran menores que en la zona central de Chile (ARROYO et al. 1985). ARROYO et al. (1982) en la zona alpina de la cordillera de los Andes de Chile, a 33° S, efectuaron registros de la actividad de los polinizadores en 137 especies. Los Hymenopteros polinizaban el 50% de la flora, Lepidopteros el 24% y los Dipteros el 46%. Además, se estimó que el 17% de la flora era anemófila. Comparando la Patagonia con Chile Central, se observa un incremento latitudinal en la importancia de Lepidoptera y de la polinización por el viento, así como una fuerte disminución latitudinal en la importancia relativa de polinización por Hymenoptera (ARROYO & SQUEO 1990).

Un análisis de la literatura demuestra que el conocimiento de los sistemas de polinización biótica al nivel comunitario es sorprendentemente pobre, sobre todo en bosques. Más aún, la mayoría de los estudios han sido descriptivos. Solo en los Andes de Chile Central (ARROYO et al. 1985) y en una comunidad de Alta Montaña de Australia (INOUE & PYKE 1988) se ha intentado determinar la tasa de visita a las flores. De hecho, no se puede afirmar con certeza en este momento si las especies de las comunidades tropicales son visitadas con mayor efectividad

promedio que las especies de las comunidades templadas, y si las comunidades de menor altura, son polinizadas más efectivamente que las de mayor altura.

IV.1.a. Objetivos Específicos.

Teniendo en cuenta la importancia de conocer los sistemas de polinización para entender los sistemas de reproducción, los objetivos principales de este capítulo son:

1. Estimar la frecuencia de anemofilia en el Bosque Valdiviano y en la Zona de Alta Montaña.
2. Conocer la composición de los organismos antófilos y el espectro de los mecanismos bióticos de polinización en las dos comunidades.
3. Comparar las tasas de visitas a las flores en las dos comunidades.

IV.2. METODOS

IV.2.a. Anemofilia

La estimación de la anemofilia en las dos comunidades se basó en la revisión detallada de la morfología floral considerando características tales como la cantidad y naturaleza del polen, grado de exserción y largo de los estigmas, tamaño de la corola, etc.

IV.2.b. Polinización Biótica

Para estudiar la polinización biótica se empleó la metodología de ARROYO et al. (1981, 1985) que proporciona información sobre la riqueza de especies antófilas, proporción relativa de visitas por orden de visitantes antófilos y la tasa de visita por flor, al nivel de la comunidad total. Siguiendo este protocolo, se cuantificó la actividad de los visitantes antófilos en periodos de observación fijos de 10-minutos, durante el largo del día. No se efectuaron observaciones nocturnas. En el Bosque Valdiviano la morfología floral de Elytropus chilensis sugiere la posibilidad de polinización nocturna. No había evidencias de adaptación para polinización nocturna en la Zona de Alta Montaña.

Al principio de cada periodo de 10-minutos de observación, se seleccionó un grupo de flores de la especie bajo consideración, contabilizando la totalidad de las flores abiertas a observar. Posteriormente se registró los visitantes y el número de visitas efectuada por cada visitante a las flores. Al final del periodo de observación, los vectores no identificados fueron capturados para su identificación posterior. También, para cada periodo de observación de 10-minutos se mantuvo registros de temperatura del aire a la altura de las flores observadas.

Las observaciones se realizaron a lo largo del día, en horarios comprendidos entre las 9 a las 18 horas, rotándose de una especie a otra en la comunidad para asegurar que las observaciones para una determinada especie abarcaron un amplio espectro de las condiciones de temperatura y nubosidad. En el Bosque Valdiviano se efectuaron un total de 1049 registros de 10-minutos en 31 especies de plantas a lo largo de 23 días distribuidos en los meses de Octubre, Noviembre, Enero y Febrero de 1987-88. En la Comunidad de Alta Montaña se efectuó 981 periodos de observación de 10-minutos abarcando 32 especies de plantas. Las observaciones fueron tomadas a lo largo de 8 días en los meses de Octubre, Diciembre, Enero y Febrero 1987-88 por 9 observadores distintos. En ambas comunidades

se suspendió las observaciones de terreno en días con lluvia constante. En el Bosque Valdiviano el 46,4% de los días entre Octubre y Febrero recibieron lluvias fuertes determinando condiciones adversas para la polinización biótica. En la Zona de Alta Montaña las condiciones fueron adversas para la polinización biótica en 47,0% de los días.

De los datos obtenidos en el campo se determinó a) el número y composición taxonómica de los vectores de polinización por especie de planta, (no se consideró Apis mellifera por ser una especie introducida), b) la proporción relativa de visitas efectuadas por cada orden de vectores a cada especie de planta y c) el número promedio de visitas por flor por unidad de tiempo (tasa de visita floral) considerando la totalidad de los periodos de 10-minutos tomados en cada comunidad y cada mes de observación.

Para determinar los espectros de polinización biótica en las dos comunidades, se analizó las especies según el criterio del "orden de visitantes más importantes" (el orden que efectuó la mayor proporción de visitas a cada una de las 27 especies de plantas observadas) y "órdenes de visitantes significativos" (órdenes que efectúan más del 10% de las visitas a las flores) (ARROYO et al. en prep.). También se consideró el criterio más amplio de presencia

(todos los órdenes de visitantes, independientemente de su importancia relativa). Las tasas de visitas entre comunidades fueron comparadas mediante pruebas no-paramétricas puesto que no están distribuidas en forma normal.

IV.3. RESULTADOS

IV.3.a. Anemofilia

IV.3.a.i. Bosque Valdiviano

La anemofilia se presentó en 15 especies de 13 familias correspondiendo al 22% de las 68 especies analizadas en el Bosque Valdiviano (Anexo Tabla I). El síndrome de la polinización no fue suficientemente claro en 9 especies para tomar una decisión al respecto. Siete (10,3%) de las especies anemófilas son herbáceas, 4 (5,9%) son arbustos y 4 (5,9%) son árboles. No se incluyó en este grupo a Aextoxicon punctatum que presenta índices de anemofilia y podría constituir un caso de anemofilia facultativa. Las familias con mayor número de especies anemófilas son Cyperaceae y Fagaceae con dos especies cada una. Ninguna de las especies anemófilas es dominante en el Bosque Valdiviano.

IV.3.a.ii. Zona de Alta Montaña

En la Zona de Alta Montaña, 33 % de las 76 especies, son anemófilas (Anexo Tabla II). Diecisiete especies (22,4%) son herbáceas, 5 (6,6%) son arbustos y 3 (3,9%) árboles del Límite Arbóreo. Las familias que

aportaron mayor número de especies anemófilas son Gramineae (9 especies), Rosaceae (3 especies) y Fagaceae (3 especies). Entre las especies anemófilas dominantes se encuentra la Fagaceae Nothofagus pumilio en el Limite Arbóreo y la Empetraceae Empetrum rubrum en la Estepa Andina.

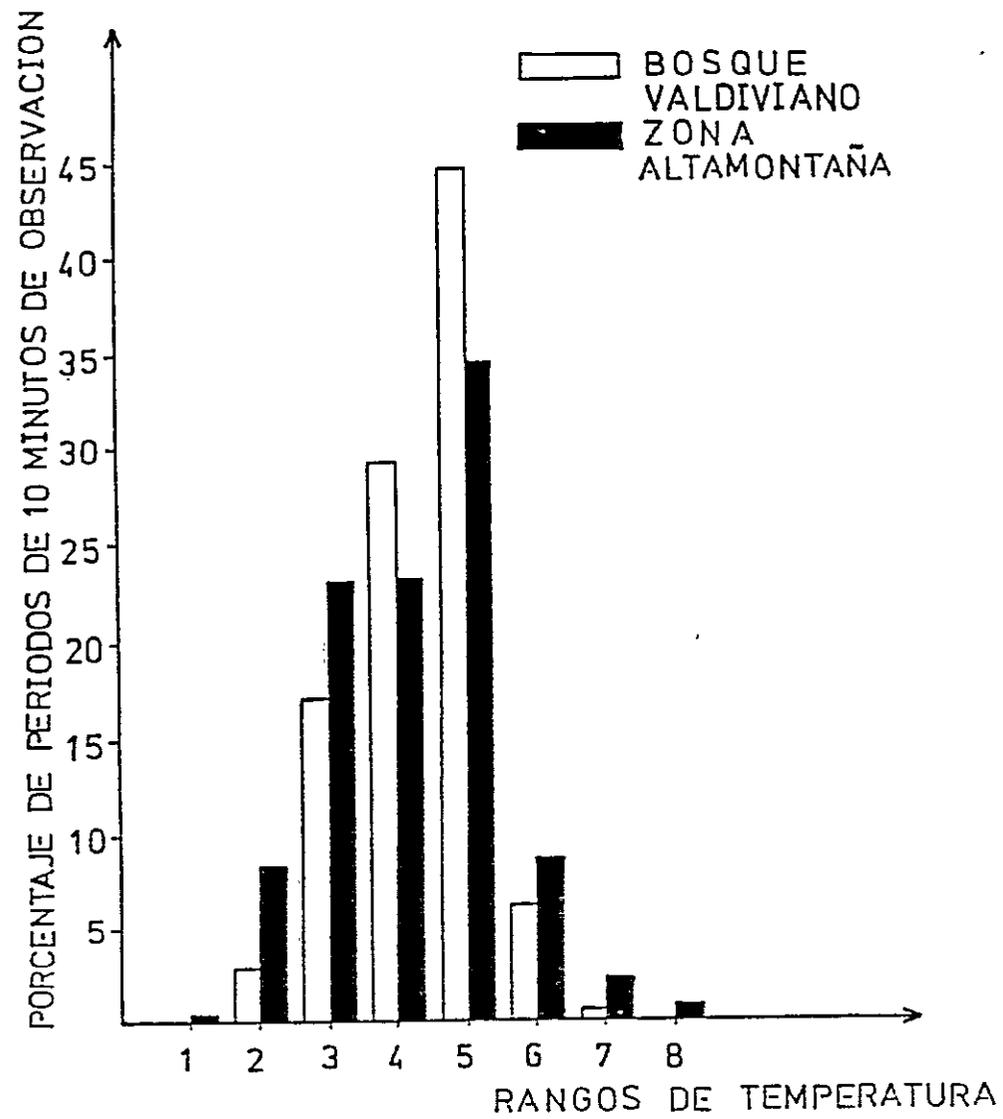
IV.3.b. Polinización Biótica

IV.3.b.i. Bosque Valdiviano

Las condiciones para polinización biótica en el Bosque Valdiviano fueron muy favorables en cuanto a temperatura en los días sin lluvia. Cerca de la mitad de las observaciones de 10-minutos, tomadas a lo largo del día arrojaron temperaturas en el rango de 20-24°C y cerca de un tercio en el rango 15-19°C (Fig. 17). El rango de temperatura mediana para el Bosque Valdiviano fue 20-24° C.

Del muestreo de 27 especies de plantas, se identificaron 50 especies de organismos antófilos, incluyendo 18 del orden Hymenoptera (36%), 19 del orden Diptera (38%), 4 del orden Lepidoptera (8%), 1 del orden Apodiformes (2%) y 8 del orden Coleoptera (16%). Los himenopteros pertenecen a 8 familias, siendo más representadas las familias Halictidae (5 especies) y

Fig. 17. Frecuencia de temperaturas registradas durante los periodos de observación de 10 minutos. 1 = 1 - 4 °C, 2 = 5 - 9 °C, 3 = 10 - 14 °C, 4 = 15 - 19 °C, 5 = 20 - 24 °C, 6 = 25 - 29 °C, 7 = 30 - 34 °C, 8 = 35 - 39 °C.



Anthophoridae (4 especies). Las familias Apidae, Tenthredinidae, Thynnidae están representadas por dos especies en tanto que las familias Colletidae, Vespidae y Sphecidae por una especie. En el orden Diptera, se encontró representantes de 7 familias siendo especialmente importante la familia Syrphidae (8 especies) y Muscidae (5 especies). La familia Nemestrinidae fue representada por 2 especies, en tanto las familias Empididae, Heleomyzidae, Bombyliidae y Tabanidae por una especie. Las 8 especies del orden Coleoptera pertenecen a 8 familias distintas y las 4 especies del orden Lepidoptera a 4 familias. De la familia Trochilidae Sephanoides galeritus fué el único colibrí observado.

Las Tablas 4 y 5 muestran la presencia de los diferentes órdenes insectos de visitantes en las especies de plantas estudiadas y las proporciones de visitas efectuadas por cada orden de visitante a cada especie respectivamente.

En general, las especies del Bosque Valdiviano son no-especializadas en su morfología floral, siendo la mayoría visitadas por especies de polinizadores de 2 o más órdenes (Tabla 4). Berberis darwinii y Rhaphithamnus spinosus son visitados por 4 grupos (Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, Apodiformes). Caldcluvia paniculata es

Tabla 4. Presencia de las diferentes familias de polinizadores (agrupadas según orden) en las especies vegetales del Bosque Valdiviano. Se indica total de polinizadores por especie.

Tabla 5. Proporciones de visitas efectuadas por diferentes órdenes antófilos a especies del Bosque Valdiviano.

ESPECIES	No obs. 10-min.	DIPT	HYM	LEPID	TROCH	COLEOP
<i>Alstroemeria aurea</i>	3	-	17	83	-	-
<i>Amomyrtus luma</i>	67	18	82	-	-	-
<i>Aristotelia chilensis</i>	31	8	92	-	-	-
<i>Asteranthera ovata</i>	82	-	-	8	93	-
<i>Azara lanceolata</i>	11	63	11	24	-	-
<i>Berberis darwinii</i>	103	20	37	43	-	-
<i>Buddleja globosa</i>	42	29	68	4	-	-
<i>Caldcluvia paniculata</i>	69	24	48	18	-	11
<i>Campsidium valdivianum</i>	17	-	-	72	28	-
<i>Corynabutilon vitifolium</i>	22	-	100	-	-	-
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	32	51	38	11	-	-
<i>Embothrium coccineum</i>	15	-	57	12	31	-
<i>Ercilla syncarpellata</i>	22	61	8	15	-	15
<i>Fuchsia magellanica</i>	80	-	18	-	82	-
<i>Gaultheria phyllireifolia</i>	23	60	36	4	-	-
<i>Hydrangea serratifolia</i>	32	9	91	-	-	-
<i>Laurelia philippiana</i>	26	1	83	-	-	17
<i>Luma apiculata</i>	31	29	71	-	-	-
<i>Luzuriaga radicans</i>	18	-	100	-	-	-
<i>Mitraria coccinea</i>	46	1	22	-	77	-
<i>Myrceugenia planipes</i>	36	30	69	-	1	-
<i>Ranunculus repens</i>	49	37	55	3	-	4
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	39	7	92	-	-	1
<i>Ribes magellanicum</i>	30	81	19	-	-	-
<i>Sarmienta repens</i>	29	5	95	-	-	-
<i>Solanum valdiviense</i>	18	10	90	-	-	-
<i>Weinmannia trichosperma</i>	35	18	75	6	-	-

DIPT = Diptera, HYM = Hymenoptera, LEPID = Lepidoptera, APODI = Apodiforme, COLEOP = Coleoptera.

visitada por 10 especies de insectos pertenecientes a tres órdenes. Algunas especies, sin embargo, son visitadas por un espectro reducido de polinizadores (e.g. Luzuriaga radicans, Campsidium valdivicum, Corynabutilon vitifolium).

No se registraron visitas en Cotula scariosa (observada en 2 ocasiones), Elytropus chilensis (observado en 22 ocasiones) y Loasa acerifolia (observada en 13 ocasiones). En C. scariosa y E. rubra la intensidad de muestreo fué insuficiente. La falta de polinizadores en E. chilensis y L. acerifolia es probablemente real. E. chilensis, como fue mencionado anteriormente, presenta características que sugieren polinización nocturna. Loasa acerifolia (ver Capítulo V) es altamente autocompatible.

Considerando los tres criterios (presencia, orden más importante, órdenes significativos), la melitofilia es el mecanismo de polinización biótica más frecuente en el Bosque (Tabla 6), siendo de especial importancia las familias Halictidae y Apidae. Entre las especies melitofilicas se destaca Amomyrtus luma, Aristotelia chilensis, Hydrangea serratifolia, Laurelia philippiana, Corynabutilon vitifolium, Luzuriaga radicans, Rhaphithamnus spinosus y Sarmienta repens, con más del 80% de visitas por Hymenoptera. Otras especies del Bosque Valdiviano ampliamente visitadas por Hymenoptera son Buddleja globosa,

Tabla 6. Espectro de polinización biótica del Bosque Valdiviano, considerando el criterio de presencia, órdenes significativos y orden más importante.

Visitantes	Criterio					
	Presencia (1)		Órdenes signif. (1)		Orden + importante	
	n	%	n	%	n	%
Diptera	20	74,07	13	48,15	5	18,52
Hymenoptera	25	92,59	24	88,88	16	59,26
Lepidoptera	13	48,15	8	29,63	3	11,11
Trochilidae	7	25,93	5	18,51	3	11,11
Coleoptera	5	18,52	3	11,11	0	0

(1) = Porcentajes suman mas que 100% porque las especies pueden ser visitadas por más de un Orden según estos criterios.

Embothrium coccineum, Luma apiculata, Mitraria coccinea, Ranunculus repens y Weinmannia trichosperma. El orden Diptera constituye otro grupo de visitantes importantes en el Bosque Valdiviano. Fueron registrados en 74% de las especies y constituyó el orden de visitantes más importante del 18% de las especies. Entre las especies altamente visitadas por Diptera figuran: Ribes magellanicum, Azara lanceolata, Dasyphyllum diacanthoides, Ercilla syncarpellata y Gaultheria phyllireifolia (Tabla 5).

Los Lepidoptera y Apodiformes (colibríes) constituyen el orden más importante de visitantes de 3 especies de plantas. Sin embargo, las especies de Lepidoptera tienen mayor cobertura, considerando el criterio de presencia. Las especies fuertemente visitadas por Lepidoptera son Alstroemeria aurea, Campsidium valdivicum y Berberis darwinii. Asteranthera ovata, Fuchsia magellanica, Mitraria coccinea son las especies que reciben mayor proporción de visitas por colibríes. Aunque se registró visita por coleópteros en el 18% de las especies, en ningún caso constituyeron el orden más importante en términos de número de visitas.

IV.3.b.ii. Zona de Alta Montaña

Las temperaturas durante las horas de actividad de

los polinizadores fueron generalmente menores en la Zona de Alta Montaña, en comparación con el Bosque Valdiviano (Fig. 17). Aunque la mayoría de los periodos de observación registraron temperaturas en el mismo rango que en el Bosque Valdiviano (20-24° C), hubo mayores proporciones de observaciones que registraron temperaturas en los rangos menores y menores proporciones en los rangos superiores. La mediana para polinización biótica en la Zona de Alta Montaña fué 15 - 19° C.

Del muestreo en las 18 especies de plantas, se identificaron 24 especies antófilas, incluyendo 13 del orden Diptera (54.16%), 7 del orden Hymenoptera (29,16%) y 3 del orden Lepidoptera (12.5%) y 1 especie de Trochilidae (4.1%) (Sephanoides galeritus). Las especies del orden Diptera pertenecen a 7 familias, siendo la más representada la familia Syrphidae con 5 especies. Las familias Nemestrinidae y Muscidae presentan 2 especies y Heleomyzidae, Agromyzidae, Tabanidae y Tachinidae están representados por 1 especie. El orden Hymenoptera presenta 7 especies distribuidas en Apidae y Halictidae con 2 especies cada una, Colletidae, Tenthredinidae y Megachilidae con 1 especie. El orden Lepidoptera presenta 3 especies pertenecientes 2 de ellas a las familias Nymphalidae y 1 especie a la familia Pieridae.

Las Tablas 7 y 8 muestran la presencia de los diferentes órdenes de visitantes en las especies de plantas estudiadas en la Zona de Alta Montaña y la proporción de visitas efectuadas por cada grupo de visitantes, respectivamente.

Tal como se observó en el Bosque, algunas especies de plantas de la Zona de Alta Montaña son visitadas prácticamente por todos los órdenes de polinizadores (Tabla 7) como es el caso de Senecio chionophilus, Berberis montana, Adesmia retusa y Euphrasia trifida. En general, las especies vegetales de la Zona de Alta Montaña reciben visitas 1 a 3 órdenes de agentes de polinización.

En cuanto al espectro de mecanismos de polinización en la Zona de Alta Montaña, independientemente del criterio empleado (Tabla 9), la miofilia constituye el mecanismo de polinización más frecuente. Los dípteros visitaron el 89% de las especies estudiadas y constituyeron el orden más importante y el orden significativo de visitantes del 83% de las especies, respectivamente. Particularmente importante es la familia Syrphidae (Tabla 7). Entre las especies miofilicas se destacan: Berberis montana, Berberis linearifolia, Baccharis magellanica, Perezia pedicularifolia, Senecio trifurcatus, Senecio triodon, Ranunculus peduncularis, Escallonia alpina, Azorella incisa

Tabla 7. Presencia de las diferentes familias de polinizadores (agrupadas según orden) en las especies vegetales de la Zona de Alta Montaña. Se indica total de polinizadores por especie.

Tabla 8. Proporciones de visitas efectuadas por diferentes órdenes antófilos a especies de la Zona de Alta Montaña.

Espece	No obs. 10-min.	DIPT	HYM	LEPID	APODI
<i>Adesmia retusa</i>	151	7	83	11	-
<i>Azorella incisa</i>	50	100	-	-	-
<i>Baccharis magellanica</i>	11	100	-	-	-
<i>Berberis linearifolia</i>	27	100	-	-	-
<i>Berberis montana</i>	31	93	6	-	-
<i>Drimys winteri</i>	41	90	10	-	-
<i>Embothrium coccineum</i>	7	-	-	-	100
<i>Escallonia alpina</i>	14	100	-	-	-
<i>Euphrasia trifida</i>	76	68	3	29	-
<i>Ovidia andina</i>	19	78	22	-	-
<i>Perezia pedicularifolia</i>	48	100	-	-	-
<i>Pernettya myrtilloides</i>	45	55	45	-	-
<i>Quinchamalium chilense</i>	146	78	-	22	-
<i>Ranunculus peduncularis</i>	8	100	-	-	-
<i>Senecio bipontinii</i>	15	-	-	100	-
<i>Senecio chionophilus</i>	87	53	25	22	-
<i>Senecio trifurcatus</i>	41	100	-	-	-
<i>Senecio triodon</i>	26	100	-	-	-

DIPT = Diptera, HYM = Hymenoptera, LEPID = Lepidoptera, APODI = Apodiforme.

Tabla 9. Espectro de polinización biótica de la Zona de Alta Montaña considerando el criterio de presencia, órdenes significativos y orden más importante.

Visitantes	Criterio					
	Presencia (1)		Órdenes signif. (1)		Orden + importante	
	n	%	n	%	n	%
Diptera	16	88,89	15	83,33	15	83,33
Hymenoptera	7	38,89	4	22,22	1	5,55
Lepidoptera	6	33,33	5	27,78	1	5,55
Apodiforme	1	5,55	1	5,55	1	5,55

(1) = Porcentajes suman más que 100% porque las especies pueden ser visitadas por más de un Orden según estos criterios.

y Drimys winteri, todas ellas con proporciones de visitas por dípteros sobre el 80%.

Los himenopteros constituyeron polinizadores de menor importancia en la Zona de Alta Montaña, en comparación con el Bosque Valdiviano. El 39 % de las especies estudiadas registraron visitas por himenopteros, pero en niveles significativos en solo el 22% de las especies. Los himenopteros constituyeron los visitantes más importantes en solo el 6% de las especies (Tabla 9). Las especies más frecuentemente visitadas por himenopteros fueron Adesmia retusa y Pernettya myrtilloides (Tabla 8).

Los lepidopteros visitaron el 33% de las especies observadas, pero solo constituyeron el orden de visitantes más importante en el 6% de las especies. La especie más visitada por lepidopteros fué Senecio bipontini.

La única especie visitada en la Zona de Alta Montaña por Apodiformes fué Embothrium coccineum.

Un número importante de las especies de la Zona de Alta Montaña no recibieron visitas durante los periodos de observación. Estas son: Adesmia longipes con 26 periodos de 10-minutos, Baccharis nivalis con 3 periodos de 10-minutos, Pernettya pumila con 21, Ribes cucullatum con 12,

Senecio subdiscoideus con 12, Silene andicola con 43, Berberis serrato-dentata con 2, Calceolaria tenella con 1, Nassauvia ramosissima con 1, Valeriana lapathifolia con 4, Nassauvia revoluta con 3, Erigeron myosotis con 4, Berberis darwinii con 3 y Chloraea gaudichaudii con 3 periodos de 10-minutos. En algunos casos el tiempo de muestreo fué muy corto para una conclusión fundada.

IV.3.c. Intensidad de Visita y Tasa de Visita

Considerando la totalidad de los periodos de observación en cada comunidad, la intensidad de visita fue estadísticamente mayor en el Bosque Valdiviano, en que se registró visitas en el 49% de los periodos de observación en comparación con el 17% en la Zona de Alta Montaña (Tabla 10). También, a pesar de la tasa promedio de visita más alta en la Zona de Alta Montaña, las tasas de visitas fueron estadísticamente mayores en el Bosque Valdiviano (Tabla 10). El número de días de lluvia fue muy similar, 70 días en el Bosque Valdiviano y 71 en la Zona de Alta Montaña. Al considerar los días de lluvia en las dos comunidades a la latitud 40° S las tasas estimadas de visitas, serían alrededor de $0,334 \times 10^{-2}$ visitas/Fl/Min y $0,332 \times 10^{-2}$ visitas/Fl/Min respectivamente.

Comparando la tasa de visita por flor y la

Tabla 10. Comparación de la intensidad de visita y tasa de visita por flor en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña considerando la totalidad de las observaciones de 10 minutos en cada comunidad.

Comunidad vegetal	Total observ. de 10 minutos	Intensidad de visita (%) (1)	Visita/fl/min. (x 100) (2)	
			\bar{X}	DS
Bosque Valdiviano	1049	49,09	0,62	0,05
Zona de Alta Montaña	981	16,51	0,67	0,13

(1) $G = 246,66$; g.l. = 2; $p < 0,001$

(2) $Z = 13,40$; $p = < 0,001$ (Prueba de Wilcoxon)

intensidad de visita en los meses que presentan el máximo número de especies en flor en el Bosque Valdiviano (Noviembre) y en la Zona de Alta Montaña (Enero) (ver Capítulo III) se estableció que la actividad de los visitantes es mayor en el Bosque para tasa de visita y para intensidad de visita (Tabla 10).

Se compararon las tasas de visitas por flor para rangos de temperatura equivalentes en las dos comunidades (Tabla 11). Para los rangos bajos y medios de temperatura (hasta 14° C), la tasa de polinización fue mayor en el Bosque, sin embargo, por encima de este valor no hay diferencias significativas.

Las tasas de visitas registradas pueden emplearse para obtener una estimación muy general del número de visitas recibidas por flor por día en cada comunidad (ARROYO et al 1985). Las flores reciben alrededor de un promedio de 3,4 y 3,6 visitas por flor por día en el Bosque Valdiviano y en la Zona de Alta Montaña respectivamente, considerando un día de actividad desde las 9 horas hasta las 18 horas. Sin embargo, si se consideran los días de lluvia, (es decir la totalidad de los días) el número promedio de visitas es en el orden de 1,82 por día en el Bosque Valdiviano y 1,9 en la Zona de Alta Montaña.

Tabla 11. Resumen de la prueba de Wilcoxon aplicado a las observaciones efectuadas en el Bosque Valdiviano y en la Zona de Alta Montaña en los diferentes rangos de temperatura. Se indica comunidad mayor.

RANGOS DE TEMPERATURA DEL AIRE	BOSQUE		ANTILLANCA		Test Wilcoxon	
	vis/flor/min.				Z	P
	n	\bar{x}	n	\bar{x}		
0 - 14 °C	206	0,05	307	0,57	7,6;	$2,5 \times 10^{-14}$ Bosque
15 - 24 °C	776	0,52	552	0,66	8,3;	$9,5 \times 10^{-17}$ Bosque
25 - 39 °C	69	0,42	111	2,55	0,48;	N.S.

IV.3.d. Variación Estacional en la Intensidad y la Tasa de Visita.

Se propuso que las especies incompatibles concentrarían su floración en el periodo de la temporada con mayor intensidad de polinización (ver Capítulo III). Esto anticipadamente supone que la cantidad de visitas por flor varía a lo largo de la temporada de floración.

Una comparación de las tasas de visita por flor entre pares de meses demuestra que no existe ninguna diferencia estacional clara en el Bosque Valdiviano, por ejemplo al comparar Octubre con Enero, la tasa de visitas es mayor en Octubre ($Z=3,12$ $p=1,8 \times 10^{-3}$ test de Wilcoxon), En el mes de Febrero, al final de la temporada de floración, las tasas de visita floral son altas, superando las de Enero ($Z=5,09$ $p=3,4 \times 10^{-7}$ test de Wilcoxon). En la Zona de Alta Montaña las tasas de visitas fueron generalmente más alta al principio y al final de la estación, por ejemplo al comparar Noviembre con el mes de Diciembre es mayor la tasa de visitas en Noviembre ($Z=3,9$ $p=7,2 \times 10^{-5}$), al comparar el mes de Enero con Febrero e mayor la tasa de visitas en Febrero $Z=4,5$ $p=5,0 \times 10^{-6}$ test de Wilcoxon) (Tabla 12).

Tabla 12a. Comparación de la tasa promedio mensual de visita en el Bosque Valdiviano. De los pares de meses comparados se indica el mes con mayor tasa de visita. (-) indica valores no significativos.

	OCTUBRE	NOVIEMBRE	ENERO	FEBRERO
OCTUBRE	*	-	Z = 3,116 p=1,8x10 ⁻³ OCTUBRE	-
NOVIEMBRE		*	Z = 7,067 p=1,58x10 ⁻¹² NOVIEMBRE	-
ENERO			*	Z = 5,097 p=3,44x10 ⁻⁷ FEBRERO
FEBRERO				*

Tabla 12b. Comparación de la tasa promedio mensual de visita en la Zona de Alta Montaña. De los pares de meses comparados se indica el mes con mayor tasa de visita. (-) indica valores no significativos.

	NOVIEMBRE	DICIEMBRE	ENERO	FEBRERO
NOVIEMBRE	*	Z = 3,968 p=7,24x10 ⁻⁵ NOVIEMBRE	Z = 4,962 p=6,99x10 ⁻⁷ NOVIEMBRE	-
DICIEMBRE		*	-	Z = 3,833 p=1,27x10 ⁻⁴ FEBRERO
ENERO			*	Z = 4,564 p=5,03x10 ⁻⁶ FEBRERO
FEBRERO				*

Tabla 13a. Tasa de visita e intensidad de visita (medida y estimada) a lo largo de la estación de floración, en el Bosque Valdiviano.

	OCTUBRE	NOVIEMBRE	ENERO	FEBRERO
X (E.S.) (n)	0,75 (0,25) 18	0,62 (0,05) 648	0,26 (0,04) 320	0,51 (0,08) 63
% 10 minutos con visitas	66,67	56,18	30,32	66,67
% días con lluvia	70,96	43,33	48,39	10,71
Tasa real (estimada)	0,218	0,354	0,134	0,457
Intensidad de visita real (estimada)	19,36	31,85	15,65	59,52

Tabla 13b. Tasa de visita e intensidad de visita (medida y estimada) a lo largo de la estación de floración, en la Zona de Alta Montaña.

	NOVIEMBRE	DICIEMBRE	ENERO	FEBRERO
X (E.S.) (n)	0,58 (0,39) 100	0,02 (0,23) 44	0,67 (0,13) 773	3,53 (1,46) 64
% 10 minutos con visitas	44,00	2,28	11,99	45,32
% días con lluvia	46,66	54,83	48,39	10,71
Tasa real (estimada)	0,309	0,010	0,347	3,151
Intensidad de visita real (estimada)	23,49	1,03	6,19	40,47

La frecuencia de días de lluvias fuertes, en que los polinizadores no realizaron visitas varía según el mes (Tablas 13a, 13b). Al estimar la tasa media e intensidad de visita, tomando en consideración los días de lluvias fuertes en las dos comunidades (Tabla 13a, 13b), no se encontró un patrón estacional consistente en las tasas de visita floral del Bosque Valdiviano. Sin embargo, persiste la tendencia en las flores de la Zona de Alta Montaña a recibir más visitas al principio y final de la temporada que en los meses de Diciembre y Enero.

IV.4. DISCUSION

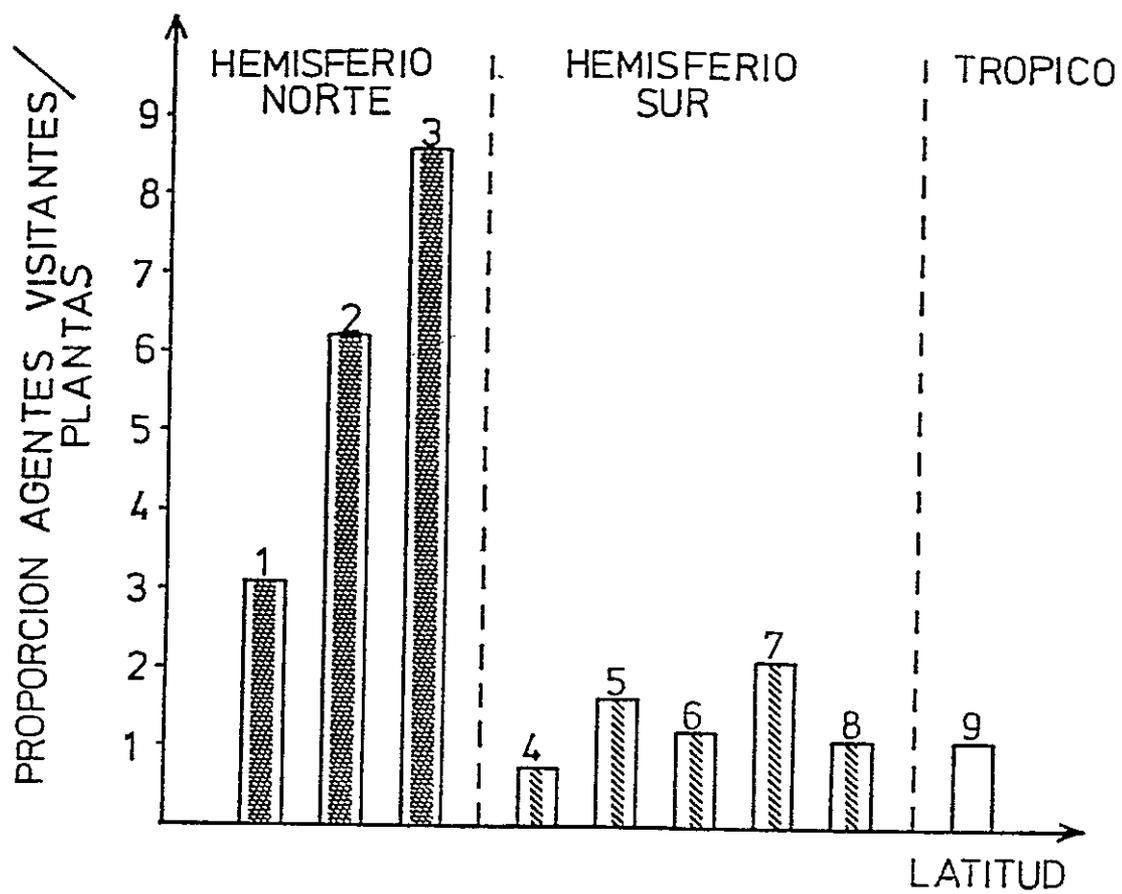
El aspecto mas sobresaliente de la polinización en las dos comunidades estudiadas, es la baja riqueza de polinizadores en relación a otras áreas templadas del mundo en combinación con un nivel de anemofilia relativamente bajo en el caso del Bosque Valdiviano. Para la misma latitud, en el hemisferio Norte, la frecuencia de anemofilia en los árboles del bosque es alrededor de 81% (REGAL 1982), o sea proporcionalmente 3,5 veces mayor que en los árboles del Bosque Valdiviano. En cambio, la frecuencia de anemofilia en el Bosque valdiviano es mayor que en algunos Bosques Tropicales (8,2% Alta Guayana Tropical; RAMIREZ (1989); 3,57% en un Bosque de Neblina en Jamaica, TANNER (1982).

La baja diversidad de los organismos antófilos en las comunidades puede apreciarse comparando datos aislados disponibles para otras regiones. Para comunidades leñosas en Nueva Zelandia PRIMACK (1983) registró en Leptospermum scoparium, un arbusto trepador, 45 especies de insectos, además, en el resto de la vegetación registró una amplia variedad de especies de mariposas, abejas, moscas, escarabajos que visitan un total de 82 especies de plantas. HERRERA (1988), en un matorral mediterráneo a 37° N registró 187 especies de insectos en 30 especies de

plantas. En 12 especies herbáceas de un bosque boreal BARRETT & HELENURM (1987) encontraron un promedio de 13,9 especies de insectos visitantes por especies y un total de 103 especies. RATCHKE (1988), en un matorral en el hemisferio Norte, a 41° de latitud encontró 43 especies de insectos en un total de 14 plantas. En el hemisferio Sur, a los 33° S, USLAR (1982) encontró 71 especies de insectos en 59 especies vegetales. En la Zona de Alta Montaña de Chile Central, ARROYO et al. (1982) registraron 147 especies de visitantes en 137 especies de plantas en 3 niveles altitudinales. INOUYE & PYKE (1988) en Australia a 36° S encontró una proporción mayor, con 90 especies de polinizadores en 43 especies vegetales. En una comunidad tropical RAMIREZ (1989) a 5° N, registró 62 especies de polinizadores en 55 especies de plantas (Fig. 18).

En nuestros resultados para el Bosque Valdiviano el número total de especies antófilas fué 50 en 31 especies de plantas y para la Zona de Alta Montaña el registro de polinizadores fué de 24 especies en 31 especies de plantas. En la Fig. 18 se puede establecer que los registros del hemisferio Norte presentan proporciones de insectos/plantas más altos en comparación al hemisferio Sur y a una comunidad tropical. La única comunidad tropical estudiada en detalle no presenta la más alta proporción insecto/planta. Sin embargo, este es un bosque tropical

Fig. 18. Razón de agentes visitantes respecto a plantas visitadas en algunas comunidades del Hemisferio Sur y Norte. La información utilizada es la siguiente: 1.- RATHCKE (1988) 41° L.N.; 2.- HERRERA (1988) 37° L.N.; 3.- BARRETT & HELENURM (1987) 40° L.N.; 4.- ZONA de ALTA MONTAÑA 40° L.S.; 5.- BOSQUE VALDIVIANO 40° L.S.; 6.- USLAR (1982) 33° L.S.; 7.- INOUBE & PYKE (1988) 36° L.S.; 8.- ARROYO et al. (1981) 33° L.S.; 9.- RAMIREZ (1989) 5° L.N.



montano y por lo tanto, no es representativo del trópico.

Las tasas reales de visitas del Bosque Valdiviano ($0,334 \times 10^{-2}$ visitas/Fl./Min. y de la Zona de Alta Montaña ($0,332 \times 10^{-2}$) son mucho menores que las de la Cordillera de Chile Central, acercándose a las tasas registradas al límite de la vegetación (ARROYO et al. 1985). Son más altas que en la Zona Subalpina de la Patagonia Chilena ($0,2 \times 10^{-2}$ visitas/Fl./Min., ARROYO & SQUEO 1990), una región caracterizada por una baja abundancia de polinizadores. Las tasas reales de visitas en las dos comunidades son mucho más bajas que las que INOUE & PYKE (1988) encontraron en las Snowy Mountains en Australia. No existen datos comparativos para bosques.

Las tasas de visita fueron estadísticamente mayores en el Bosque Valdiviano en comparación con la Zona de Alta Montaña a la latitud 40° S, indicaría que la disponibilidad de polinizadores es mayor en el Bosque Valdiviano. Sin embargo, estos datos deben interpretarse con mucho cuidado, en cuanto a la efectividad de la polinización biótica. La efectividad de las visitas estaría condicionada por el tamaño de la planta (FRANKIE 1976, ARROYO 1976) y la distancia entre los individuos (BAWA 1974). Dado que la biomasa floral por individuo es mucho mayor en las especies del Bosque Valdiviano, la proporción de visitas inefectivas

en aquellas especies que poseen autoincompatibilidad genética o que son dioicas (ver capítulo V) sería muy superior que en las plantas más pequeñas de la Zona altoandina. En el Bosque Valdiviano es de esperar una proporción alta de las visitas entre flores de un mismo individuo. Por lo tanto, no se puede descartar, con los tipos de observaciones efectuadas aquí, la posibilidad que las especies del Bosque Valdiviano reciban proporcionalmente menos visitas efectivas que las especies de la Zona de Alta Montaña a los 40° S. Esta posibilidad será evaluada en el Capítulo V, a través de una comparación directa de fecundidad.

V. SISTEMAS DE REPRODUCCION EN EL BOSQUE VALDIVIANO Y EN LA ZONA DE ALTA MONTANA

V.1. INTRODUCCION

Hasta la década de los 70, la mayoría de las determinaciones de los sistemas de reproducción en plantas se efectuaron como parte de estudios biosistemáticos (TOWNER 1977) y con énfasis en grupos herbáceos. Estudios sobre la incidencia de la autoincompatibilidad genética y la dioecia al nivel comunitario son aún escasos. Esto no es sorprendente, puesto que, trabajar al nivel comunitario requiere efectuar cruzamientos de plantas en el terreno, bajo condiciones frecuentemente difíciles de manejar, sobre todo en el caso de las especies leñosas.

Para evaluar el rol de factores intrínsecos y extrínsecos sobre los sistemas de reproducción se ha propuesto (Capítulo I) que es esencial contar con información sobre los sistemas de reproducción y fecundidad

de todas las formas de vida en varias comunidades vegetacionales que difieren en los regímenes de polinización. También es conveniente caracterizar las especies autocompatibles e incompatibles desde la perspectiva de la asignación de recursos a nivel de las estructuras florales, puesto que algunos autores han encontrado una relación estrecha entre la asignación de biomasa floral a estructuras masculinas y el grado de autogamia (CHARNOV 1987)

V.1.a Estado Actual de Conocimiento de los Sistemas de Reproducción en Comunidades.

Para bosques, hasta la fecha la mayoría de los esfuerzos se han concentrado en las zonas tropicales. Sin embargo, a nivel de formas de vida la información es muy incompleta.

BAWA (1974), trabajando con las especies arbóreas en un Bosque Tropical Deciduo en Costa Rica a 10° N, encontró autoincompatibilidad genética en 79% de 34 especies hermafroditas y la dioecia en el 22% del total de las especies. También trabajando con árboles, en un Bosque Tropical Húmedo en Costa Rica a 10° N (BAWA et al. 1985a), determinaron que la autoincompatibilidad genética se presentaba en el 86% de 28 especies de árboles

hermafroditas estudiados y la dioecia en 23% del total de especies arbóreas del bosque. Por otro lado, en 17 especies hermafroditas (arbóreas, arbustivas y trepadoras) de un Bosque Tropical Deciduo Secundario de Venezuela, a 10° N, RUIZ & ARROYO (1978) determinaron que la frecuencia de autoincompatibilidad es 71% mientras que la dioecia fue registrada en el 23% de las especies de estas formas de vida en general. BULLOCK (1985) en un Bosque Tropical Deciduo en México a 19° N, determinó la presencia de autoincompatibilidad genética en 76% de un total de 33 especies hermafroditas leñosas. La dioecia, por otra parte se encontró en el 12,3% de la flora total del bosque, considerando todas las formas de vida y en 24% de las especies arbóreas.

En Venezuela, en un Bosque Tropical de Neblina de Altura, SOBREVILA & ARROYO (1982), encontraron incompatibilidad genética en 38% de las 13 especies leñosas hermafroditas estudiadas, con una frecuencia de 31% para la dioecia. TANNER (1982), en un bosque montañoso en Jamaica encontró que 21,4% de las especies arbóreas eran dioecias (14,3% del resto eran facultativamente dioecia). Por lo menos 83% de las especies hermafroditas eran autocompatibles. En un bosque montañoso en México el 83% de los árboles estudiados por HERNANDEZ & CARREON (1987), eran autocompatibles. Otros autores han proporcionado

información únicamente sobre la frecuencia de dioecia para otros bosques o floras tropicales (ASHTON 1969, CROAT 1979 FLORES & SCHEMSKE 1984). En el único estudio en que se ha puesto énfasis particular en las especies herbáceas en los trópicos (KRESS comunicación personal), encontró incompatibilidad genética en solamente 11% de 18 especies herbáceas de un Bosque Tropical de Costa Rica.

La información sobre sistemas de reproducción en bosques templados es prácticamente inexistente. La falta de información se debe indudablemente a que los investigadores han estado principalmente preocupados de hipótesis en que la polinización biótica es un componente importante. Dado que la anemofilia es común en muchos bosques templados del hemisferio norte (REGAL 1982, WHITEHEAD 1983) los bosques templados han sido menos atractivos en este aspecto que los bosques tropicales.

En Chile Central, en un bosque montano de Kageneckia angustifolia a 33° S, ARROYO & USLAR (en prep.) encontraron la autoincompatibilidad genética en 40,5 % de 37 especies que incluyeron el espectro completo de las formas de vida del bosque. La dioecia fue detectada en el 9,2% de las especies. BARRETT & HELENURM (1987) estudiaron 12 hierbas perennes un Bosque Boreal de Coníferas en New Brunswick, 47° N, encontrando un 36 % de incompatibilidad

genética.

En áreas de alta montaña la representación de varias formas de vida en los estudios de sistemas de reproducción es mejor. POJAR (1974) estudió todas las especies presentes en cuadrados ubicados aleatoriamente en una Pradera Subalpina en la British Columbia en Canadá a 49° N, encontrando autoincompatibilidad genética en 41% de las especies hermafroditas (39) y dioecia un 7% de la flora total. ARROYO & SQUEO (1990) efectuaron pruebas a posteriori para asegurar que no hubo desviaciones significativas entre el espectro de formas de vida en su muestra de 124 especies hermafroditas estudiadas en la zona alpina de la Patagonia chilena, 50° S. y la flora total. La frecuencia de la autoincompatibilidad genética en 124 especies hermafroditas es 30% de las especies y la dioecia se registró en el 6% del total de la flora.

V.1.b. Asignación de Biomasa a las Flores según Sistema de Reproducción.

CRUDEN & LYON (1985) han demostrado que la asignación de biomasa es mayor en las flores de las especies xenógamas-obligadas que en las xenógamas facultativas y autógamas. Sin embargo la determinación del sistema de reproducción de las especies se basó en un

Índice que no contempló información precisa sobre la presencia o ausencia de incompatibilidad genética. LOVETT-DOUST & CAVERS (1982) observaron que la asignación de biomasa a estructuras masculinas relativa a estructuras femeninas puede ser mayor en especies autoincompatibles que en especies compatibles. También se ha mostrado que en las especies xenógamas-obligadas la razón P/O (granos de polen a óvulo) es mayor (CRUDEN 1977). CRUDEN (1977) también mostró que la razón P/O aumenta en las especies de las etapas tardías de sucesión. Sin embargo, no contestó la pregunta si hay una diferencia entre la asignación de biomasa floral entre plantas autoincompatibles y compatibles en las etapas tardías de sucesión, puesto que no contó con información detallada sobre los sistemas de reproducción de las especies. BARRETT & HELENURM (1987) encontraron que la proporción P/O de algunas de las especies autocompatibles del Bosque Boreal fueron tan altos como especies que CRUDEN habría considerado en su clase xenógama.

En habitats como el Bosque Valdiviano y la Zona de Alta Montaña donde las especies supuestamente son K-seleccionadas, la asignación de biomasa a las flores podría ser muy parecida en las especies autoincompatibles y compatibles. Esto es esperable, porque aunque las especies podrían perder la incompatibilidad genética, la selección

natural debería favorecer la mantención de un grado de fecundación cruzada en ambientes donde la mortalidad de plántulas, es alta por razones abióticas (Zona de Alta Montaña) y bióticas (Bosque Valdiviano). Pensamos que es importante poner a prueba esta hipótesis puesto que algunos autores (e.g. WIENS, 1984) recientemente han publicado trabajos en que se ha categorizado especies como xenógamas y no-xenógamas basadas únicamente en el tamaño de la flor.

V.1.c. Ojetivos Especificos

Teniendo en cuenta lo anterior los objetivos especificos de este capítulo son:

- 1) Determinar y comparar los sistemas de reproducción para especies de diferentes formas de vida presentes en el Bosque Valdiviano y la Zona de Alta Montaña.
- 2) Determinar y comparar la fecundidad de las especies en las dos comunidades bajo polinización natural.
- 3) Determinar y comparar la asignación de biomasa en las estructuras florales de las especies según sistema de reproducción en las dos comunidades.

- 4) Comparar los patrones de floración de las especies según su sistema de reproducción.

V.2. METODOS

Los sistemas de reproducción del Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña se determinaron a través de la observación de la distribución y funcionalidad de los sexos, en combinación con un programa de cruzamientos experimentales en las especies hermafroditas, para detectar la presencia de autoincompatibilidad genética, autogamia y agamospermia obligada. Para evitar una selección a priori de especies, en las dos comunidades, que pudiera traducirse en una selección no representativa de las formas de vida presentes, se intentó trabajar con la totalidad de las especies en cada comunidad. Para este efecto, a medida que se inició la floración de las distintas especies, éstas fueron observadas inicialmente por su morfología floral y distribución de sexos y luego, donde correspondía, ingresadas al programa de cruzamientos. El programa de cruzamientos en la Zona de Alta Montaña se efectuó en los veranos de 1984 y 1985, repitiendo (debido a la acción dañina del viento) y completando algunos ensayos durante el verano de 1986. Los ensayos en el Bosque Valdiviano se llevaron a cabo en 1985 y 1986, efectuándose algunas repeticiones (debido a la acción humana) en el año 1987.

V.2.a. Análisis de Sexos

Primeramente, se efectuó un análisis detallado de la distribución de los sexos bajo microscopio estereoscópico, clasificando las especies como hermafroditas (los dos sexos representados en la misma flor), monoecias (presencia de flores masculinas y femeninas en el mismo individuo), andromonoecias (presencia de flores masculinas y hermafroditas en el mismo individuo), ginodioecias (presencia de individuos femeninos e individuos hermafroditas) y dioecias (presencia de individuos masculinos e individuos femeninos) (no se detectó casos de ginomonoecia y androdioecia). Se hizo la distinción entre ginodioecia verdadera y la dioecia funcional en las especies morfológicamente ginodioecas (ARROYO & RAVEN 1975) a base de la capacidad de los individuos hermafroditas de formar frutos y semillas mediante polinización cruzada manual.

V.2.b. Cruzamientos Experimentales

Se determinó la presencia de autoincompatibilidad genética, autogamia y agamosperma obligada usando el programa de cruzamientos desarrollado por RUIZ & ARROYO (1978) para las especies en que fué técnicamente factible

la emasculación sin alterar excesivamente el desarrollo de la flor y de BAWA (1974) para las especies en que no fué posible realizar la emasculación sin dañar excesivamente las flores. En ambos casos se detectó la incompatibilidad genética, a base de la formación de frutos y semillas por autopolinización manual relativa a la polinización cruzada. La autogamia se determinó comparando la producción de semillas formadas por autopolinización automática relativa a la autopolinización manual. Finalmente la agamospermia obligada se determinó cuantificando la producción de frutos y semillas de flores emasculadas.

Todos los ensayos para detectar la autoincompatibilidad genética, autogamia y agamospermia, con la excepción de aquellos en Viola reichei y en Nothofagus dombeyi, fueron realizados en plantas en su habitat natural. En el caso de Viola reichei se usaron individuos transplantados desde el habitat natural a maceteros instalados en un vivero en Valdivia. En el caso de N. dombeyi se emplearon individuos del Jardín Botánico de la Universidad Austral de Chile, Valdivia. Dichos individuos pertenecen al bosque original del actual Jardín Botánico.

Cada prueba se efectuó por lo menos en 10 flores por individuo, en 2 - 5 individuos por especie. El número

de individuos dependió de la abundancia de la especie y la facilidad de llegar a las ramas donde se encontraban las flores. En los árboles y enredadera del Bosque Valdiviano, donde las flores pueden encontrarse por encima de los 30 metros, fue necesario emplear escaleras para llegar a las flores. A continuación se proporciona detalles de los protocolos de los ensayos efectuados y a cada uno de ellos se le asignará un número (I, II, III, IV, V).

- Autopolinización manual (I):

Se aislaron flores en estado de yema en bolsas de papel blanco o de tela (algodón) o en malla fina para evitar que éstas fueran visitadas por los polinizadores. Una vez abiertas las flores, se efectuó la autopolinización manual tomando polen maduro de la misma flor con pinzas finas y colocándolo en la superficie del estigma receptivo. Se comprobó la presencia de polen en el estigma con una lupa de campo. Luego las flores polinizadas fueron tapadas nuevamente. Teniendo en cuenta que es difícil detectar el estado máximo de la receptividad del estigma en condiciones de terreno, se volvieron a polinizar las mismas flores durante días sucesivos. Se retiró la bolsa o malla una vez que las flores polinizadas estaban senescentes, o cuando se observó el desarrollo inicial de frutos. Más adelante en la estación (de acuerdo

con el período de fructificación de la especie), se registró la presencia o ausencia de frutos en cada flor polinizada, retirando los frutos maduros presentes para el posterior conteo de semillas. Se recolectaron los frutos anemócoros o frutos dehiscentes en la etapa predehiscente para evitar la pérdida de semillas. En el laboratorio se extrajeron las semillas, comprobándose la presencia del embrión bajo lupa. Sólo se contabilizaron semillas en que el embrión estaba claramente desarrollado.

En la Familia Compositae, el hecho que el polen está depositado directamente sobre el estigma hace innecesario efectuar la autopolinización manualmente. En la Familia Compositae se ha detectado la autoincompatibilidad genética contrastando los resultados de la prueba de autopolinización automática con los de la polinización cruzada.

- Polinización cruzada manual (II)

Las condiciones a las que están expuestas las flores en las pruebas de autopolinización manual podrían influir en el éxito de la fecundación. Dentro de las bolsas de polinización es común el aumento de la temperatura, mayor humedad relativa y menor luminosidad. En particular cambios en la temperatura, podrían conducir a

la deshidratación de algunas de las flores. Por lo tanto, la falta de la formación de frutos y semillas bajo la autopolinización manual, no constituye una prueba definitiva de la presencia de autoincompatibilidad genética, puesto que tal resultado podría reflejar las condiciones experimentales. Para evitar resultados equivocos de esta naturaleza, se efectuó polinización cruzada manual como un control de las condiciones experimentales. La comparación de los resultados de la autopolinización manual y polinización cruzada manual, además, permite cuantificar el grado de la autoincompatibilidad genética presente, que rara vez es completa (MULCAHY 1979).

La polinización cruzada fué realizada en flores previamente tapadas. Se procedió a emascular las flores en el estado de yema, abriendo los pétalos y sépalos cuidadosamente con una pinza de punta fina o con una aguja enmangada y extrayendo las anteras aún no dehiscentes. Se volvieron a tapar las yemas hasta la antésis. Una vez abierta las flores emasculadas, se procedió a polinizarlas con polen proveniente de otros individuos de la misma especie que se encontraban distantes de la planta a polinizarse, repitiendo las polinizaciones en los días siguientes. Las bolsas fueron retiradas cuando las flores habían caído y/o se observó desarrollo de frutos. Una vez

maduros los frutos fueron recolectados y se cuantificó el número de semillas por fruto y por flor cruzada.

Las pequeñas flores de las compuestas, con dehiscencia precóz de las anteras, no permite emasculación con confianza. Para especies pertenecientes a esta Familia, las pruebas de fecundación cruzada fueron realizadas sin emasculación (protocolo de BAWA 1974), de manera que las semillas obtenidas en esta prueba podrían constituir una mezcla provenientes de la autopolinización automática y polinización cruzada en el caso que la planta fuese autocompatible. En el caso de que la planta fuese autoincompatible las semillas solo podrían ser el producto de la polinización cruzada.

- Autopolinización automática (III)

En este caso se desea comprobar si puede ocurrir la autopolinización sin la intervención de un agente de polinización. Se marcaron flores en el estado de yema, aislándolas de la actividad de los polinizadores en bolsas de polinización. Las bolsas de polinización se retiraron de las flores cuando se observó el desarrollo de frutos o cuando las flores estaban senescentes. Posteriormente se cuantificó la formación de frutos y semillas, comparando los resultados con los de la prueba de polinización manual.

- Agamospermia obligada (IV)

En flores emasculadas se determinó si la especie es capaz de formar frutos y semillas en la ausencia del gameto masculino. Se procedió de la misma manera descrita para la autopolinización artificial, salvo que se volvieron a tapar las flores emasculadas sin polinizarlas. En la etapa de maduración de frutos, se recolectó los frutos que habían formado las flores emasculadas y se contabilizó el número de semillas por fruto.

El pequeño tamaño de las flores de las especies de la familia Compositae nuevamente exigió que modificáramos el método estándar para detectar la agamospermia. En las Compuestas se tomó cabezuelas no abiertas y con una hoja de afeitar se eliminó la parte superior que incluía las anteras y el estigma. Posteriormente se cubrió las cabezuelas manipuladas hasta la etapa en que se secaron las flores o habían aparecido frutos. Debido a que esta técnica es muy drástica, sólo es confiable en la medida que los resultados sean positivos.

El índice de agamospermia se obtiene del cociente entre los valores obtenidos de los ensayos de emasculación y de la polinización cruzada manual. Los valores de este

Indice varían en un rango relativamente amplio, por lo tanto, se distinguen tres categorías: levemente agamospérmico (0 - 0,19), parcialmente agamospérmico (0,20 - 0,80) y altamente agamospérmico (0,80 en adelante)

- Criterios de incompatibilidad genética

Se empleó el mismo criterio desarrollado por RUIZ & ARROYO (1978) y utilizado por autores posteriores como BULLOCK (1985), considerando aquellas especies genéticamente autoincompatibles que formaron menos de un quinto de semillas por flor cruzada mediante autopolinización manual, en comparación con la polinización cruzada manual. No se usó este criterio en las Compuestas, puesto que la probabilidad de la autofecundación es siempre mayor que la de la polinización cruzada. En este caso se utilizó los resultados de la polinización cruzada como un control no cuantitativo. En las Compuestas se consideró autoincompatible a aquellas especies que formaron menos del 20% de semillas bajo autopolinización automática, relativo al número de flores en la cabezuela, siempre y cuando la prueba de reproducción cruzada sea positiva.

- Fecundidad Natural (V)

Para determinar la fecundidad absoluta se marcaron

ramas o flores en varios individuos y se dejaron expuestos a las condiciones ambientales de polinización. En la cinta adhesiva que individualiza la rama se registró el número de yemas contabilizadas. Posteriormente se cuantificaron los niveles de producción de frutos y semillas como en los casos anteriormente detallados. Se determinó la fecundidad relativa de las especies en base a la razón número de semillas por flor por polinización natural versus número de semillas por flor por polinización cruzada a mano.

V.2.c. Asignación de Biomasa en las Partes Florales.

Fueron disectadas flores frescas de prácticamente la totalidad de las especies ubicada en los lugares de trabajo. El material fue recolectado de 30 flores provenientes de 3 - 5 individuos de cada especie y sus partes fueron separadas en pedúnculo, sépalos, pétalos, estambres y gineceo en cada uno de los casos. Para cada una de las especies fue registrado el número total de elementos florales. Cada grupo de estructuras fue envuelto en papel aluminio. Para obtener el peso total de los estambres se procedió de la siguiente manera: se eligieron flores recién abiertas (aquellas que presentaron anteras cerradas) y de ellas fue separado el filamento de la antera, las anteras abiertas fueron reemplazadas con anteras cerradas, sobre todo en aquellas especies en que

los estambres maduran primero que el gineceo. Posteriormente, este material se secó a 60° C por tres días y una vez seco y frío fue pesado en una balanza Sartorius (g.) de 5 cifras y la diferencia del paquete con material vegetal y sin material vegetal, proporcionó el peso seco de las estructuras separadas de las flores de cada especie.

Para calcular la proporción polen/óvulo se utilizó la metodología de CRUDEN (1977). Se determinó primero el número de granos de polen por flor. Se recolectaron yemas florales en el terreno de un mínimo de 5 individuos por especie. Estas yemas fueron fijadas en Carnoy III, por 24 horas, posteriormente en el laboratorio se cambiaron a alcohol de 70% (en el lugar de recolección las yemas fueron revisadas para asegurarse que no estaban abiertas). De una yema de cada individuo, se extrajeron las anteras colocándolas en tubos que contenían 0.2 ml de una mezcla de ácido láctico y glicerina (proporción de 3:1) con unas gotas de azul de metileno. Luego se maceraron las yemas dentro de la solución con una barra de vidrio (CRUDEN 1977, RIVEROS et al. 1987). Para asegurarse que los granos de polen se habían liberado de las anteras se observó alicuotas de la mezcla bajo lupa. Posteriormente las suspensiones fueron agitadas por 10 minutos en un agitador (Lab Line Instrument) para obtener una suspensión homogénea. Luego se colocaron unas gotas de la suspensión

sobre un hemacitómetro (AO Bright-line hemacytometer) y se contaron los granos de polen que están dentro del reticulado del hemacitómetro. Este proceso fue repetido para cada uno de los 5 tubos. Para estimar el número total de granos de polen por flor se calculó primero el promedio total de polen contado, luego fue multiplicado por el volumen total del macerado y fue dividido por el volumen del área de recuento del hemacitómetro.

Para determinar el número de óvulos por flor se utilizaron las mismas yemas en las cuales se extrajeron las anteras. Los óvulos fueron contados cuidadosamente sobre un vidrio reloj colocado sobre una placa oscura. La determinación de la relación polen/óvulo, se efectuó dividiendo el número de granos de polen por flor, por el número de óvulos de la misma flor.

V.3. RESULTADOS

V.3.a. Sistemas Sexuales

- Bosque Valdiviano

En las 73 especies del Bosque Valdiviano, se observó un amplio espectro de sexualidad que abarca desde la dioecia pura hasta el hermafroditismo (Tabla 14) (ver anexo Tabla I, para la flora total).

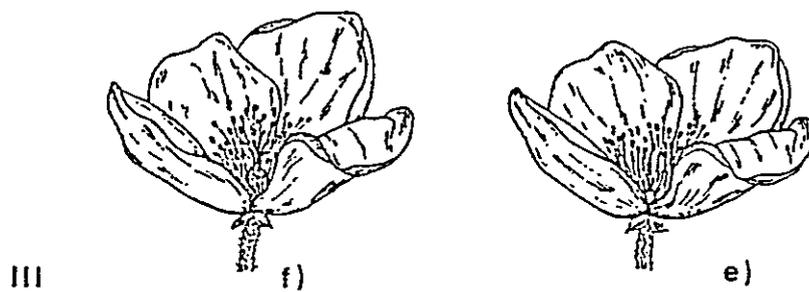
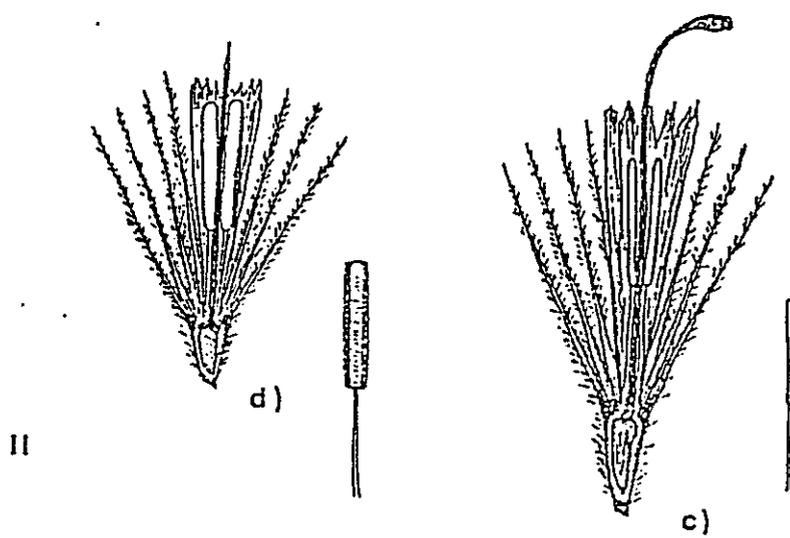
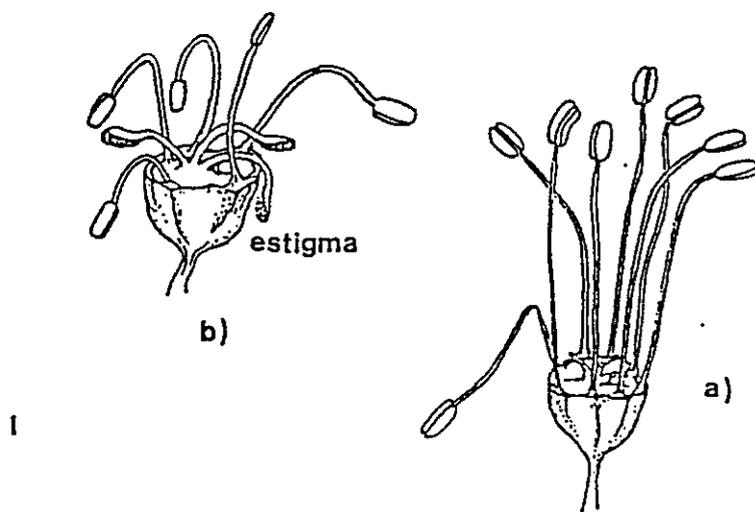
Doce (16,4%) de las especies, derivadas de 10 Familias, son dioicas o funcionalmente dioicas. Entre ellas, la dioecia se habría descrito anteriormente en la literatura para Aextoxicon punctatum, Aristotelia chilensis, Cotula scariosa, Baccharis sphaerocephala, Dioscorea brachybothrya, Lepidoceras kingii y Maytenus magellanica. Se reporta por primera vez la dioecia en Dasyphyllum diacanthoides, Hydrangea serratifolia, Buddleja globosa, Ribes magellanicum y Gaultheria phillyreifolia (Fig. 19) que en conjunto constituyen el 42% del total de las especies dioecias.

CABRERA (1959) describe plantas femeninas y hermafroditas en Dasyphyllum diacanthoides correspondiente a la condición de ginodioecia. En el lugar de estudio las

Tabla 14. Sistemas sexuales en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña, latitud 40°S, Chile.

Sistema sexual	Bosque valdiviano		Zona de Alta Montaña	
	No spp. (Familias)	%	No spp. (Familias)	%
Dioecia	12 (10)	16,4	12 (7)	15,8
Ginodioecia	0	-	1 (1)	1,3
Monoecia	9 (7)	12,3	5 (3)	6,6
Andromonoecia	2 (2)	2,7	0	0
Polígama	1 (1)	1,4	0	0
Tristílica	1 (1)	1,4	0	0
Distilíca	0	-	1 (1)	1,3
Hermafrodita monomórfica	48 (34)	65,8	57 (22)	75,0
Total	73	100,0	76	100,0

Fig. 19. I. Hydrangea serratifolia a) flor de individuo masculino, b) flor de individuo femenino con estigmas desarrollados; II. Dasyphyllum diacanthoides a) flor de individuo femenino, b) flor de individuo masculino; III. Eucryphia cordifolia a) flor masculina, b) flor femenina.



flores de las cabezuelas hermafroditas carecen de un estigma normal y poseen un ovario con un óvulo atrofiado, siendo funcionalmente masculinas (Fig. 19). En cuanto a Hydrangea serratifolia, las flores de los individuos femeninos poseen anteras estériles, que carecen de polen, mientras las flores de los individuos masculinos poseen un pistilo vestigial (Fig. 19). McCLINTOCK (1957) describe la dioecia en varias especies del género Hydrangea, por lo tanto no es sorprendente encontrar una situación paralela en la única especie chilena.

En Buddleja globosa existen plantas femeninas con anteras estériles y plantas morfológicamente hermafroditas con anteras bien desarrolladas y fértiles y ovario presente. Sin embargo, los individuos hermafroditas son funcionalmente masculinos (Tabla 15). En Ribes magellanicum se encuentran individuos masculinos con ovarios vestigiales y anteras grandes fértiles, junto con plantas cuyas flores tienen el ovario muy desarrollado y anteras vacías, que son funcionalmente femeninas (Tabla 15). Se ha descrito la dioecia en Ribes cucullatum en Chile (ARROYO & SQUEO 1990) y en varias especies del hemisferio norte (e.g. KAY & STEVEN 1986). En Gaultheria phillyreifolia la diferencia entre las plantas femeninas y masculinas es muy sutil. Las plantas femeninas poseen pistilos más largos que las masculinas y las anteras

Tabla 15. Fertilidad de los sexos hermafroditas y femeninos en algunas especies ginodioicas, mostrando el caracter masculino funcional del sexo hermafrodita.

	Morfologicamente hermafroditas		Femeninas	
	Flores (indiv.)	% Frutos	Flores (indiv.)	% Frutos
BOSQUE VALDIVIANO				
Buddleja globosa	284 (2)	0	363 (5)	93,94
Ribes magellanicum	843 (7)	0	1049 (12)	88,65
Gaultheria phillyreifolia	229 (2)	0	635 (13)	55,43
ZONA DE ALTA MONTAÑA				
Ovidia andina	90 (5)	0	162 (8)	77,8

carecen de polen. Se comprobó que las plantas con pistilo corto (masculinas) no formaron frutos (Tabla 15). Según SLEUMER (1985) la dioecia es desconocida en Gaultheria aunque se ha descrito la ginodioecia en G. rupestris y G. oppositifolia de Nueva Zelandia. El resultado reportado acá constituirá el primer hallazgo de dimorfismo sexual en el género Gaultheria en el continente Sud-americano.

La monoecia caracteriza 9 especies (12,3%) derivadas de 7 familias (Tabla 14). Entre las restantes especies del bosque se ha ubicado Laurelia philippiana en la clase "poligama". En cada inflorescencia se encuentran flores masculinas de posición basal, femenina en posición apical y ocasionalmente hermafroditas en posición intermedia. MUÑOZ (1980) y RODRIGUEZ et al. (1983) describen esta especie como poligama o dioica. No se observó la dioecia en el lugar de estudio. SCHODDE (1983) la describe como poligama, pero con las flores masculinas en posición apical en las inflorescencias.

Dos especies del Bosque Valdiviano, previamente descritas como hermafroditas son andromonoicas (Eucryphia cordifolia y Azara lanceolata). En ambas especies las flores masculinas son más pequeñas que las hermafroditas, ubicándose en la base de las ramas que llevan las flores (E. cordifolia) o inflorescencias (A. lanceolata).

La heterostilia es escasa en el Bosque Valdiviano, siendo representada solo por Oxalis valdiviense que es tristilica.

Las restantes 48 especies del bosque (65,8%) son hermafroditas monomórficas.

- Zona de Alta Montaña

En las 76 especies de la Zona de Alta Montaña se observó una menor diversidad de sistemas sexuales que en el Bosque Valdiviano (Tabla 14) (ver anexo Tabla II, para la flora total).

La dioecia caracteriza 12 (15,8%) de las especies provenientes de 7 familias. Entre ellas se había descrito la dioecia anteriormente en todas con la excepción de Ovidia andina y Gaultheria phillyreifolia (ver Bosque Valdiviano). MUNOZ (1980) describe O. andina como ginodioica. Sin embargo, los individuos morfológicamente hermafroditas son funcionalmente masculinos (Tabla 15).

La monoecia fue registrada en 5 especies de 3 familias (Tabla 14), la distilia en 1 (Quinchamalium

chilense) y la ginodioecia se caracteriza en una (Cortaderia pilosa). Las restantes 57 especies son hermafroditas.

A pesar de la menor diversidad de sistemas sexuales en la Zona de Alta Montaña, al agrupar las ginodioicas con las dioicas, las andromonoicas, poligamas y monoicas juntas y las tristilas y distilas con las hermafroditas, no había diferencias significativas en el espectro de sistemas sexuales en las dos comunidades ($G = 3,692$; d.f. = 3 ; $p > 0,05$).

- Incidencia de la dioecia según forma de vida en ambas comunidades.

En ambas comunidades la incidencia de la dioecia fué mayor en la forma de vida leñosa. En el Bosque Valdiviano el 22,5% de las especies son dioicas, en cambio en la forma de vida herbácea solo el 4,2%. En la Zona de Alta Montaña, el 35,7% de las especies leñosas son dioicas, en cambio la incidencia sobre las herbáceas es 4,2%. Sin embargo, entre ambas comunidades no hay diferencias significativas, en la incidencia de dioecia comparando una forma de vida determinada (Tabla 16).

Tabla 16. Comparación de la incidencia de la dioecia en especies leñosas versus herbáceas en el Bosque Valdiviano y la Zona de Alta Montaña.

BOSQUE VALDIVIANO

FORMA DE VIDA	DIOICAS		HERMAFRODITAS Y OTROS SISTEMAS	
	n	%	n	%
LEÑOSAS n = 49	11	(22,45)	38	(77,55)
HERBACEAS n = 24	1	(4,17)	23	(95,83)
TOTAL ESPECIE	12	(16,44)	61	(83,56)

p = 0,083 Test Exacto de Fisher

ZONA DE ALTA MONTAÑA

LEÑOSAS n = 28	10	(35,71)	18	(64,29)
HERBACEAS n = 48	2	(4,17)	46	(95,83)
TOTAL ESPECIE	12	(15,79)	64	(84,21)

p = 5,57 x 10⁻⁴ Test Exacto de Fisher

V.3.b. Sistemas de Reproducción en Especies Hermafroditas

- Detalle de los experimentos del Bosque Valdiviano

Elytropus chilensis (A. DC.) Muell.-Arg. APOCYNACEAE
(Tabla 17)

Es trepadora con flores blanco-rosadas y el fruto un folículo. Las flores emasculadas no forman frutos, por lo tanto no es agamospérmica. No hubo formación de frutos bajo autopolinización manual (I) ni bajo autopolinización automática (III), pero sí bajo la polinización cruzada manual (16,6%). Obedece a una especie totalmente autoincompatible. La autoincompatibilidad ha sido reportada para 10 especies de la Familia Apocynaceae (Anexo Tabla VI).

Berberis buxifolia Lam. BERBERIDACEAE
(Tabla 18)

Es arbusto con flores amarillas solitarias y bayas negras. No formó frutos a través de autopolinización manual (I). En cambio, hubo abundante formación de frutos y semillas bajo la polinización cruzada intraespecífica (II), por lo tanto, es autoincompatible. De 37 flores emasculadas, se desarrolló un solo fruto con pocas semillas, lo que se supone se debe a contaminación de polen

Tabla 17. Cruzamientos experimentales efectuados en Elytropus chilensis (A.DC.) Muell.-Arg. (APOCYNACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	17 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
II	12 (1)	2	16,66	35	17,50	2,91
III	20 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
IV	9 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	49 (1)	2	4,08	33	16,50	0,67

Prueba I= Autopolinización manual; II= Polinización cruzada manual; III= Autopolinización automática; IV= Agamosperma obligada; V= Fecundidad Natural.

Tabla 18. Cruzamientos experimentales efectuados en Berberis buxifolia Lam. (BERBERIDACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	19 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
II	11 (2)	8	72,72	65	8,13	5,90
III	54 (3)	1	1,85	5	5,00	0,09
IV	37 (3)	1	2,70	1	1,00	0,03
V	233 (13)	110	47,21	697	6,34	2,99

de otro individuo.

Berberis darwinii Hook.

BERBERIDACEAE

(Tabla 19)

Arbusto pequeño, con flores amarillo anaranjadas en racimos y bayas de color negro-azulado. Bajo autopolinización manual (I) solo forma un 14% de semillas por flor cruzada respecto a la polinización cruzada manual, obedeciendo a una especie autoincompatible. No hubo formación de semillas en flores emasculadas.

Senecio cymosus Remy

COMPOSITAE

(Anexo Tabla IV)

Arbusto con cabezuelas amarillas. Los resultados están inconclusos debido a que no se realizó la prueba de polinización cruzada manual. El bajo nivel de fructificación natural sugiere que probablemente es autoincompatible. Tanto la autoincompatibilidad genética como la autocompatibilidad genética ha sido descrita en el género (Anexo Tabla VI).

Coriaria ruscifolia L.

CORIARIACEAE

(Tabla 20)

Arbusto con flores de color blanco-crema, dispuestas en racimos, frutos de color negro-azulado. La formación de frutos a través de autopolinización es alta

Tabla 19. Cruzamientos experimentales efectuados en Berberis darwini Hook. (BERBERIDACEAE).

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	60 (3)	3	5,00	9	3,00	0,15
II	37 (4)	9	24,32	41	4,55	1,08
III	74 (2)	7	9,46	31	4,42	0,42
IV	27 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	960 (12)	426	44,38	2072	4,86	2,16

Tabla 20. Cruzamientos experimentales efectuados en Coriaria ruscifolia L. (CORIARIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
III	235 (4)	190	80,85	949	4,99	4,04
IV	16 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	816 (5)	803	98,41	4016	5,00	4,92

(80,0%) por lo tanto esta especie es altamente autocompatible. En flores emasculadas no hubo formación de frutos, por lo tanto, no es agamospérmica.

Caldcluvia paniculata (Cav.) D. Don

CUNONIACEAE

(Tabla 21)

Pequeño árbol con flores blancas y de frutos secos dehiscentes (cápsula) con numerosas semillas pequeñas. Esta especie se considera autocompatible, puesto que el número de semillas por flor cruzada en las pruebas de fecundación cruzada, no fue mayor que con la autopolinización manual. No es agamospérmica, y no hubo formación de semillas en flores emasculadas. El porcentaje de semillas por flor cruzada en los ensayos de polinización cruzada manual, fue sorprendentemente bajo. Esto posiblemente se debió a que no se usó suficiente polen de otros individuos debido al mal tiempo.

Weinmannia trichosperma Cav.

CUNONIACEAE

(Anexo Tabla IV)

Árbol con flores blancas pequeñas y de frutos secos dehiscentes de color rojo. A pesar que se efectuaron todos los ensayos de polinización, solo a través de la autopolinización automática (III) se formó 11,37% de frutos. Se considera que los resultados son inconclusos.

Desfontainia spinosa R. et P.

DESFONTAINIACEAE

(Tabla 22)

Arbusto con flores rojas-amarillas y frutos carnosos (baya) de color amarillo. Esta especie es altamente autoincompatible, puesto que no formó frutos ni semillas a través de los ensayos de autopolinización manual ni automática. No es agamospérmica. Atribuimos la formación de 1 fruto en las 9 flores emasculadas a contaminación al manipular la flor.

Eucryphia cordifolia Cav.

EUCRYPHIACEAE

(Tabla 23)

Arbol con grandes flores blancas melíferas. Los frutos son secos dehiscentes (cápsula) con semillas aladas. Esta especie es andromonoica (ver sección V.3.a.). Es altamente autoincompatible. Aunque no se efectuó ensayos de emasculación, la baja formación de semillas en las pruebas de autopolinización confirma que no es agamospérmica.

Dysopsis glechomoides (A. Rich.) Muell.-Arg. EUPHORBIACEAE

(Tabla 24)

Especie herbácea monoica, con flores blanco-crema, y frutos secos dehiscentes (cápsula). En todos los ensayos de polinización hubo 100% de formación de frutos. Es

Tabla 21. Cruzamientos experimentales efectuados en Cald-cluvia paniculata (Cav.) D. Don (CUNONIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	125 (2)	28	22,40	439	15,68	3,51
II	73 (2)	2	2,74	23	11,50	0,32
III	362 (3)	129	35,64	1857	14,39	5,13
IV	52 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	1167 (9)	569	48,76	4926	8,65	4,22

Tabla 22. Cruzamientos experimentales efectuados en Desfontainia spinosa R. et P. (DESFONTAINIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	6 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
II	11 (2)	8	72,72	654	81,75	59,45
III	20 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
IV	9 (2)	1	11,11	35	35,00	3,90
V	21 (3)	7	33,33	219	31,28	10,43

Tabla 23. Cruzamientos experimentales efectuados en Eucryphia cordifolia Cav. (EUCRYPHIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	14 (2)	2	14,29	8	4,00	0,57
II	8 (2)	8	100,00	993	124,13	124,13
III	37 (3)	21	56,76	55	2,62	1,48
V	208 (5)	112	53,85	1320	11,79	6,35

Tabla 24. Cruzamientos experimentales efectuados en Dysopsis glechomoides (A. Rich.) Muell. -Arg. (EUPHORBACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	3 (2)	3	100,00	6	2,00	2,00
II	10 (4)	10	100,00	23	2,30	2,30
III	6 (4)	6	100,00	12	2,00	2,00
IV	7 (4)	6	85,71	11	1,83	1,57
V	64 (14)	54	84,38	150	2,77	2,34

fuertemente agamospérmica puesto que el 85% de las flores emasculadas formó frutos. Los frutos formados por autopolinización manual podrían ser total o parcialmente el resultado de agamospermia.

Nothofagus dombeyi (Mirb.) Oerst.

FAGACEAE

(Anexo Tabla IV)

Arbol monoico, anemófilo, con frutos secos, aquenios. Todos los ensayos de polinización presentan formación de frutos, sin embargo, en ninguna de ellas hubo formación de semillas con embrión desarrollado. Esta misma situación se presentó en la polinización abierta, por lo tanto, en esta especie los resultados están inconclusos.

Azara lanceolata Hook.

FLACOURTIACEAE

(Tabla 25)

Arbusto con flores amarillas, frutos carnosos de color plomo a blanco con manchas azuladas. Esta especie es altamente autoincompatible, puesto que sólo forma menos de 1/5 de semillas por flor cruzada en la autopolinización manual relativo a la polinización cruzada manual. No es agamospérmica.

Asteranthera ovata (Cav.) Hanst.

GESNERIACEAE

(Tabla 26)

Arbusto trepador con flores rojas y frutos carnosos

Tabla 25. Cruzamientos experimentales efectuados en Azara lanceolata Hook. f. (FLACOURTIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	62 (2)	5	8,06	12	2,40	0,19
II	51 (3)	15	29,41	1046	69,73	20,50
III	112 (3)	8	7,14	64	8,00	0,57
IV	22 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	1468 (9)	184	19,35	5947	20,94	4,05

Tabla 26. Cruzamientos experimentales efectuados en Asteranthera ovata (Cav.) Hanst. (GESNERIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	9 (4)	3	33,33	118	39,33	13,11
II	23 (4)	9	39,13	1711	190,11	74,39
III	17 (4)	4	23,52	0	0,00	0,00
IV	7 (4)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	60 (10)	29	48,33	9245	318,79	154,08

(baya) de color verde con manchas azuladas. Esta especie es autoincompatible. Bajo autopolinización manual formó 18,0% de semillas por flor cruzada respecto a la polinización cruzada manual. En la autopolinización automática hubo formación de frutos pero sin semillas. No es agamospérmica.

Mitraria coccinea Cav.

GESNERIACEAE

(Tabla 27)

Arbusto trepador con flores rojas y frutos carnosos (baya) de color verde amarillento. A diferencia de A. ovata de la misma Familia, esta especie es claramente autocompatible. Sin embargo no es capaz de formar semillas por autopolinización automática debido a la posición de estigmas y anteras.

Sarmienta repens R. et P.

GESNERIACEAE

(Anexo Tabla IV)

Arbusto trepador con flores rojas y de frutos carnosos (baya) de color verde. Los resultados de esta especie se encuentran inconclusos puesto que los experimentos de la autopolinización manual fueron removidas por acción humana. De los resultados obtenidos se puede afirmar que no es agamospérmica. La producción de 11,11% de frutos mediante autopolinización automática, abre la posibilidad de la autocompatibilidad genética en esta

Tabla 27. Cruzamientos experimentales efectuados en Mitria coccinea Cav. (GESNERIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	18 (4)	8	44,44	827	103,37	45,94
II	13 (3)	7	53,84	1157	165,28	89,00
III	6 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
IV	10 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	91 (7)	50	54,94	9892	197,84	108,70

Tabla 28. Cruzamientos experimentales efectuados en Gunnera tinctoria (Mol.) Mirb. (GUNNERACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	308 (4)	77	25,00	77	1,00	0,25
II	272 (5)	44	16,17	44	1,00	0,16
III	43 (1)	17	39,53	17	1,00	0,39
IV	164 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	365 (6)	262	71,78	162	1,00	0,72

especie. En la polinización abierta la formación de frutos fue baja en relación a la polinización cruzada manual.

Gunnera tinctoria (Mol.) Mirb.

GUNNERACEAE

(Tabla 28)

Planta herbácea de peciolos comestibles y de frutos carnosos (drupa) de color naranja. Esta especie no es agamospérmica. La formación de frutos mediante autopolinización manual y automática superó a los obtenidos bajo polinización cruzada, indicando un nivel alto de autocompatibilidad en esta especie.

Loasa acerifolia Domb. ex A.L. Juss.

LOASACEAE

(Tabla 29)

Planta herbácea con flores de color naranja y de frutos secos dehiscentes (cápsula) con semillas de color negro. Bajo autopolinización manual formó 48% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual, indicando la presencia de un alto nivel de autocompatibilidad genética. En las flores emasculadas, para la prueba de agamospermia hubo abundante formación de frutos, pero éstos contenían pocas semillas. Estos resultados sugieren que la especie presenta partenocarpia.

Tristerix tetrandrus (R. et P.) Mart.

LORANTHACEAE

(Anexo Tabla IV)

Arbusto hemiparásito con flores rojas y de frutos carnosos (drupa). Los resultados están inconclusos, puesto que en ninguno de los experimentos hubo formación de frutos, a pesar que hubo fructificación con la polinización natural.

Amomyrtus luma (Mol.) Legr. et Kaus.

MYRTACEAE

(Tabla 30)

Arbol con flores blancas y de frutos carnosos (baya) de color negro-azulado. Bajo autopolinización manual se formó 32% de semillas por flor cruzada respecto a la polinización cruzada manual, indicando que es parcialmente autocompatible. En los ensayos de polinización abierta la formación de frutos fué baja (13,80%). La formación de frutos sin semillas en la prueba de agamospermia es indicativa de un grado de partenocarpia.

Luma apiculata (DC.) Burret

MYRTACEAE

(Tabla 31)

Arbol con flores blancas y de frutos carnosos (baya) de color negro-azulado. Esta especie es altamente autoincompatible, a través de la autopolinización manual solo se formó 1,0% de semillas por flor cruzada respecto a la polinización cruzada manual. No es agamospérmica, dado que en las flores emasculadas no hubo formación de semillas.

Tabla 29. Cruzamientos experimentales efectuados en Loasa acerifolia Domb. ex A. L. Juss. (LOASACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	13 (3)	10	76,92	53	5,30	4,07
II	17 (3)	15	88,23	145	9,66	8,53
III	21 (3)	15	71,42	107	7,13	5,09
IV	5 (3)	4	80,00	2	0,50	0,40
V	98 (9)	87	88,77	670	7,70	6,83

Tabla 30. Cruzamientos experimentales efectuados en Amomyrtus luma (Mol.) Legr. et Kaus. (MYRTACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	42 (2)	3	7,14	3	1,00	0,07
II	115 (3)	16	13,91	25	1,56	0,22
III	399 (3)	8	2,00	16	2,00	0,04
IV	54 (3)	5	9,25	0	0,00	0,00
V	2217 (14)	306	13,80	448	1,46	0,20

Tabla 31. Cruzamientos experimentales efectuados en Luma apiculata (DC.) Burret (MYRTACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	49 (5)	2	4,08	2	1,00	0,04
II	38 (4)	19	50,00	111	5,84	2,92
III	407 (4)	6	1,47	13	2,16	0,00
IV	64 (4)	0	0,00	0	0,00	0,03
V	671 (6)	155	23,09	583	3,76	0,87

Tabla 32. Cruzamientos experimentales efectuados en Myrcogenia planipes (H. et A.) Berg (MYRTACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	10 (2)	1	10,00	1	1,00	0,10
II	12 (2)	3	25,00	13	4,33	1,08
III	202 (2)	27	13,36	47	1,74	0,23
IV	89 (2)	1	1,12	5	5,00	0,06
V	479 (14)	121	25,26	297	2,45	0,62

Myrceugenia planipes (H. et A.) Berg

MYRTACEAE

(Tabla 32)

Arbol con flores blancas y de frutos carnosos de color negro-azulado (baya). Los frutos de esta especie necesitan todo el año para su maduración. Es altamente autoincompatible, dado que bajo la autopolinización manual se formó solo 9% de semillas por flor cruzada respecto a la polinización cruzada manual. No es agamospérmica. La formación de 1 fruto de un total de 89 debe considerarse el resultado de contaminación al manipular las flores.

Fuchsia magellanica Lam.

ONAGRACEAE

(Tabla 33)

Arbusto con flores rojas y de frutos carnosos (baya) de color rojo con numerosas semillas. Esta especie no es agamospérmica. Bajo autopolinización manual se registró mayor formación de semillas por flor cruzada que en la polinización cruzada, indicando un alto grado de autocompatibilidad genética, sin embargo su potencial para la autogamia es reducida.

Ercilla syncarpellata Nowicke

PHYTOLACACEAE

(Tabla 34)

Arbusto trepador con flores blanco-amarillentas y de frutos carnosos (baya) de color rojo. Esta especie es

Tabla 33. Cruzamientos experimentales efectuados en Fuchsia magellanica Lam. (ONAGRACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	25 (4)	17	68,00	2142	126,00	85,68
II	33 (4)	19	57,57	2559	134,68	77,54
III	57 (4)	8	14,04	562	70,25	9,86
IV	23 (4)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	161 (10)	61	37,89	16764	274,82	104,12

Tabla 34. Cruzamientos experimentales efectuados en Ercilla syncarpellata Nowicke (PHYTOLACCACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	11 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
II	12 (1)	10	83,33	42	4,20	3,50
III	17 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	672 (14)	216	32,14	607	2,81	0,90

altamente autoincompatible puesto que no forma frutos en ambos ensayos de autopolinización en relación al 83,33% de frutos con abundantes semillas formados por polinización cruzada manual.

Embothrium coccineum J.R. et G. Forster PROTEACEAE

(Tabla 35)

Arbol con flores rojas y de frutos secos dehiscentes (folículo) con semillas aladas. Esta especie es parcialmente autocompatible, puesto que bajo autopolinización manual se formó 50% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual. No es agamospérmica. A pesar de la falta de incompatibilidad genética, no es autógena.

Lomatia ferruginea (Cav.) R. Br. PROTEACEAE

(Anexo Tabla IV)

Arbol con flores amarillo anaranjadas y de frutos secos dehiscentes (folículo) con semillas aladas. En esta especie existen solo resultados parciales, faltando en particular el control de polinización cruzada.

Ranunculus minutiflorus Bert. ex Phil. RANUNCULACEAE

(Tabla 36)

Planta herbácea con flores amarillas y de frutos secos (aquenios) de color café. Esta especie es claramente

Tabla 35. Cruzamientos experimentales efectuados en Embo-
thrium coccineum J.R. et G. Forster (PROTEACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	82 (3)	10	12,19	114	11,40	1,39
II	55 (3)	13	23,63	148	11,38	2,69
III	216 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
IV	101 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	409 (13)	50	12,22	613	12,26	1,49

Tabla 36. Cruzamientos experimentales efectuados en Ranun-
culus minutiflorus Bert. ex Phil. (RANUNCULACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	7 (3)	3	42,85	42	1,00	6,00
II	4 (3)	3	75,00	35	1,00	8,75
III	7 (3)	6	85,71	61	1,00	8,71
IV	2 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	60 (13)	56	93,33	854	1,00	14,23

autocompatible, puesto que bajo autopolinización manual formó 69% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual. No es agamospérmica.

Ranunculus repens L.

RANUNCULACEAE

(Tabla 37)

Planta herbácea de flores amarillas y frutos secos (aquenios). Esta especie naturalizada en el Bosque Valdiviano, ha sido reportada como autoincompatible en su habitat natural (hemisferio norte) (Anexo Tabla VI). En los ensayos de autopolinización manual y emasculación se obtuvo un alto porcentaje de formación de frutos, indicando que la especie es agamospérmica en el Sur de Chile.

Acaena ovalifolia R. et P.

ROSACEAE

(Anexo Tabla IV)

Planta herbácea con flores muy pequeñas y de frutos secos (aquenios). En esta especie, los resultados se encuentran incompletos, pero considerando los resultados de los ensayos de autopolinización en que el 66,32% de las flores forman frutos, es evidente que no es autoincompatible.

Rubus radicans J. E. Sm.

ROSACEAE

(Tabla 38)

Planta herbácea con flores rosadas y de frutos

Tabla 37. Cruzamientos experimentales efectuados en Ranunculus repens L. (RANUNCULACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	19 (4)	16	84,21	374	1,00	19,68
II	14 (4)	13	92,85	327	1,00	23,35
III	22 (4)	8	36,36	71	1,00	3,22
IV	6 (4)	5	83,33	81	1,00	13,50
V	54 (4)	45	83,33	1226	1,00	22,70

Tabla 38. Cruzamientos experimentales efectuados en Rubus radicans J.E. Sm. (ROSACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	6 (3)	4	66,66	145	1,00	24,16
II	10 (3)	9	90,00	291	1,00	29,10
III	9 (3)	2	22,22	71	1,00	7,88
IV	4 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	19 (3)	19	100,00	681	1,00	35,84

carnosos (polidrupa) de color rojo. En esta especie bajo autopolinización manual se formó 83% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual indicando un alto nivel de autocompatibilidad genética. No es agamospérmica.

Leptostigma arnottianum Walp.

RUBIACEAE

(Tabla 39)

Planta herbácea con flores de color blanco crema y de frutos secos de color café. Esta especie formó abundantes frutos a través de la autopolinización manual, consistente con la presencia de autocompatibilidad genética. En las pruebas de agamospermia no hubo formación de frutos.

Nertera granadensis (Mutis ex L.f.) Druce

RUBIACEAE

(Tabla 40)

Planta herbácea con flores blanco-crema, de frutos carnosos (baya) de color rojo. En esta especie, bajo autopolinización manual se formó el 92% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual, por lo tanto, es altamente compatible. También es parcialmente autógama.

Chrysosplenium valdivicum Hook.

SAXIFRAGACEAE

(Tabla 41)

Tabla 39. Cruzamientos experimentales efectuados en Leptostigma arnottianum Walp. (RUBIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	10 (2)	10	100,00	15	1,76	1,50
II	28 (2)	18	64,28	27	1,50	0,96
III	15 (2)	7	46,66	10	0,00	0,66
IV	12 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	82 (12)	80	97,56	141	1,76	1,72

Tabla 40. Cruzamientos experimentales efectuados en Nertera granadensis (Mutis ex L. f.) Druce (RUBIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	20 (2)	15	75,00	22	1,47	1,10
II	10 (5)	7	70,00	12	1,71	1,20
III	13 (2)	3	23,08	6	2,00	0,46
IV	16 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	100 (2)	69	69,00	138	2,00	1,38

Planta herbácea de flores inconspicuas y frutos secos (cápsula) con semillas negras. Esta especie es altamente autocompatible puesto que la formación de semillas por flor cruzada bajo autopolinización manual relativo a la producción cruzada es alta (49%). En los ensayos de agamosperma no hubo formación de frutos.

Escallonia rosea Griseb.

SAXIFRAGACEAE

(Tabla 42)

Arbusto con flores blanco-rosada y los frutos secos (cápsula). En todos los experimentos, incluyendo las emasculaciones, hubo abundante formación de frutos y semillas. Esta especie es agamospérmica ya que de 21 flores emasculadas 18 (85,71%) formaron frutos.

Escallonia rubra (R. et P.) Pers.

SAXIFRAGACEAE

(Tabla 43)

Arbusto con flores blancas y frutos secos (cápsula), esta especie a diferencia de la anterior no es agamospérmica. Tampoco es capaz de formar frutos por autopolinización automática, pero a través de la autopolinización manual formó el 61% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual, indicando que es autocompatible.

Tabla 41. Cruzamientos experimentales efectuados en Chrysos plenium valdivicum Hook. (SAXIFRAGACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	8 (8)	7	87,50	7	0,88	0,88
II	5 (5)	5	100,00	9	1,80	1,80
III	3 (3)	3	100,00	35	11,67	11,67
IV	3 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	9 (9)	9	100,00	70	7,77	7,77

Tabla 42. Cruzamientos experimentales efectuados en Escallonia rosea Griseb. (SAXIFRAGACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	5 (1)	5	100,00	2699	539,80	539,80
II	22 (1)	20	90,90	6756	337,80	307,09
III	19 (1)	16	84,21	3411	213,18	179,52
IV	21 (1)	18	85,71	5403	300,16	257,28
V	76 (1)	76	100,00	29750	391,44	391,44

Tabla 43. Cruzamientos experimentales efectuados en Escallonia rubra (R. et P.) Pers. (SAXIFRAGACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	59 (2)	14	23,73	1671	119,36	28,32
II	11 (2)	6	54,54	511	85,16	46,45
III	133 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
IV	28 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	102 (3)	31	30,39	860	27,74	8,43

Tabla 44. Cruzamientos experimentales efectuados en Calceolaria crenatiflora Cav. (SCROPHULARIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	2 (1)	2	100,00	926	463,00	463,00
II	16 (5)	12	75,00	7623	635,25	476,43
IV	11 (4)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	39 (6)	26	66,66	8143	313,19	208,79

Calceolaria crenatiflora Cav.

SCROPHULARIACEAE

(Tabla 44)

Planta herbácea con flores amarillas, los frutos son secos (cápsula). Esta especie no es agamospérmica. Bajo autopolinización manual se formó el 97% de las semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual, por lo tanto, es altamente autocompatible.

Calceolaria dentata R. et P.

SCROPHULARIACEAE

(Tabla 45)

Planta herbácea con flores amarillas y frutos secos (cápsula). Los resultados de esta especie se encuentran incompletos, faltando la prueba de autopolinización automática y emasculación. La obtención de 59% de semillas/flor cruzada por autopolinización manual relativa a la polinización cruzada, indica claramente que la especie es autocompatible.

Calceolaria tenella Poepp.

SCROPHULARIACEAE

(Tabla 46)

Planta herbácea con flores amarillas y frutos secos (cápsula). Esta especie también es autocompatible, dado que bajo autopolinización manual se formó 73% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual. En los ensayos de agamospermia no hubo formación de frutos.

Tabla 45. Cruzamientos experimentales efectuados en Calceolaria dentata R. et P. (SCROPHULARIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	numero total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	9 (2)	8	88,88	1179	147,38	131,00
II	7 (1)	7	100,00	1552	221,71	221,71
V	112 (12)	70	62,50	23513	335,90	209,93

Tabla 46. Cruzamientos experimentales efectuados en Calceolaria tenella Poepp. (SCROPHULARIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	numero total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	13 (10)	10	76,92	746	74,60	57,38
II	9 (6)	8	88,88	708	88,50	78,66
III	35 (6)	11	31,42	1108	100,72	31,65
IV	17 (5)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	83 (16)	49	59,03	6674	136,20	80,40

Solanum valdiviense Dunal

SOLANACEAE

(Tabla 47)

Arbusto trepador con flores blancas y frutos carnosos (baya) de color verde. Esta especie es autoincompatible, puesto que bajo autopolinización manual se formó sólo el 14% de las semillas por flor cruzada obtenido de la polinización cruzada manual. No hubo formación de frutos en los ensayos de agamospermia y tampoco es capaz de formar frutos por autopolinización automática.

Hydrocotyle marchantioides Clos

UMBELLIFERAE

(Tabla 48)

Planta herbácea con flores blancas y frutos secos de color café. Los resultados de esta especie son parciales. En los ensayos de agamospermia el 61,90% de las flores emasculadas formó frutos y en la autopolinización automática todas las flores formaron frutos. Se concluye que es agamospérmica.

Urtica magellanica Poir.

URTICACEAE

(Tabla 49)

Planta herbácea monoica con flores blanco-azuladas, de frutos secos (aquenios). Esta especie no es agamospérmica, pero claramente autocompatible, considerando

Tabla 47. Cruzamientos experimentales efectuados en Solanum valdiviense Dunal (SOLANACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	10 (1)	3	30,00	17	5,66	1,70
II	9 (2)	2	22,22	109	54,50	12,11
III	78 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
IV	12 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	582 (23)	221	37,97	5889	26,64	10,12

Tabla 48. Cruzamientos experimentales efectuados en Hydrocotyle marchantioides Clos (UMBELLIFERAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
III	741 (2)	741	100,00	340	0,45	0,45
IV	21 (3)	13	61,90	22	1,69	1,04
V	343 (1)	343	100,00	584	1,70	1,70

Tabla 49. Cruzamientos experimentales efectuados en Urtica magellanica Poir. (URTICACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	77 (2)	37	48,05~	37	1,00	0,48
III	79 (2)	19	24,05	19	1,00	0,24
IV	27 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	174 (8)	123	70,68	123	1,00	0,71

Tabla 50. Cruzamientos experimentales efectuados en Raphi - thamnus spinosus (A.L. Juss.) Mold. (VERBENACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	42 (2)	6	14,28	23	3,83	0,55
II	35 (2)	24	68,57	94	3,92	2,69
III	267 (2)	10	3,74	42	3,82	0,15
IV	28 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	821 (2)	261	31,79	660	2,53	0,80

Tabla 51. Cruzamientos experimentales efectuados en Drimys winteri J.R. et G. Forster (WINTERACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	23 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
II	37 (2)	24	64,86	480	20,00	12,97
III	35 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
IV	15 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	240 (2)	136	56,66	1819	13,38	7,58

Tabla 52. Cruzamientos experimentales efectuados en Alstroemeria aurea Graham (AMARYLLIDACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	8 (2)	5	62,50	57	11,40	7,12
II	23 (2)	18	78,26	253	14,05	11,00
III	25 (2)	12	48,00	70	5,83	2,80
IV	27 (2)	9	33,33	235	26,11	8,70
V	66 (2)	46	69,69	747	16,24	11,32

que en los ensayos de autopolinización manual el 48% de las flores formaron frutos. No se pudo someter a esta especie a la fecundación cruzada, puesto que no había otros individuos en la población.

Rhaphithamnus spinosus (A.L. Juss.) Mold. VERBENACEAE
(Tabla 50)

Arbusto con flores azul-violeta y frutos carnosos (drupa) de color azul. Esta especie se considera parcialmente autocompatible, puesto que bajo autopolinización manual se formó el 20,00% de las semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual. En los ensayos de agamospermia no hubo formación de frutos.

Drimys winteri J.R. et G. Forster WINTERACEAE
(Tabla 51)

Arbol con flores blancas y frutos carnosos de color negro-azulado. Esta especie es altamente autoincompatible, puesto que no hubo formación de frutos en los ensayos de autopolinización manual ni automática.

Alstroemeria aurea Graham AMARYLLIDACEAE
(Tabla 52)

Planta herbácea con flores amarillas y frutos secos (cápsula). Esta especie es autocompatible, dado que bajo autopolinización manual se formó el 65% de las semillas por

flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual. En los ensayos de agamospermia hubo formación de frutos y semillas.

Luzuriaga radicans R. et P.

PHILESIACEAE

(Tabla 53)

Arbusto trepador con flores blancas y frutos carnosos de color naranja. Esta especie es autoincompatible, puesto que no hubo formación de frutos ni semillas bajo los ensayos de autopolinización. Teniendo en cuenta que no hubo formación de frutos en las pruebas de autopolinización, los pocos frutos obtenidos en las flores emasculadas, posiblemente refleja un problema de contaminación. El mayor porcentaje de frutos y semillas se obtuvo a través de la polinización cruzada manual.

- Detalle de los experimentos de la Zona de Alta Montaña

Berberis linearifolia Phil.

BERBERIDACEAE

(Tabla 54)

Arbusto con flores amarillas y frutos carnosos (baya) de color negro-azulado. Esta especie es autocompatible y parcialmente agamospérmica. Bajo autopolinización manual se formó 32% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual. El 11,11% de las flores emasculadas forman frutos y semillas.

Tabla 53. Cruzamientos experimentales efectuados en Luzu -
riaga radicans R. et P. (PHILESIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	número total	promedio sem./Fr.	promedio sem./Fl. C.
I	12 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
II	5 (2)	5	100,00	23	4,60	4,60
III	26 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
IV	26 (3)	2	7,69	5	2,50	0,19
V	66 (6)	39	59,09	149	3,82	2,26

Tabla 54. Cruzamientos experimentales efectuados en Berberis linerifolia Phil. (BERBERIDACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	16 (4)	10	62,50	53	5,30	3,31
II	12 (1)	3	25,00	13	4,33	1,08
III	144 (5)	14	9,72	98	7,00	0,68
IV	18 (4)	3	11,11	14	7,00	0,77
V	118 (10)	51	43,22	254	4,98	2,15

Berberis montana Gay

BERBERIDACEAE

(Tabla 55)

Arbusto con flores amarillas y los frutos carnosos (baya) de color negro-azulado. Esta especie es altamente agamospérmica. El más alto porcentaje de frutos y de semillas formadas, se registró en las flores emasculadas.

Berberis serrato-dentata Lechler

BERBERIDACEAE

(Tabla 56)

Arbusto con flores amarillas y los frutos carnosos (baya) de color negro-azulado. Es autocompatible. Bajo autopolinización manual, se formó el 55% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual. También presenta tendencia de agamospérmia.

Silene andicola Gill. ex H. et A.

CARYOPHYLLACEAE

(Tabla 57)

Planta herbácea con flores blanco-rosado y frutos secos (cápsula) con semillas café. Esta especie es autoincompatible, puesto que bajo autopolinización manual se formó 13% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual.

Adenocaulon chilense Less.

COMPOSITAE

(Tabla 58)

Tabla 55. Cruzamientos experimentales efectuados en Berberis montana Gay (BERBERIDACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	14 (3)	7	50,00	35	5,00	2,50
II	18 (4)	11	61,11	59	5,36	3,27
III	8 (2)	5	62,50	28	5,60	3,50
IV	10 (3)	8	80,00	50	6,25	5,00
V	275 (12)	186	67,63	942	5,06	3,52

Tabla 56. Cruzamientos experimentales efectuados en Berberis serrato - dentata Lechler (BERBERIDACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	26 (3)	6	23,07	12	2,00	0,46
II	29 (3)	8	27,58	24	3,00	0,83
III	81 (6)	16	19,75	22	1,38	0,27
IV	35 (5)	5	14,28	14	2,80	0,40
V	123 (11)	42	34,14	100	2,38	0,81

Tabla 57. Cruzamientos experimentales efectuados en Silene andicola Gill. H. et A. (CARYOPHYLLACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	23 (2)	5	21,74	92	18,40	4,00
II	28 (20)	19	67,86	824	43,36	29,42
III	25 (10)	7	28,00	76	10,85	3,04
IV	23 (9)	2	8,69	33	16,50	1,43
V	97 (41)	38	39,17	2389	62,86	24,62

Tabla 58. Cruzamientos experimentales efectuados en Adeno-caulon chilense Less. (COMPOSITAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
II	17 (1)	6	35,29	6	1,00	0,35
III	64 (10)	10	15,62	10	1,00	0,16
IV	9 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	80 (13)	60	75,00	58	1,00	0,75

Planta herbácea con inflorescencias (cabezuela) de color blanco-crema y frutos secos (aquenios). Esta especie es autoincompatible, pese a que más del 20% de las flores de la cabezuela autopolinizadas formaron frutos.

Chiliotrichum rosmarinifolium Less.

COMPOSITAE

(Anexo Tabla V)

Arbusto con inflorescencia formada por flores blancas y amarillas. En esta especie se efectuaron todos los cruzamientos experimentales, pero en ninguno de ellos se obtuvo formación de frutos, incluyendo la polinización abierta. Posiblemente la población existente en el cráter lateral de Antillanca corresponde a un clon. Se ha descrito la autoincompatibilidad genética en Chiliotrichum diffusum (Anexo Tabla VI).

Erigeron myosotis Pers.

COMPOSITAE

(Tabla 59)

Planta herbácea con inflorescencias blanco-rosada y frutos secos. Esta especie es autocompatible y altamente autógama.

Gamochaeta spiciformis (Sch. Bip.) Cabr.

COMPOSITAE

(Tabla 60)

Planta herbácea con inflorescencia blanco-crema y frutos secos. Es altamente autocompatible y parcialmente agamospérmica.

Tabla 59. Cruzamientos experimentales efectuados en Erige - ron myosotis Pers. (COMPOSITAE).

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
II	136 (6)	49	36,03	49	1,00	0,36
III	967 (7)	688	71,14	688	1,00	0,71
V	723 (6)	389	53,80	389	1,00	0,54

Tabla 60. Cruzamientos experimentales efectuados en Gamo - chaeta spiciformis (Sch. Bip.) Cabr. (COMPOSITAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
II	288 (3)	262	90,97	262	1,00	0,91
III	249 (3)	232	93,17	232	1,00	0,93
IV	291 (3)	130	44,67	130	1,00	0,45
V	168 (14)	146	86,90	146	1,00	0,87

Lagenifera hariatii (Franchet) Dudley

COMPOSITAE

(Tabla 61)

Pequeña planta herbácea con flores rosadas y frutos secos. Esta especie es altamente autocompatible y algo agamospérmica. La mayor formación de frutos se obtuvo a través de la autopolinización automática.

Macrachaenium gracile Hook f.

COMPOSITAE

(Tabla 62)

Planta herbácea con flores blanco-crema y frutos secos. Esta especie es altamente autocompatible.

Nassauvia ramosissima DC.

COMPOSITAE

(Tabla 63)

Planta herbácea de flores blancas y frutos secos. Esta especie es parcialmente autocompatible. Se ha descrito especies autocompatibles e incompatibles en el Género Nassauvia (Anexo Tabla VI).

Perezia pedicularifolia Less.

COMPOSITAE

(Tabla 64)

Planta herbácea de flores azul-violeta y frutos secos. Esta especie es considerada autoincompatible debido a que forma menos del 20% bajo la autopolinización. En general, hubo escasa formación de frutos en esta especie.

Tabla 61. Cruzamientos experimentales efectuados en Lageni-
fera harioti (Franchet) Dudley (COMPOSITAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
II	104 (4)	12	11,53	12	1,00	0,12
III	85 (3)	29	34,11	29	1,00	0,34
IV	75 (4)	2	2,66	2	1,00	0,03
V	335 (12)	198	59,10	198	1,00	0,59

Tabla 62. Cruzamientos experimentales efectuados en Macra-
chaenium gracile Hook. f. (COMPOSITAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
II	35 (1)	30	85,71	30	1,00	0,86
III	114 (4)	55	48,24	55	1,00	0,48
IV	30 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	294 (10)	194	65,98	194	1,00	0,66

Tabla 63. Cruzamientos experimentales efectuados en Nassauvia ramosissima DC. (COMPOSITAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
II	17 (3)	8	47,05	8	1,00	0,47
III	274 (3)	264	96,35	264	1,00	0,96
IV	3 (1)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	1007 (22)	234	23,23	234	1,00	0,23

Tabla 64. Cruzamientos experimentales efectuados en Perezia pedicularifolia Less. (COMPOSITAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
II	185 (5)	52	28,10	52	1,00	0,28
III	354 (7)	34	9,60	34	1,00	0,09
IV	98 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	1162 (35)	65	5,59	65	1,00	0,05

Senecio bipontini Wedd.

COMPOSITAE

(Tabla 65)

Planta herbácea con flores amarillas y frutos secos. Esta especie es autoincompatible. En los ensayos de autopolinización se formó menos del 1% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual. En varias especies de este género se ha reportado la autoincompatibilidad y la autocompatibilidad genética (Anexo Tabla VI).

Senecio chionophilus Phil.

COMPOSITAE

(Tabla 66)

Planta herbácea con flores amarillas y frutos secos. Esta especie es altamente autoincompatible. En general, en esta especie también es bajo el porcentaje de frutos formados.

Senecio subdiscoideus Sch. Bip ex Wedd.

COMPOSITAE

(Tabla 67)

Planta herbácea de flores amarillas y frutos secos. Los resultados de esta especie están inconclusos debido a la predación sufrida como consecuencia del desarrollo de larvas en las cabezuelas utilizadas para los cruzamientos. Como en los casos anteriores la formación de frutos es bastante baja en todos los ensayos.

Tabla 65. Cruzamientos experimentales efectuados en Senecio bipontini Wedd. (COMPOSITAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
II	447 (3)	52	11,63	52	1,00	0,116
III	709 (3)	3	0,42	3	1,00	0,004
IV	124 (3)	0	0,00	0	0,00	0,000
V	2133 (44)	199	9,33	199	1,00	0,093

Tabla 66. Cruzamientos experimentales efectuados en Senecio chionophilus Phil. (COMPOSITAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
II	1738 (8)	258	14,84	258	1,00	0,15
III	639 (4)	11	1,72	11	1,00	0,02
IV	573 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	1598 (18)	275	17,20	275	1,00	0,17

Tabla 67. Cruzamientos experimentales efectuados en Senecio subdiscoideus Sch. Bip. ex Wedd. (COMPOSITAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
III	829 (14)	37	4,46	37	1,00	0,04
IV	625 (10)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	3303 (55)	598	18,10	598	1,00	0,18

Tabla 68. Cruzamientos experimentales efectuados en Senecio trifurcatus (G. Forster) Less. (COMPOSITAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
II	541 (5)	24	4,44	24	1,00	0,04
III	936 (9)	330	35,25	330	1,00	0,35
IV	313 (9)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	1258 (21)	286	22,73	286	1,00	0,22

Senecio trifurcatus (G. Forster) Less.

COMPOSITAE

(Tabla 68)

Planta herbácea con flores blancas y amarillas en su inflorescencia. Esta especie es autocompatible. La mayor formación de frutos y/o semillas se registró en la autopolinización automática, este resultado incluso fué superior al de la polinización abierta.

Senecio triodon Phil.

COMPOSITAE

(Anexo Tabla V)

Planta herbácea de flores amarillas y frutos secos. Los resultados de esta especie se consideran inconclusos. El bajo número de frutos formados en cada uno de los ensayos fue muy reducido, y es necesario repetir estos ensayos, antes de emitir un juicio sobre su sistema de reproducción.

Adesmia longipes Phil.

PAPILONIACEAE

(Tabla 69)

Planta herbácea de flores amarillas y frutos secos (legumbre con pelos rojizos). Es autocompatible y parcialmente agamospérmica puesto que hubo formación de 39% de las semillas por flor cruzada a través de la autopolinización manual relativo a la polinización cruzada manual. De los ensayos de agamospermia el 22% de las flores emasculadas formó frutos.

Tabla 69. Cruzamientos experimentales efectuados en Adesmia longipes Phil. (PAPILIONACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	15 (3)	7	46,66	8	1,14	0,53
II	19 (2)	11	57,89	26	2,36	1,37
III	25 (2)	12	48,00	34	2,83	1,36
IV	18 (5)	4	22,22	6	1,50	0,33
V	199 (21)	89	44,72	123	2,73	1,22

Tabla 70. Cruzamientos experimentales efectuados en Adesmia retusa Griseb. (PAPILIONACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	32 (5)	21	65,63	55	2,62	1,72
II	33 (5)	23	69,69	76	3,30	2,30
III	36 (4)	16	44,44	33	2,06	0,92
IV	19 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	403 (17)	113	28,04	357	3,16	0,89

Adesmia retusa Griseb.

PAPILONIACEAE

(Tabla 70)

Planta herbácea de flores amarillas y frutos secos (legumbre glabra). Esta especie claramente es autocompatible puesto que el 75% de las semillas por flor cruzada se forman a través de la autopolinización manual relativo a la polinización cruzada manual. De los ensayos de emasculación se comprobó que esta especie a diferencia de la anterior, no es agamospérmica. Se ha descrito especies autocompatibles y autoincompatibles en este género (Anexo Tabla VI).

Embothrium coccineum J.R. et G. Forster

PROTEACEAE

(Tabla 71)

Arbol con flores rojas y frutos secos (folículos) con semillas aladas. Esta especie es autoincompatible puesto que no hubo formación de frutos ni semillas a través de la autopolinización manual ni tampoco a través de la autopolinización automática en tanto que hubo abundante formación de frutos en la polinización cruzada.

Ranunculus peduncularis J.E. Sm.

RANUNCULACEAE

(Tabla 72)

Planta herbácea con flores amarillas y frutos secos (aquenios) de color café. Esta especie es considerada autocompatible, ya que bajo autopolinización automática el 100% de las flores formaron frutos. No es agamospérmica.

Tabla 71. Cruzamientos experimentales efectuados en Embo-
thium coccineum R. et G. Forster (PROTEACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
II	38 (4)	21	55,26	205	9,76	5,39
III	62 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
IV	49 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	439 (13)	45	10,25	423	9,40	0,96

Tabla 72. Cruzamientos experimentales efectuados en Ranun-
culus peduncularis J.E. Sm. (RANUNCULACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
III	5 (4)	26	100,00	26	1,00	5,20
IV	4 (4)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	432 (10)	301	69,67	301	1,00	0,69

Acaena antarctica Hook. f.

ROSACEAE

(Tabla 73)

Planta herbácea con flores muy inconspicuas y frutos secos. Los resultados de esta especie están incompletos, pero se puede afirmar que es agamospérmica ya que el 51% de las flores emasculadas formaron frutos en comparación con 68% bajo autopolinización automática. El porcentaje más alto de frutos y semillas formados se registró en la autopolinización automática.

Acaena ovalifolia R. et P.

ROSACEAE

(Tabla 74)

Planta herbácea con flores muy inconspicuas y frutos secos. Esta especie presenta resultados incompletos. Los valores de los ensayos de autopolinización automática son bastante altos (66%), por lo tanto, se podría considerar este resultado como un antecedente para considerarla autocompatible. Se ha descrito la autocompatibilidad en esta especie en la Patagonia (Anexo Tabla VI).

Acaena pinnatifida R. et P.

ROSACEAE

(Anexo Tabla V)

Planta herbácea de flores inconspicuas y frutos secos. Los ensayos experimentales en esta especie están incompletos, pero a través de la literatura se puede

Tabla 73. Cruzamientos experimentales efectuados en Acaena antarctica Hook. f. (ROSACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
III	149 (6)	101	67,78	101	1,00	0,68
IV	165 (4)	85	51,51	85	1,00	0,52
V	294 (8)	147	50,00	147	1,00	0,50

Tabla 74. Cruzamientos experimentales efectuados en Acaena ovalifolia R. et P. (ROSACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
III	980 (7)	650	66,32	650	1,00	0,66
V	1075 (6)	642	59,72	642	1,00	0,60

comprobar que es compatible. No es agamospérmica, en los ensayos de emasculación no hubo formación de frutos ni semillas.

Escallonia alpina Poepp. ex DC.

SAXIFRAGACEAE

(Tabla 75)

Arbusto con flores rosadas y frutos secos (cápsula). Esta especie es autoincompatible. Bajo autopolinización manual se formó solo el 4% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual. También es partenocárpica puesto que el 33% de las flores emasculadas formaron frutos, pero con pocas semillas.

Tribeles australis Phil.

SAXIFRAGACEAE

(Tabla 76)

Arbusto rastrero con flores blancas y frutos secos (cápsula). Esta especie es altamente autocompatible con cierta tendencia para la agamospermia.

Euphrasia trifida Poepp. ex Benth.

SCROPHULARIACEAE

(Tabla 77)

Planta herbácea con flores blancas y frutos secos. Esta especie es partenocárpica. De las flores emasculadas, el 78% de ellas forman frutos, pero un porcentaje muy bajo llega a formar semillas. Bajo autopolinización manual se formó el 33% de semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual, siendo entonces, parcialmente

Tabla 75. Cruzamientos experimentales efectuados en Escalonia alpina Poepp. ex DC. (SAXIFRAGACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	28 (4)	28	100,00	25	0,89	0,89
II	28 (3)	28	100,00	618	22,07	22,07
III	93 (4)	43	46,23	68	1,58	0,73
IV	78 (4)	26	33,33	4	0,15	0,05
V	113 (11)	83	73,45	6278	75,63	55,55

Tabla 76. Cruzamientos experimentales efectuados en Tribeles australis Phil. (SAXIFRAGACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	35 (2)	27	77,14	410	15,18	11,71
II	17 (1)	9	52,94	96	10,67	5,64
III	70 (1)	23	32,85	382	16,60	5,45
V	1010 (8)	157	15,54	2489	15,85	2,46

Tabla 77. Cruzamientos experimentales efectuados en Euphrasia trifida Poepp. ex Benth. (SCROPHULARIACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	35 (4)	31	88,57	48	1,54	1,37
II	35 (6)	29	82,86	145	5,00	4,14
III	23 (4)	16	69,56	39	2,43	1,69
IV	23 (9)	18	78,26	1	0,05	0,04
V	128 (15)	114	89,06	739	6,48	5,77

Tabla 78. Cruzamientos experimentales efectuados en Azorella incisa (Griseb.) Wedd. (UMBELIFERAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	52 (3)	9	17,30	9	1,00	0,17
III	23 (1)	21	91,30	21	1,00	0,91
IV	68 (6)	18	26,47	18	1,00	0,26
V	366 (15)	241	65,84	284	1,18	0,77

autocompatible.

Azorella incisa (Griseb.) Wedd.

UMBELLIFERAE

(Tabla 78)

Planta herbácea con flores blanco-crema y frutos secos. Esta especie es altamente autocompatible puesto que el 91% de las flores aisladas en los ensayos de autopolinización automática formó frutos. También hay evidencia de agamospermia.

Valeriana fonckii Phil.

VALERIANACEAE

(Tabla 79)

Planta herbácea con flores blancas y frutos secos. Esta especie es autocompatible. Bajo autopolinización manual se formó el 32% de las semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual. Se han descrito especies autocompatible y autoincompatible en este género (Anexo Tabla VI).

Valeriana lapathifolia Vahl

VALERIANACEAE

(Tabla 80)

Planta herbácea con flores blancas y frutos secos. Esta especie también es autocompatible puesto que el 78% de las semillas por flor cruzada se formó a través de la autopolinización manual relativo a la polinización cruzada manual. Esta especie no es agamospérmica.

Tabla 79. Cruzamientos experimentales efectuados en Valeriana fonckii Phil. (VALERIANACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	16 (6)	4	25,00	4	1,00	0,25
II	14 (5)	11	78,57	11	1,00	0,79
III	30 (3)	10	33,33	10	1,00	0,33
IV	12 (3)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	291 (21)	146	50,17	146	1,00	0,50

Tabla 80. Cruzamientos experimentales efectuados en Valeriana lapathifolia Vahl (VALERIANACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	10 (2)	6	60,00	6	1,00	0,60
II	45 (2)	35	77,77	35	1,00	0,77
III	60 (2)	34	56,66	34	1,00	0,57
IV	29 (2)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	329 (3)	192	58,35	192	1,00	0,58

Viola reichei Skottsb.

VIOLACEAE

(Anexo Tabla V)

Planta herbácea con flores amarillas y frutos secos. Especies del género Viola han sido reportadas como autocompatibles y parcialmente autoincompatibles (Anexo Tabla VI). En nuestros ensayos de polinización y emasculación efectuados en terreno y laboratorio, no hubo formación de frutos.

Drimys winteri var. andina Reiche

WINTERACEAE

(Tabla 81)

Arbusto de flores blancas y frutos carnosos (baya). Esta especie es autoincompatible. Bajo autopolinización se formó el 13% de las semillas por flor cruzada relativo a la polinización cruzada manual. (Anexo Tabla VI).

Sisyrinchium pearcei Phil.

IRIDACEAE

(Tabla 82)

Planta herbácea de flores amarillas y frutos secos (cápsula). Esta especie es autocompatible. El mayor porcentaje de frutos y semillas se formó en los ensayos de autopolinización manual. En esta especie hubo formación de frutos en las flores emasculadas, posiblemente este se formó por contaminación, además, produjo pocas semillas. Presenta una tendencia para la partenocarpia.

Tabla 81. Cruzamientos experimentales efectuados en Drimys winteri var. andina Reiche (WINTERACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Numero total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	16 (2)	20	100,00	24	1,20	1,50
II	25 (2)	48	100,00	294	6,13	11,76
III	21 (3)	23	100,00	37	1,60	1,76
IV	8 (1)	1	12,50	0	0,00	0,00
V	295 (11)	269	91,18	722	2,68	2,44

Tabla 82. Cruzamientos experimentales efectuados en Sisyrinchium pearcei Phil. (IRIDACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Numero total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	19 (5)	19	100,00	573	30,16	30,16
II	7 (3)	6	85,71	93	15,50	13,28
III	25 (8)	23	92,00	230	10,00	9,20
IV	6 (2)	1	16,66	8	8,00	1,33
V	22 (6)	22	100,00	877	39,96	39,86

Chloraea gaudichaudii Brongn.

ORCHIDACEAE

(Tabla 83)

Planta herbácea con flores blanco-crema y frutos secos (cápsula). En los ensayos de autopolinización y emasculación no hubo formación de frutos, en tanto el 100% de las flores cruzadas formaron frutos. Por lo tanto, esta especie es autoincompatible.

Poa borchersii Phil.

POACEAE

(Tabla 84)

Planta herbácea de flores inconspicuas y frutos secos. Los resultados para esta especie se encuentran incompletos. Los ensayos de emasculación indican que esta especie es altamente agamospérmica (88,88% de formación de frutos). En los ensayos de autopolinización automática el 48% de las flores formaron frutos.

Tabla 83. Cruzamientos experimentales efectuados en Chloraea gaudichaudii Brongn. (ORCHIDACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
I	10 (5)	0	0,00	0	0,00	0,00
II	4 (3)	4	100,00	80658	20164,50	20164,50
III	11 (4)	0	0,00	0	0,00	0,00
IV	9 (4)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	13 (10)	7	53,84	193942	27706,00	14918,62

Tabla 84. Cruzamientos experimentales efectuados en Poa borchersii Phil. (POACEAE)

Prueba	No. flores (plantas)	Frutos		Semillas		
		No	%	Número total	promedio sem./fr.	promedio sem./fl.C.
III	36 (2)	30	83,33	30	1,00	0,83
IV	36 (2)	32	88,88	32	1,00	0,89
V	65 (3)	52	80,00	52	1,00	0,80

V.3.c. Incidencia de la Autoincompatibilidad Genética en las dos Comunidades.

- Bosque Valdiviano

De las 61 especies no-dioicas del Bosque Valdiviano, se obtuvo resultados confiables en 39 especies. La distribución de las formas de vida en las 39 especies no fue estadísticamente diferente al total de las 61 especies ($G = 0,337$; g.l. = 4; $p > 0,05$).

La autoincompatibilidad genética en el Bosque Valdiviano fue registrada en el 35,9% de las especies hermafroditas estudiadas (Tabla 85, Tabla 86). Se observó una gradación de condiciones desde la autoincompatibilidad completa a especies parcialmente autoincompatibles hasta especies totalmente autocompatibles (Tabla 85). Entre las especies autoincompatibles se distinguen tres categorías a) las altamente autoincompatibles como es el caso de Berberis buxifolia, Desfontainia spinosa, Drimys winteri, Elytropus chilensis, Ercilla syncarpellata, Luzuriaga radicans. En estas 6 especies solo hay formación de frutos y semillas a través de la polinización cruzada, por lo tanto, la intervención de un agente de polinización es esencial. b) dentro de las especies moderadamente autoincompatibles se consideran Azara lanceolata, Eucryphia cordifolia, Luma

Tabla 85. Resumen de los resultados en especies hermafroditas y catastro de las especies del Bosque Valdiviano. F. de V. = forma de vida, I.A.I. = índice de autoincompatibilidad, I.A.G. = índice de agamosperma, N.C. = valores no calculados.

	F. DE V.	I.A.I.	I.A.G.	SISTEMA DE REPRODUCCION	Dependencia en agente polin.
AEXTOXICACEAE					
<i>Aextoxicon punctatum</i>	Arbol			Dioica	Absoluta
AMARYLLIDACEAE					
<i>Alstroemeria aurea</i>	Herbácea	0,64	0,79	Parcialmente agamosperma	Nula
APOCYNACEAE					
<i>Elytropus chilensis</i>	Leñosa trep.	0,00	0,00	Autoincompatible	Absoluta
BERBERIDACEAE					
<i>Berberis buxifolia</i>	Arbusto	0,00	0,01	Autoincompatible	Alta
<i>Berberis darwinii</i>	Arbusto	0,14	0,00	Autoincompatible	Alta
BIGNONIACEAE					
<i>Caesalpinia valdiviana</i>	Leñosa trep.	N.C.	N.C.	Inconclusa	Inconclusa
BUDDLEJACEAE					
<i>Buddleja globosa</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
CELASTRACEAE					
<i>Maytenus magellanica</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
COMPOSITAE					
<i>Baccharis sphaerocephala</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
<i>Cotula scariosa</i>	Herbácea			Dioica	Absoluta
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Arbol			Dioica	Absoluta
<i>Senecio cymosus</i>	Arbusto			Inconclusa	
CORIARIACEAE					
<i>Coriaria ruscifolia</i>	Arbusto	N.C.	N.C.	Autocompatible	Baja
CUNONIACEAE					
<i>Calceolaria paniculata</i>	Arbol	10,97	0,00	Autocompatible	Parcial
<i>Weinmannia trichosperma</i>	Arbol	N.C.	N.C.	Inconclusa	Inconclusa
DESFONTAINIACEAE					
<i>Desfontainia spinosa</i>	Arbusto	0,00	0,06	Autoincompatible	Alta
DIOSCOREACEAE					
<i>Dioscorea brachybothrya</i>	Leñosa trep.			Dioica	Absoluta
ELAEOCARPACEAE					
<i>Aristolotelia chilensis</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta

Tabla 85 (Cont.

ERICACEAE						
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	Arbusto			Dioica		Absoluta
EUCRYPHIACEAE						
<i>Eucryphia cordifolia</i>	Arbol	0,01	0,01	Autoincompatible, andromonoica		Alta
EUPHORBIACEAE						
<i>Dysopsis glechonoides</i>	Herbácea	0,87	0,68	Parcialmente agamospermica		Nula
FAGACEAE						
<i>Nothofagus doabeyi</i>	Arbol	N.C.	N.C.	Inconclusa		Inconclusa
<i>Nothofagus obliqua</i>	Arbol	N.C.	N.C.	Inconclusa		Inconclusa
FLACOURTIACEAE						
<i>Azara lanceolata</i>	Arbusto	0,01	0,00	Autoincompatible, andromonoica		Alta
GESNERIACEAE						
<i>Asteranthera ovata</i>	Leñosa trep.	0,18	0,00	Autoincompatible		Alta
<i>Nitraria coccinea</i>	Leñosa trep.	0,52	0,00	Autocompatible		Alta
<i>Sarmienta repens</i>	Leñosa trep.	N.C.	N.C.	Inconclusa		Inconclusa
GUNNERACEAE						
<i>Gunnera tinctoria</i>	Herbácea	1,56	0,00	Autocompatible		Parcial
HYDRANGEACEAE						
<i>Hydrangea serratifolia</i>	Leñosa trep.			Dioica		Absoluta
LOASACEAE						
<i>Loasa acerifolia</i>	Herbácea	0,48	0,05	Autocompatible		Baja
LORANTACEAE						
<i>Lepidoceras kingii</i>	Arbusto			Dioica		Absoluta
<i>Tristerix tetrandrus</i>	Arbusto	N.C.	N.C.	Inconclusa		Inconclusa
MONIMIACEAE						
<i>Laurelia philippiana</i>	Arbol	N.C.	N.C.	Inconclusa		Inconclusa
MYRTACEAE						
<i>Amyrtus luma</i>	Arbol	0,32	0,00	Autocompatible		Parcial
<i>Luma apiculata</i>	Arbol	0,01	0,00	Autoincompatible		Alta
<i>Myrceugenia planipes</i>	Arbol	0,09	0,05	Autoincompatible		Alta
ONAGRACEAE						
<i>Fuchsia magellanica</i>	Arbusto	1,10	0,00	Autocompatible		Alta
OXALIDACEAE						
<i>Oxalis valdiviensis</i>	Herbácea			Autoincompatible (Lit. Fyfe 1950)		Absoluta
PHILESIACEAE						
<i>Luzuriaga radicans</i>	Leñosa trep.	0,00	0,04	Autoincompatible		Absoluta

Tabla 85 (Cont.

PHYTOLACCACEAE						
<i>Ercilla sincarpellata</i>	Leñosa trep.	0,00	0,00	Autoincompatible		Absoluta
PROTEACEAE						
<i>Embothrium coccineum</i>	Arbusto	0,52	0,00	Autocompatible		Alta
<i>Lomatia ferruginea</i>	Arbusto	N.C.	N.C.	Inconclusa		Inconclusa
RANUNCULACEAE						
<i>Ranunculus minutiflorus</i>	Herbácea	0,68	0,00	Autocompatible		Baja
<i>Ranunculus repens</i>	Herbácea	0,84	0,58	Parcialmente agamosperma		Nula
ROSACEAE						
<i>Acaena ovalifolia</i>	Herbácea	N.C.	N.C.	Autocompatible		Baja
<i>Rubus radicans</i>	Herbácea	0,83	0,00	Autocompatible		Parcial
RUBIACEAE						
<i>Leptostigma arnotianum</i>	Herbácea	1,56	0,00	Autocompatible		Parcial
<i>Nertera granadensis</i>	Herbácea	0,91	0,00	Autocompatible		Parcial
SAXIFRAGACEAE						
<i>Chrysosplenium valdivicum</i>	Herbácea	0,48	0,00	Autocompatible		Baja
<i>Escallonia rosea</i>	Arbusto	1,75	0,84	Altamente agamosperma		Nula
<i>Escallonia rubra</i>	Arbusto	0,61	0,00	Autocompatible		Absoluta
<i>Ribes magellanicum</i>	Arbusto			Dioica		Absoluta
SCROPHULARIACEAE						
<i>Calceolaria crenatiflora</i>	Herbácea	0,97	0,00	Autocompatible		Parcial
<i>Calceolaria dentata</i>	Herbácea	0,59	N.C.	Autocompatible		Baja
<i>Calceolaria tenella</i>	Herbácea	0,73	0,00	Autocompatible		Parcial
SOLANACEAE						
<i>Solanum valdiviense</i>	Leñosa trep.	0,14	0,00	Autoincompatible		Absoluta
UMBELLIFERAE						
<i>Hydrocotyle marchantioides</i>	Herbácea	N.C.	N.C.	Agamosperma		Nula
URTICACEAE						
<i>Urtica magellanica</i>	Herbácea	N.C.	0,00	Autocompatible		Baja
VERBENACEAE						
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	Arbusto	0,20	0,00	Autocompatible		Parcial
WINTERACEAE						
<i>Driays winteri</i>	Arbol	0,00	0,00	Autoincompatible		Absoluta

La dependencia de la planta por el agente de polinización se clasificó en: Absoluta = para las especies dioicas y absolutamente autoincompatibles †; Alta = para las especies que son altamente autoincompatibles ††; Parcial = para aquellas especies que son moderadamente autoincompatibles †††; Baja = para las especies que son autocompatibles; Nula = para las especies que son agamospérmicas. Inconclusa = los resultados de los ensayos experimentales están incompletos. N.C. = no calculados por falta de antecedentes. † = con un I.A.I. = 0,00; ††† = con un I.A.I. entre 0,00 y 0,1; †† = con valores de I.A.I. entre 0,1 y 0,19.

Tabla 86. Incidencia de la autoincompatibilidad genética, autocompatibilidad genética, de especies parcialmente agamospérmicas y altamente agamospérmicas del Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña.

	Bosque Valdiviano		Zona de Alta Montaña	
	n	%	n	%
Genéticamente autoincompatible	14	35,90	9	26,47
Genéticamente autocompatible	20	51,29	15	44,12
Parcialmente agamospérmica	3	7,69	6	17,64
Altamente agamospérmica	2	5,13	4	11,76
Total	39		34	

$G = 0.077$; $p > 0.05$ genéticamente autoincompatible versus otros sistemas para Bosque versus Zona de Alta Montaña.

$G = 2.328$; $p > 0.05$ genéticamente autocompatible versus apomícticas para Bosque versus Zona de Alta Montaña.

$G = 0.735$; g.l. = 1; $p > 0.05$ para frecuencia de incompatibilidad genética en el Bosque Valdiviano versus Zona de Alta Montaña.

apiculata y Myrceugenia planipes. Forman un reducido porcentaje de frutos (menos que el 10%) a través de autopolinización manual, comparado con la polinización cruzada manual. Este grupo junto con el anterior constituyen las especies xenógamas obligadas. Finalmente, en el grupo c) se encuentran las especies que presentan la posibilidad de formar frutos y semillas en un rango de 10 - 19% entre ellas se encuentran: Asteranthera ovata, Berberis darwinii y Solanum valdiviense. En este grupo de todas formas predominará la formación de semillas a través de la polinización cruzada.

Las especies clasificadas como autocompatibles también presentan una gradación de valores de autocompatibilidad que se encuentran entre 20 al 100%. Se detectó que la mayoría de las especies son altamente autocompatibles, estas pueden producir más del 80% de formación de semillas por autopolinización manual relativa a la polinización cruzada manual. Las especies consideradas altamente autocompatibles son: Calceolaria paniculata, Gunnera tinctoria, Escallonia rosea, Fuchsia magellanica, Leptostigma arnottianum, Nertera granadensis, Calceolaria crenatiflora, Rubus radicans. Todas estas especies presentan una dependencia parcial o baja (Gunnera tinctoria presenta dependencia parcial) por el polinizador. La única especie en este grupo que presenta una dependencia

alta por el polinizador es Fuchsia magellanica. En ella, la formación de frutos y semillas es alta en los ensayos manuales. Las especies parcialmente autocompatibles son: Mitraria coccinea, Escallonia rubra, Ranunculus minutiflorus, Chrysosplenium valdivicum y Calceolaria tenella. De estas 6 especies, las 2 primeras no son capaces de formar frutos ni semillas por autopolinización automática, por lo tanto, la dependencia por el polinizador en estas dos especies es absoluta. Dos especies (Amomyrtus luma y Rhaphithamnus spinosus), presentan un valor de autocompatibilidad baja. Son capaces de formar frutos y semillas por autopolinización automática en una proporción media y la dependencia por el agente de polinización es parcial.

En el Bosque Valdiviano se registraron dos especies altamente agamospérmica (Hydrocotyle marchantioides y Escallonia rosea) y 3 especies parcialmente agamospérmica (Alstroemeria aurea, Dysopsis glechomoides y Ranunculus repens).

- Zona de Alta Montaña

De las 64 especies no-dioicas de la Zona de Alta Montaña, pero se dispone de resultados confiables para 34. La distribución de las formas de vida en esta muestra de 34

especies no fue significativamente diferente que entre las 64 especies totales presentes ($G = 0,663$; g.l. = 4; $p > 0,05$).

En la Zona de Alta Montaña se encuentra la autoincompatibilidad en el 26,47% de las especies estudiadas (Tabla 86). Entre las especies totalmente autoincompatibles se encuentran Chloraea gaudichaudii, Embothrium coccineum, Escallonia alpina, Senecio bipontini y entre las especies altamente autoincompatibles se encuentran Drimys winteri var. andina, Senecio chionophilus, Silene andicola, Adenocaulon chilense, Perezia pedicularifolia. Es interesante destacar que Embothrium coccineum se comportó como autocompatible en el bosque y como autoincompatible en la Zona de Alta Montaña.

En la Zona de Alta Montaña la autocompatibilidad fue registrada en el 44,12% de las especies hermafroditas estudiadas. Las especies determinadas como altamente autocompatibles son: Nassauvia ramossisima, Sisyrinchium pearcei, Valeriana lapathifolia, Tribeles australis todas estas especies presentan una dependencia baja o nula por el agente de polinización (Tabla 87). Las especies parcialmente autocompatibles son: Erigeron myosotis, Adesmia retusa, Macrachaenium gracile. Estas especies en su mayoría presentan dependencia parcial por el

Tabla 87. Resumen de los resultados en especies hermafroditas y catastro de las especies dioicas de la Zona de Alta Montaña. F. de V.= forma de vida, I.A.I.= índice de autoincompatibilidad, I.A.G.= índice de agamosperma.

	F. DE V.	I.A.I.	I.A.G.	Sistema de reproducción	Dependencia agente polin.
BERBERIDACEAE					
<i>Berberis linearifolia</i>	Arbusto	3,06	0,71	Parcialmente agamosperma	Nula
<i>Berberis montana</i>	Arbusto	0,76	1,53	Altamente agamosperma	Nula
<i>Berberis serrato-dentata</i>	Arbusto	0,55	0,48	Parcialmente agamosperma	Nula
CARYOPHYLLACEAE					
<i>Silene andicola</i>	Herbácea	0,13	0,05	Autoincompatible	Baja
COMPOSITAE					
<i>Adenocaulon chilense</i>	Herbácea	0,16	0,00	Autoincompatible	Parcial
<i>Baccharis magellanica</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
<i>Baccharis nivalis</i>	Herbácea			Dioica	Absoluta
<i>Chiliotrichum rosmarinifolium</i>	Arbusto	N.C.	N.C.	Inconclusa	Inconclusa
<i>Erigeron myosotis</i>	Herbácea	0,71	N.C.	Autocompatible	Baja
<i>Gnaphalium spiciformis</i>	Herbácea	0,93	0,48	Parcialmente agamosperma	Nula
<i>Lagenifera hartioides</i>	Herbácea	0,34	0,25	Parcialmente agamosperma	Nula
<i>Macrahaenium gracile</i>	Herbácea	0,48	0,00	Autocompatible	Parcial
<i>Nassauvia ramosissima</i>	Herbácea	0,96	0,00	Autocompatible	Parcial
<i>Perezia pedicularifolia</i>	Herbácea	0,09	0,00	Autoincompatible	Alta
<i>Senecio bipontinii</i>	Herbácea	0,01	0,00	Autoincompatible	Alta
<i>Senecio chionophilus</i>	Herbácea	0,02	0,00	Autoincompatible	Alta
<i>Senecio trifurcatus</i>	Herbácea	0,35	0,00	Autocompatible	Parcial
<i>Senecio triodon</i>	Herbácea	N.C.	N.C.	Inconclusa	Inconclusa
EMPETRACEAE					
<i>Empetrum rubrum</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
ERICACEAE					
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
<i>Pernettya myrtilloides</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
<i>Pernettya punila</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
<i>Pernettya punila</i> var. <i>leucocarpa</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
FAGACEAE					
<i>Nothofagus antarctica</i>	Arbol	N.C.	N.C.	Inconclusa	Inconclusa
<i>Nothofagus betuloides</i>	Arbol	N.C.	N.C.	Inconclusa	Inconclusa
<i>Nothofagus punilio</i>	Arbol	N.C.	N.C.	Inconclusa	Inconclusa
GRAMINACEAE					
<i>Cortaderia pilosa</i>	Herbácea			Ginodioica, agamosperma	Absoluta
<i>Poa alopecurus</i> ssp. <i>fuegiana</i>	Herbácea			Vivipara	Nula
<i>Poa borchersii</i>	Herbácea		0,89	Agamosperma	Nula

"Tabla 87 (Cont)".

GUNNERACEAE					
<i>Gunnera magellanica</i>	Herbacea			Dioica	Absoluta
IRIDACEAE					
<i>Sisyrinchium pearcei</i>	Herbacea	2,27	0,10	Altamente autogama	Baja
MISODENDRACEAE					
<i>Misodendrum angulatum</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
ORCHIDACEAE					
<i>Chlorea gaudichaudii</i>	Herbacea	0,00		Autoincompatible	Absoluta
PAPILONIACEAE					
<i>Adesmia retusa</i>	Herbacea	0,74		Autocompatible	Baja
<i>Adesmia longipes</i>	Herbacea	0,38	0,24	Parcialmente agamosperma	Nula
PROTEACEAE					
<i>Embothrium coccineum</i>	Arbol	0,00	0,00	Autoincompatible	Absoluta
RANUNCULACEAE					
<i>Ranunculus penduncularis</i>	Herbacea	N.C.	0,00	Autocompatible	Parcial
ROSACEAE					
<i>Acaena antarctica</i>	Herbacea	N.C.	N.C.	Agamosperma	Nula
<i>Acaena ovalifolia</i>	Herbacea	N.C.	N.C.	Autocompatible	Baja
<i>Acaena pinnatifida</i>	Herbacea			Autocompatible (Arroyo y Squeo 1990)	Parcial
<i>Rubus geoides</i>	Herbacea			Autocompatible (Arroyo y Squeo 1990)	
SANTALACEAE					
<i>Quinchamalium chilense</i>	Herbacea			Autocompatible (Riveros et al. 1987)	Parcial
SAXIFRAGACEAE					
<i>Escallonia alpina</i>	Arbusto	0,04	0,01	Autoincompatible	Parcial
<i>Ribes cucullatum</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
<i>Ribes punctatum</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
<i>Tribeles australis</i>	Arbusto	2,07	N.C.	Autocompatible	Parcial
SCROPHULARIACEAE					
<i>Euphrasia trifida</i>	Herbacea	0,33	0,01	Autocompatible	Parcial
THYMELLACEAE					
<i>Ovidia andina</i>	Arbusto			Dioica	Absoluta
UMBELLIFERAE					
<i>Azorella incisa</i>	Herbacea	N.C.	N.C.	Parcialmente agamosperma	Nula
VALERIANACEAE					
<i>Valeriana fonckii</i>	Herbacea	0,31	0,00	Autocompatible	Parcial
<i>Valeriana lapathifolia</i>	Herbacea	0,78	0,00	Altamente autocompatible	Parcial

"Tabla 87 (Cont)".

VIOLACEAE						
Viola reichei	Herbacea	N.C.	N.C.	Inconclusa		Inconclusa
MINTERACEAE						
Drimys winteri var. andina	Arbol	0,12	0,00	Autoincompatible		Alta

La dependencia de la planta por el agente de polinización se clasifico en: Absoluta = para las especies dioicas y absolutamente autoincompatibles *; Alta = para las especies que son altamente autoincompatibles **; Parcial = para aquellas que son moderadamente autoincompatibles ***; Baja = para las especies que son autocompatibles; Nula = para las especies que son agamospermas. Inconclusa = los resultados de los ensayos estan incompletos. N. C. = no calculado por falta de antecedentes. * = con I.A.I. = 0,00; ** = con un I.A.I. con valores entre 0,00 y 0,1; *** = con valores de I.A.I. entre 0,1 y 0,19.

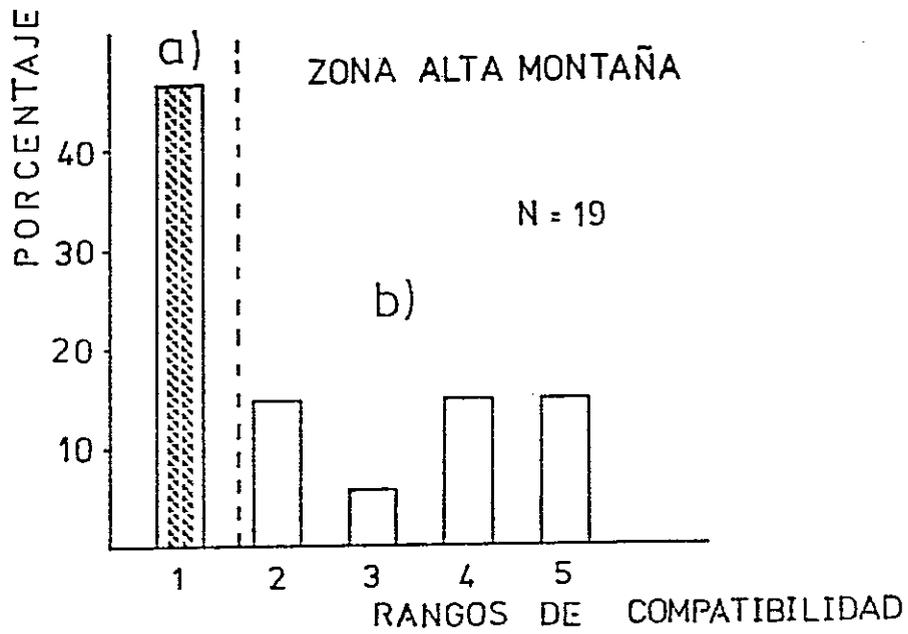
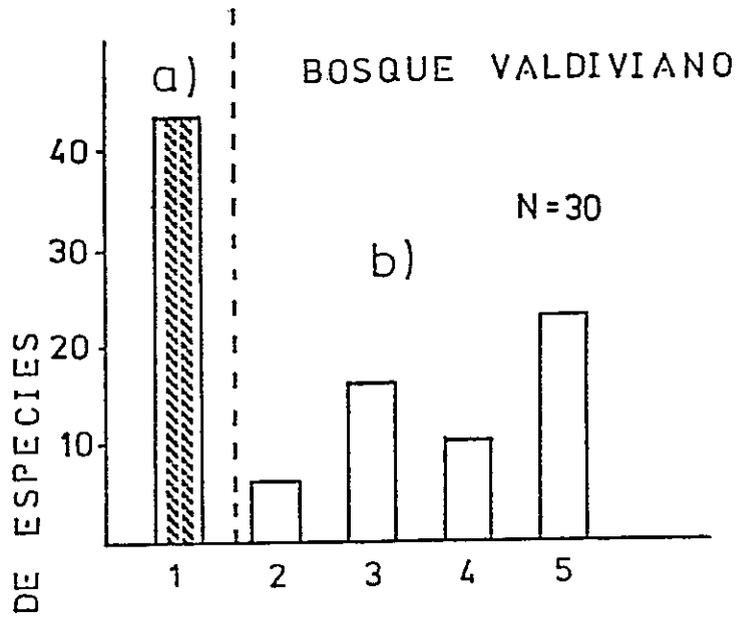
polinizador. Las especies que presentaron valores de autocompatibilidad bajos son: Senecio trifurcatus, Euphrasia trifida, Valeriana fonckii. Estas especies presentan dependencia baja por el polinizador.

En la Zona de Alta Montaña se registraron 10 especies agamospérmicas, de ellas 6 son parcialmente agamospérmicas (Berberis linearifolia, Berberis serrato-dentata, Gamochaeta spiciformis, Adesmia longipes, Lagenifera hariatii y Azorella incisa). Se establecieron como especies altamente agamospérmicas las siguientes: Berberis montana, Poa alopecurus, Poa borchersii y Acaena antarctica.

V.3.d. Comparación de la Incidencia de Auto-incompatibilidad Genética en las dos Comunidades.

No hubo una diferencia significativa en la incidencia de la autoincompatibilidad genética entre el Bosque Valdiviano y la Zona de Alta Montaña ($G = 0,077$; $p > 0,05$) (Tabla 86). Si se compara la incidencia de la autocompatibilidad genética y la incidencia de la agamospermia, entre el Bosque Valdiviano y la Zona de Alta Montaña, tampoco se detectó una diferencia significativa ($G = 2,328$; $p > 0,05$) (Tabla 86). En la Fig. 20 se presenta la distribución de los valores de índice de

Fig. 20. Porcentaje de especies según índice de auto-incompatibilidad. 1: 0 - 0,19; 2: 0,20 - 0,39; 3: 0,40 - 0,49; 5: 0.50 en adelante; A: Rango correspondiente a las especies clasificadas como autoincompatibles; B: Rangos correspondientes a especies clasificadas como autocompatibles.



autoincompatibilidad genética de las especies hermafroditas en las dos comunidades. En ella se puede observar que en el Bosque Valdiviano se detecta una tendencia para valores altos de autocompatibilidad entre las especies autocompatibles. Es decir, especies clasificadas como autocompatibles resultaron ser relativamente más compatibles que las especies de la cordillera.

V.3.e. Relación entre Frecuencia de Autoincompatibilidad Genética y Forma de Vida

En el Bosque Valdiviano la frecuencia de autoincompatibilidad en la forma de vida herbácea fue mucho menor (5,88%) que entre las especies leñosas (59,09%), encontrándose diferencia significativa entre estas forma de vida ($p = 1,16 \times 10^{-3}$; test Exacto de Fisher), (Tabla 88). Entre las leñosas autoincompatibles se encuentran 5 especies trepadoras (Asteranthera ovata, Elytropus chilensis, Ercilla syncarpellata, Luzuriaga radicans y Solanum valdiviense), 4 especies arbustivas (Berberis buxifolia, Berberis darwinii, Desfontainia spinosa y la especie andromonoica Azara lanceolata y los árboles Eucryphia cordifolia, Drimys winteri, Luma apiculata y Myrceugenia planipes. De las especies autoincompatibles relativamente dominantes del Bosque Valdiviano, se encuentra Eucryphia cordifolia en el estrato arbóreo alto y

Tabla 88. Incidencia de la incompatibilidad genética en relación a los otros sistemas de reproducción en las formas de vida leñosas y herbáceas en el Bosque Valdiviano (A) y en la Zona de Alta Montaña (B).

	SISTEMAS INCOMPATIBLES		OTROS SISTEMAS	
	n	%	n	%
BOSQUE VALDIVIANO				
LEÑOSAS	13	(59,09)	9	(40,90)
HERBACEAS	1	(5,88)	16	(94,12)
TOTAL	14	(35,90)	25	(64,10)
ZONA DE ALTA MONTAÑA				
LEÑOSAS	3	(42,85)	4	(57,14)
HERBACEAS	6	(22,22)	21	(77,77)
TOTAL	9	(26,47)	25	(73,52)

Myrceugenia planipes en el estrato arbóreo medio.

En la Zona de Alta Montaña no se encontró una diferencia significativa en la incidencia de la autoincompatibilidad genética entre las dos formas de vida consideradas (42,85% y 22,22% leñosas y herbáceas respectivamente; $p = 0,496$; test Exacto de Fisher), (Tabla 88). Sin embargo, tal como se encuentra en el Bosque Valdiviano, hay una tendencia para una mayor frecuencia de autocompatibilidad genética en las hierbas. Si se compara entre leñosas de la Zona de Alta Montaña y del Bosque Valdiviano la incidencia de autoincompatibilidad no es significativamente diferente ($p = 0,366$; test Exacto de Fisher), (Tabla 88). Por otra parte, si se compara la incidencia de la autoincompatibilidad genética en la forma de vida herbácea de la Zona de Alta Montaña y Bosque tampoco se encontró una diferencia significativa ($p = 0,300$; test Exacto de Fisher), (Tabla 88). Sin embargo, hay una clara tendencia hacia una mayor frecuencia de incompatibilidad genética en las especies herbáceas de la Zona de Alta Montaña en comparación con el Bosque Valdiviano.

V.3.f. Estimación de la Xenogamia en la Flora Total de las Comunidades

Se puede estimar el grado de reproducción cruzada o xenogamia en las dos comunidades calculando en base a porcentajes, de la incidencia de la dioicicia y de la autoincompatibilidad genética en la muestra de especies hermafroditas estudiadas, utilizando los valores específicos para cada forma de vida. La frecuencia de la xenogamia en las especies leñosas del Bosque Valdiviano y de la Zona de Alta Montaña es similar (68,26 y 63,25% respectivamente) (Tabla 89). Sin embargo se detectó una tendencia para más xenogamia en las especies herbáceas de la Zona de Alta Montaña (Tabla 89). Considerando la flora total las especies que presentan sistemas xenógamos de reproducción en el Bosque Valdiviano corresponde a un estimado 46,4% de la flora. Este valor es más alto que la estimación para la Zona de Alta Montaña (Tabla 89).

V.3.g. Asignación de Biomasa en Estructuras Florales y su Relación con el Sistema de Reproducción.

En el Bosque Valdiviano, la asignación de biomasa total en flores de especies autocompatibles y agamospérmicas no fue significativamente mayor, que en las

Tabla 89. Estimación de la frecuencia de xenogamia en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña, según forma de vida y en la flora total.

BOSQUE VALDIVIANO

ESPECIES	n	DIOICAS	% SI	XENOGAMIA
LEÑOSAS	49	11 (22,45%)	59,09%	68,26%
HERBACEAS	24	1 (4,17%)	5,88%	9,80%
TOTAL ESPECIES	73	12 (16,40%)		46,43%

ZONA DE ALTA MONTAÑA

LEÑOSAS	28	10 (35,71%)	42,85%	63,25%
HERBACEAS	48	2 (4,16%)	22,22%	25,46%
TOTAL ESPECIES	76	12 (15,79%)		38,10%

especies autoincompatibles (Tabla 90). Las especies incompatibles, sin embargo, asignan proporcionalmente más biomasa a la función masculina (Tabla 90). En las especies de la Zona de Alta Montaña, se registró significativamente mayor asignación de biomasa en las especies genéticamente autoincompatibles, tanto al nivel de la flor total como en cada una de las estructuras (Tabla 90). Por lo tanto, en cuanto a su morfología floral, las especies xenógamas obligadas versus autocompatibles y agamospérmicas no son claramente diferenciadas en el Bosque Valdiviano, como lo son en la Zona de Alta Montaña.

No existen diferencias significativas en la asignación de biomasa en las estructuras florales de especies con idéntico sistema de reproducción pertenecientes a las dos comunidades diferentes. Sin embargo, las flores eran más grandes entre las especies autocompatibles del Bosque Valdiviano (Tabla 91).

V.3.h. Fecundidad

La fecundidad absoluta de las especies autoincompatibles y dioicas fue significativamente menor que para las especies autocompatibles y agamospérmicas en el Bosque Valdiviano, pero no en la Zona de Alta Montaña (Tabla 92). La fecundidad absoluta sin embargo, no permite

Tabla 90. Comparación de asignación de recursos en especies autocompatibles y autoincompatibles en el Bosque Valdiviano. Los valores representan el promedio (\bar{x}) en mg de las especies estudiadas en cada caso (n). El test de t fue calculado con los valores transformados a logaritmo.

BOSQUE VALDIVIANO

	Autocompatibles			Autoincompatibles			
	n	\bar{x}	sd	n	\bar{x}	sd	
Flor total (mg)	18	19,36	23,2	12	33,97	38,22	t = 1,323; p = 0,196
Cáliz (mg)	18	4,68	7,47	12	4,13	5,04	t = 0,327; p = 0,746
Corola (mg)	18	6,99	7,60	12	14,35	20,62	t = 0,944; p = 0,354
Androceo (mg)	18	4,27	6,19	12	10,26	12,27	t = 2,376; p = 0,024†
Gineceo (mg)	18	3,48	3,89	12	5,28	6,19	t = 0,650; p = 0,522
Razón no. granos polen/óvulos	18	2776,63	2156,09	12	16352,92	33610,12	t = 1,372; p = 0,182

ZONA DE ALTA MONTANA

Flor total (mg)	16	8,51	9,34	7	39,60	26,68	t = 3,976; p = 0,0008†
Cáliz (mg)	16	1,60	1,70	7	9,78	9,18	t = 3,473; p = 0,002†
Corola (mg)	16	3,77	4,04	7	15,09	10,50	t = 3,253; p = 0,004†
Androceo (mg)	16	1,31	1,82	7	5,33	4,31	t = 3,628; p = 0,0016†
Gineceo (mg)	16	1,83	2,87	7	9,41	5,48	t = 4,628; p = 0,00014†
Razón no. granos polen/óvulos	15	5472,3	7714,26	7	3779,28	3191,35	t = 0,018; p = 0,493

† indica diferencia significativa

Tabla 91. Comparación de asignación de recursos en especies autocompatibles (A) y autoincompatibles (B) del Bosque Valdiviano versus Zona de Alta Montaña. El valor promedio se expresa en mg. Los test de t se efectuaron con valores transformados a logaritmo.

	BOSQUE VALDIVIANO			ZONA DE ALTA MONTAÑA			
	n	\bar{x}	ds	n	\bar{x}	ds	
A. AUTOCOMPATIBLES							
Flor total (mg)	18	19,36	23,2	16	8,51	9,34	t = 1,479; p = 0,148
Cáliz (mg)	18	4,68	7,47	16	1,60	1,70	t = 1,648; p = 0,110
Corola (mg)	18	6,99	7,60	16	3,77	4,04	t = 0,658; p = 0,516
Androceo (mg)	18	4,27	6,19	16	1,31	1,82	t = 1,886; p = 0,068
Gineceo (mg)	18	3,48	3,89	16	1,83	2,87	t = 1,581; p = 0,124
B. AUTOINCOMPATIBLES							
Flor total (mg)	12	33,97	38,22	7	39,6	26,68	t = 0,999; p = 0,332
Cáliz (mg)	12	4,13	5,04	7	9,78	9,18	t = 1,827; p = 0,086
Corola (mg)	12	14,35	20,62	7	15,09	10,50	t = 1,153; p = 0,264
Androceo (mg)	12	10,26	12,27	7	5,33	4,31	t = 0,724; p = 0,478
Gineceo (mg)	12	5,28	6,19	7	9,41	5,48	t = 2,005; p = 0,062

Tabla 92. Fecundidad absoluta en especies xenógamas (auto-incompatibles y dioicas) versus no-xenógamas (autocompatibles y agamospérmicas) en el Bosque Valdiviano y Zona de Alta Montaña.

	% Fructificación					
	ABSOLUTA			RELATIVA		
	n	\bar{X}	D.S.	n	\bar{X}	D.S.
Bosque Valdiviano						
Xenógamas	16	45,17	22,90	13	0,64	0,18
No-xenógamas	25	70,76	26,45	20	1,23	0,27
	t=3,084; g.l.=39 p = 0,004			t=1,769; g.l.=31 p = 0,07		
Alta Montaña						
Xenógamas	9	41,79	31,37	6	0,85	0,35
No-xenógamas	23	57,72	22,52	10	1,15	0,26
	t=,598; g.l.=30 p = 0,120			t=1,193; g.l.=14 p = 0,232		

t = 1,986; d.f. = 46; p = 0,053 (No-xenógamas Bosque Valdiviano vs. Zona de Alta Montaña) (prueba efectuada utilizando la transformación arcoseno); t = 0,359; g.l. = 2; p = 0,120 (Xenógamas Bosque valdiviano versus Zona de Alta Montaña).

medir adecuadamente si las especies autoincompatibles y dioicas presentan limitación de polinización, puesto que, en general, las especies xenógamas tienden a presentar niveles mayores de aborción de frutos que las especies autocompatibles (WIENS et al. 1987). Por ello, una medición mejor de limitación de polinización se obtiene a base de comparaciones de la fecundidad relativa (Fecundidad natural versus polinización cruzada manual). No hubo diferencias significativas entre la fecundidad relativa de los dos grupos de taxa ni en el Bosque Valdiviano ni en la Zona de Alta Montaña (Tabla 92). Además, la fecundidad relativa en los dos grupos de especies fue alta, indicando que prácticamente todas las especies fructifican de acuerdo con su máximo fisiológico. Los resultados no permiten concluir que hay limitación de polinización en las especies xenógamas en las comunidades.

V.3.i. Patrones de Floración y Fructificación en Especies con Diferente Sistema de Reproducción.

La distribución de la floración es estadísticamente diferente comparando especies incompatibles y dioicas, versus compatibles y agamospérmicas en el Limite Arbóreo en cambio, no fue significativamente diferente en el Bosque Valdiviano y en la Estepa Andina (Figs. 21a, 22a, 23a). La floración de las especies facultativamente xenógamas

Fig. 21. Floración en el Bosque Valdiviano. a) Especies agrupadas según sistema de reproducción. b) Especies agrupadas según índice de compatibilidad (razón entre autopolinización manual versus autopolinización automática). Se designó facultativamente xenógamas a las especies con un rango de 0 - 0,49 y autógama al rango sobre 0,50, además, se incluye en este rango a las agamospérmicas. El test de Kolmogorov Smirnov comprueba que la distribución de la floración de las especies en a) no es significativamente diferente ($D_{\text{máx}} = 0,091 < D = 0,189$) y tampoco en b) $D_{\text{máx.}} = 0,095 < D = 0,263$.

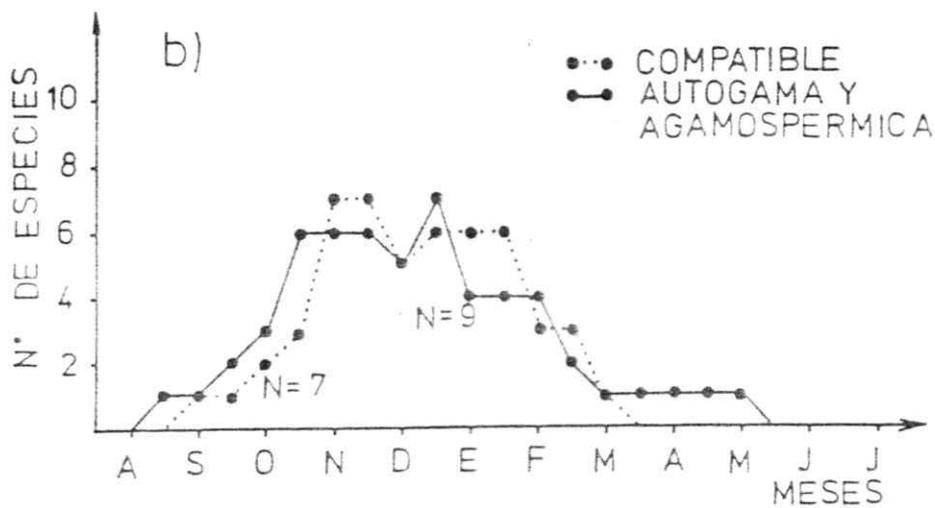
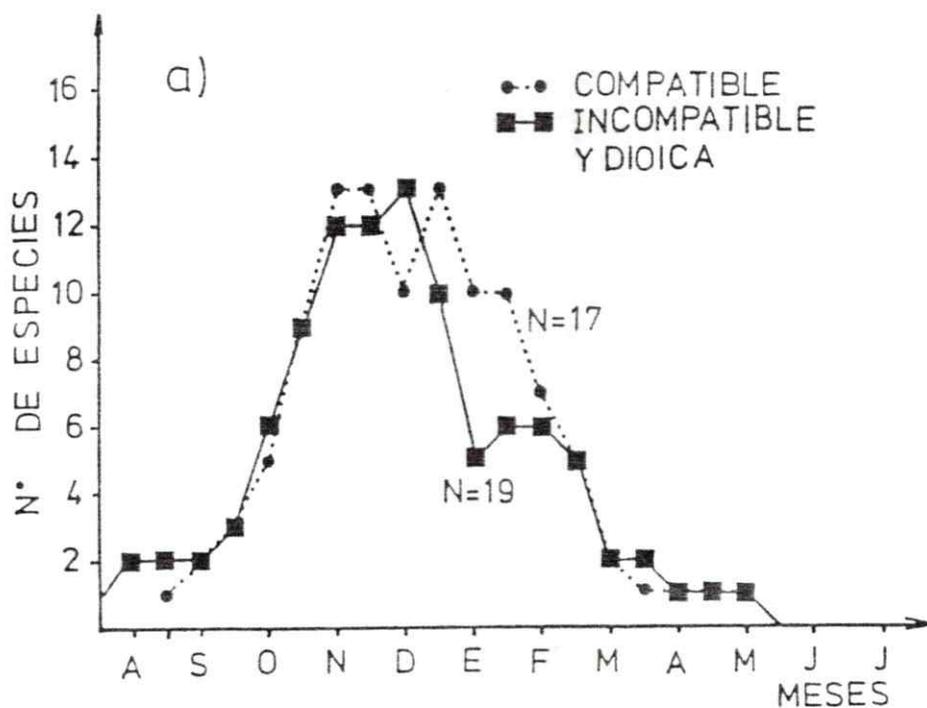


Fig. 22. Floración en el Limite Arbóreo. a) Especies agrupadas según sistema de reproducción. b) Especies agrupadas según índice de compatibilidad (razón entre autopolinización manual versus autopolinización automática). Se designó facultativamente xenógama a las especies con un rango de 0 - 0,49 y autógena al rango sobre 0,50, además, se incluye en este rango a las agamospérmicas. El test de Kolmogorov Smirnov comprueba que la distribución de la floración de las especies en a) presenta diferencia significativa ($D_{\text{máx}} = 0,895 > D = 0,251$) en cambio, en b) el Test de Kolmogorov Smirnov no es significativamente diferente ($D_{\text{máx.}} = 0,104 < D = 0,367$).

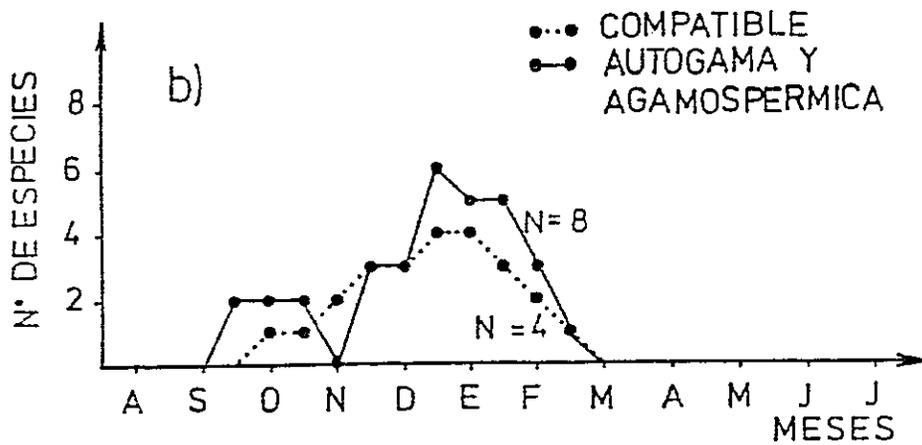
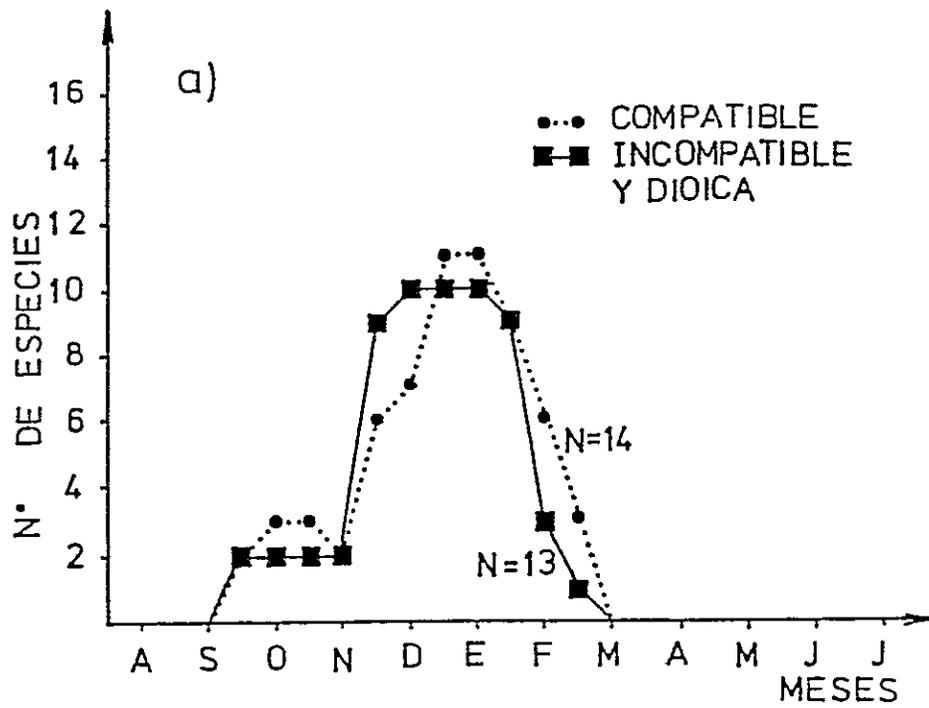
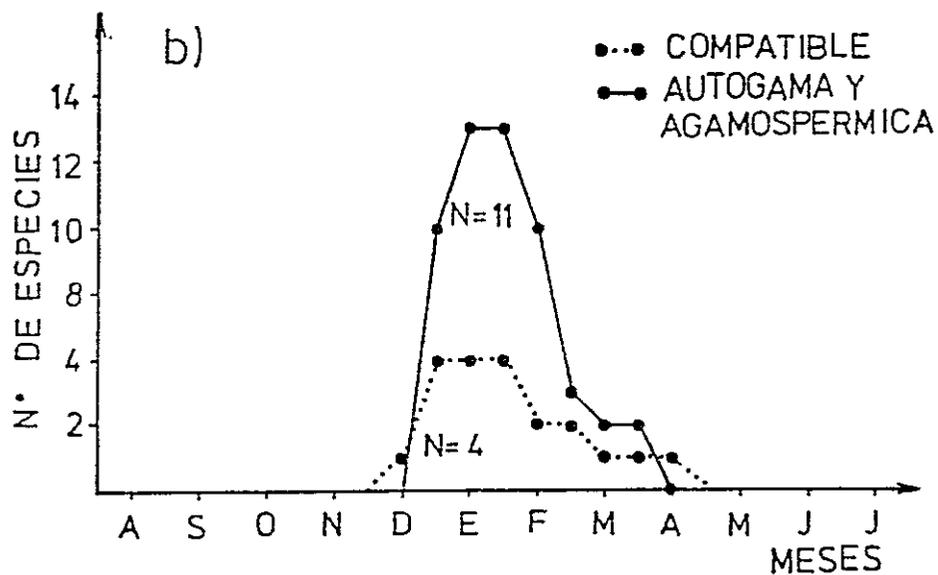
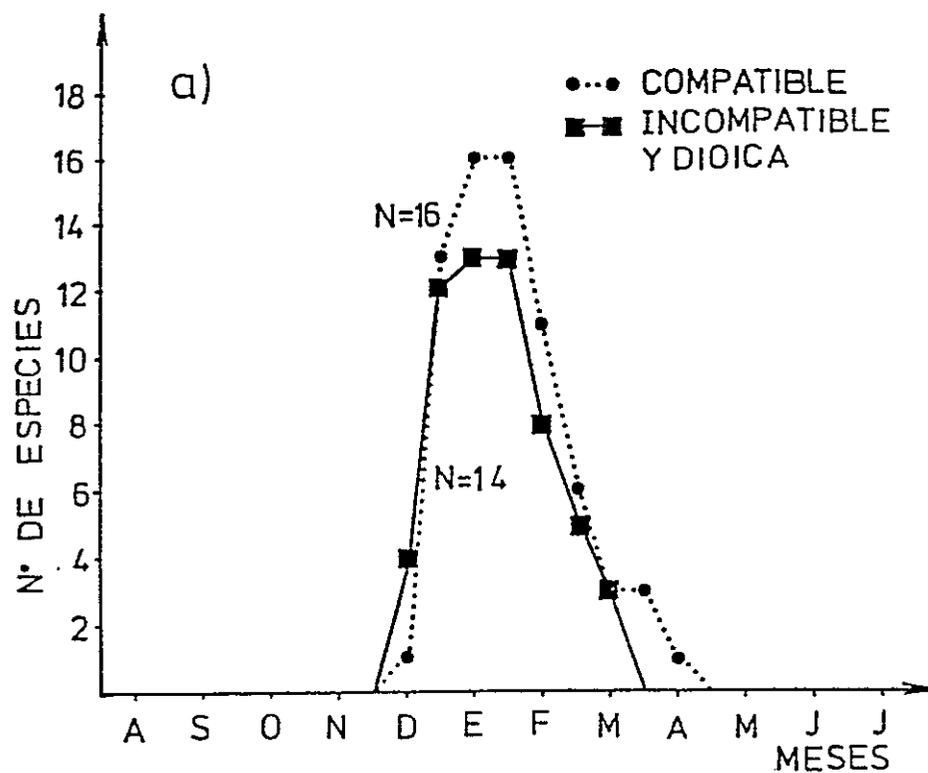


Fig. 23. Floración en la Estepa Andina. a) Especies agrupadas según sistema de reproducción. b) Especies agrupadas según índice de compatibilidad (razón entre autopolinización manual versus autopolinización automática). Se designó facultativamente xenógamas a las especies con un rango de 0 - 0,49 y autógama al rango sobre 0,50, además, se incluye en este rango a las agamospérmicas. El test de Kolmogorov Smirnov comprueba que la distribución de la floración de las especies en a) no es significativamente diferente ($D_{\text{máx}} = 0,076 < D = 0,242$ y tampoco en b) ($D_{\text{máx.}} = 0,273 < 0,794$).



(especies compatibles con baja capacidad para la autopolinización automática) versus las autógamas y agamospérmicas no es significativamente diferente (Figs. 21b, 22b, 23b). Tal como se encontró en el Límite Arbóreo y en la Estepa Andina, el máximo período de floración de especies con diferentes sistemas de reproducción es muy parecido (Enero).

Si se agrupan las especies con idénticos sistemas de reproducción (compatibles, dioicas, incompatibles) tampoco se encontró diferencias significativas en la duración del período de floración de las especies de ambas comunidades .

V.4 DISCUSION

En el desarrollo de este capítulo, se determinó el sistema de reproducción en una muestra representativa de todas las formas de vida de la Zona de Alta Montaña y del Bosque Valdiviano. Se estableció que no hubo diferencias significativas en la incidencia de la dioecia y autoincompatibilidad genética en las dos comunidades estudiadas.

En ambas comunidades, sin embargo, se encontró una relación entre la incidencia de la autoincompatibilidad genética y dioecia y formas de vida. La frecuencia de autoincompatibilidad genética es mayor en las especies leñosas del Bosque Valdiviano. En cambio, prácticamente todas las especies herbáceas son autocompatibles, con excepción de Oxalis valdiviense. Esta misma tendencia se encontró en la Zona de Alta Montaña, donde la autoincompatibilidad genética de las formas de vida herbácea aumenta, en relación a las herbáceas del Bosque Valdiviano.

Comparando el Bosque Valdiviano con bosques tropicales, es evidente que no difiere en cuanto a la frecuencia de dioecia, (Tabla 93). Incluso valores levemente inferiores se encontraron en un Bosque Tropical Deciduo en México (Tabla 93). Las únicas formaciones

Tabla 93. Incidencia de la dioicia en especies leñosas a diferente latitudes.

Lat.	Tipo de Bosque	% de Especies Dioicas	Referencia
ZONA TROPICAL			
10N	Bosque Tropical Deciduo (1) (Costa Rica)	22,0%	Bawa (1974)
10N	Bosque Tropical Húmedo (1) (Costa Rica)	23,1%	Bawa et al. (1985)
10N	Bosque Tropical Deciduo Secundario (Venezuela)	22,7%	Ruiz & Arroyo (1978)
10N	Bosque Tropical de Neblina de altura (Venezuela)	30,6%	Sobrevila & Arroyo (1982)
18N	Bosque de Montaña Tropical (Jamaica)	21,4%	Tanner (1982) (3)
19N	Bosque Tropical Deciduo (México)	19,3%	Bullock (1985)
ZONA TEMPLADA			
40S	Pluviselva Valdiviana (2) (Chile)	22,5%	Esta tesis
37N	Matorral Mediterraneo (España)	27,0%	Herrera (1987)
33S	Bosque Esclerofilo Montano	24,3%	Arroyo & Uslar (1990)

(1) solo especies de árboles; en los otros bosques también están tomados en cuenta los arbustos

(2) incluye las trepadoras leñosas

(3) Tanner (1982) distingue dos categorías de dioecia-dioicas absolutas y especies que son o dioicas, monoicas y polígamas. Los cálculos corresponden a las dioicas.

tropicales que presenta más dioecia que el Bosque Valdiviano es el Bosque Tropical de Neblina, en Venezuela y el Bosque de Montaña Tropical de Jamaica (Tabla 93). Es de notar que la frecuencia de dioecia en las especies leñosas de dos formaciones de clima tipo mediterráneo es levemente mayor que en el Bosque Valdiviano. La frecuencia de dioecia (4,2%) en las hierbas del Bosque (Tabla 88) es mayor que en un Bosque Tropical Deciduo en México (1-2%) (BULLOCK 1985).

La incidencia de la autoincompatibilidad genética en las especies hermafroditas leñosas de las comunidades tropicales anteriormente analizadas oscila entre 16,7% y 85,7% (Tabla 94), siendo este menor en los Bosques de Altura Húmedos (SOBREVILA & ARROYO 1982, TANNER 1982). El Bosque Valdiviano cae en el centro de este rango. En el Bosque Valdiviano solo un 5,9% de las hierbas son autoincompatibles. KRESS (comunicación personal) encontró incompatibilidad genética en 11,1% de las hierbas perennes de un Bosque Tropical Húmedo de Costa Rica. ARROYO & USLAR (en prep.) encontró autoincompatibilidad genética en 55% de las hierbas perennes del Bosque Esclerófilo de Kageneckia angustifolia en Chile Central, en tanto que BARRETT & HELENURM (1987) ha encontrado la autoincompatibilidad genética en 36% de las especies estudiadas en un Bosque Boreal en New Brunswick (47° N), de manera que la frecuencia de autoincompatibilidad en hierbas perennes en

Tabla 94. Estimación de la incidencia de la xenogamia en especies leñosas en bosques tropicales y el bosque templado estudiado.

Lat.		% de xenogamia estimada (*)	% de S.I. en la muestra
ZONA TROPICAL			
10N	Bosque Tropical Deciduo 1 (Costa Rica)	89,0%	79,41
10N	Bosque Tropical Húmedo 1 (Costa Rica)	83,9%	85,71
10N	Bosque Tropical Deciduo Secundario (Venezuela)	77,2%	70,58
10N	Bosque Tropical de Neblina de altura (Venezuela)	57,3%	38,50
18N	Bosque de Montaña Tropical (Jamaica)	34,53%	16,67 3
19N	Bosque Tropical Deciduo (México)	80,4%	75,80
ZONA TEMPLADA			
33S	Bosque Esclerófilo de Kageneckia angustifolia	84,86%	80,00
40S	Pluviselva Valdiviana 2 (Chile)	68,28%	59,10

1 solo especies de árboles

2 incluye las trepadoras leñosas

3 Tanner (1982) distingue dos categorías de dioicia - dioicas absolutas y especies que son o dioicas, monoicas y polígamas. Los cálculos corresponden a las dioicas absolutas y la categoría mas inclusive de dioicia.

(*) Basado en la proporción de dioicia en el total de especies leñosas y la proporción de especies incompatibles en una muestra de cada bosque.

el Bosque Valdiviano es muy bajo en comparación con otros bosques.

Extrapolando de la frecuencia de dioecia y de autoincompatibilidad genética en la muestra para las formas de vida leñosa, el Bosque Valdiviano contiene más especies xenógamas que en algunos Bosques Tropicales pero menos que en otros. En particular los bosques de alta riqueza de especies de alturas menores (Bosque Tropical Deciduo, Costa Rica), Bosque Tropical Húmedo (Costa Rica), Bosque Tropical Deciduo México, poseen proporcionalmente más especies con incompatibilidad genética.

La dioecia en la Zona de Alta Montaña a los 40° S. es levemente superior a la registrada en una Pradera Subalpina en British Columbia Canadá y en la Zona Alpina de la Patagonia (Tabla 95). Hay poca variación en la frecuencia de la xenogamia entre las tres comunidades mencionadas (Tabla 95). Sin embargo, las especies autoincompatibles aportan más a la flora xenógama en la Zona Alpina de la British Columbia y Patagonia que en la Zona de Alta Montaña a los 40° S.

Es importante recalcar que en el Bosque Valdiviano, se detectó experimentalmente la agamospermia en 5 especies, siendo 3 de ellas parcialmente agamospérmicas y 2 son agamospérmicas. Por otro lado, en la Zona de Alta Montaña,

Tabla 95. Incidencia de la dioecia y estimación de la xenogamia en 3 comunidades de altura.

	DIOICIA		% S.I. MUESTRA		ESTIMACION % XENOGAMIA
	N	%			
Pradera subalpina POJAR (1974) 50 ° LN	3	(6,7)	17	(40,5)	44,44
Pradera Patagónica ARROYO y SQUEO (1990) 50 ° LS	19	(6,1)	37	(29,8)	34,08
Zona de Alta Montaña Antillanca 40 ° LS	12	(15,8)	9	(26,5)	38,10

se registraron 10 especies agamospérmicas, de las cuales 6 son parcialmente agamospérmicas y 4 agamospérmicas. La presencia de agamospermia en un número significativo de especies a la latitud 40° S. es consistente con su abundancia en otras comunidades caracterizada por alta pluviosidad (KAUR et al. 1978) en el Bosque Tropical de Malasia; MOORE & DOGGETT (1976) encuentra que la agamospermia es mayor en la pendiente oriental.

El hecho de que las especies xenógamas y no xenógamas del Bosque Valdiviano, presenten patrones de asignación de recursos similares en sus flores es muy interesante. Estos resultados no concuerdan con los de CRUDEN & LYON (1985), quienes encontraron que las especies xenógamas obligadas asignan más recurso a sus flores que las autógamas y xenógamas no-obligadas. Las especies estudiadas por estos autores provenían de varias comunidades, e incluyeron especies de comunidades secundarias. CRUDEN (1977) encontró además, que la razón polen/óvulo fué menor en plantas no xenógamas. Esta tendencia no fué registrada en el Bosque Valdiviano, sin embargo, los resultados para la Zona de Alta Montaña concuerdan hasta cierto punto con los de estos autores. Se planteó que en comunidades maduras, como el Bosque Valdiviano, las plantas autocompatibles mantendrían flores llamativas para promover la fecundación cruzada. La Zona Andina, en términos relativos puede considerarse como una

comunidad menos madura, por lo que no es sorprendente que se comporte más como el conjunto de especies estudiadas por CRUDEN & LYON (1985). Es interesante que BARRETT & HELENURM (1987) recientemente encontraran la misma tendencia que nosotros registramos en cuanto a P/O para las especies incompatibles y compatibles del Bosque Boreal.

La fecundidad absoluta y relativa de las especies xenógamas del Bosque Valdiviano, es sorprendentemente alta, excediendo a aquella reportada en bosque tropicales cálidos y deciduos (BAWA 1974, SOBREVILA & ARROYO 1978). Por otra parte la fecundidad relativa es similar a la de especies incompatibles en un bosque tropical de Alta Montaña en Venezuela (Tabla 96). Estas comparaciones sugieren que la fructificación está menos limitada en el Bosque Valdiviano que en la mayoría de los Bosques tropicales. Considerando que el Bosque Valdiviano es pobre en especies de polinizadores, con tasas de visitas relativamente bajas, comparadas con la Zona Andina de Chile Central. Esto implica que la eficiencia de transporte de polen en el Bosque Valdiviano debe ser relativamente alta. Tal vez la alta diversidad de polinizadores observados en algunos Bosques Tropicales no compensa la interferencia debido a que los polinizadores visitan individuos de varias especies durante el mismo recorrido, debido a la estructura compleja del Bosque Tropical.

Tabla 96. Fecundidad relativa en diferentes comunidades.

Tipo de Bosque	Fecundidad Relativa	
	Compatibles y apomicticas	Incompatibles
Bosque Tropical Deciduo Secundario (Venezuela)	0,66	0,58
Bosque Tropical Deciduo (Costa Rica)	0,67	0,16
Bosque Tropical de Neblina de Altura (Venezuela)	0,82	0,80
Bosque Valdiviano (Chile)	1,15	0,85

Un caso especial que requiere nuevos estudios corresponde a Caldcluvia paniculata, esta es la única especie que presentó valores extraordinariamente altos en el índice de autocompatibilidad. Posiblemente los efectos microambientales al embolsar las flores durante el período de primavera (con lluvias y sol que fluctúan bruscamente) han afectado especialmente la flor o la germinación del grano de polen de esta especie. Los valores promedio de fecundidad se calcularon excluyendo Caldcluvia paniculata.

La similitud de los patrones de floración de las especies con diferentes sistemas de reproducción debe considerarse en el marco de la variación estacional de las tasas de polinización (ver Capítulo IV). No hubo diferencias para tasas de visitas más altas en el período de máxima floración, por el contrario, en una de las comunidades, las tasas de visitas fueron mayores al principio y final de la temporada. Esto estaría implicando de que cuando hay pocas plantas en flor, las flores individuales pueden recibir más visitas. Es evidente, por lo tanto, que los patrones de floración de las especies xenógamas y no-xenógamas guarde poca relación con la disponibilidad de visitas.

VI. CONCLUSIONES

El objetivo central de esta tesis fue determinar si los sistemas de reproducción obedecen a factores extrínsecos (la polinización) o a factores intrínsecos (forma de vida).

Para estudiar estas posturas se trabajó en dos comunidades a igual latitud y se determinó en cada una de ellas: las características de las fases de floración y fructificación, actividad de los polinizadores y los sistemas de reproducción de las especies. Las conclusiones obtenidas del trabajo en cada uno de estos capítulos son las siguientes:

- Los períodos de floración y fructificación de las especies son unimodales y fuertemente estacionales encontrando solo un par de excepciones (Berberis darwinii y Tristerix tetrandrus). Se pudo establecer que la temporada de floración es bastante larga (11 meses en el Bosque Valdiviano

y 7 meses en la Zona de Alta Montaña) y la duración de la floración por especies se presenta en forma secuencial de manera que abarca toda la temporada.

- Considerando la duración de la temporada de floración del Bosque Valdiviano y la duración de la floración por especie, se puede concluir que el Bosque Valdiviano, es fenológicamente distinto en comparación a los bosques templados del hemisferio norte, ubicándose más cerca de los bosque tropicales. En cambio, en la Zona de Alta Montaña, la duración de la floración por especie, es prácticamente igual a la duración de la temporada de floración. La marcada estacionalidad climática producida por efecto de la altitud y de la latitud es muy drástica y convergente, siendo semejante los periodos de floración en ambos hemisferios, en comunidades de igual o mayor latitud.

- El periodo de floración se presentó en forma secuencial durante toda la temporada presentándose un máximo de especies en flor a fines del mes de Noviembre, en el Bosque Valdiviano y en el mes de Enero en la Zona de Alta Montaña.

- En ambas comunidades, la riqueza de especies antófilas es bastante baja, tanto a nivel de las especies como a nivel de la comunidad. Las especies de los órdenes

Hymenoptera y Diptera son los agentes polinizadores predominante en ambas comunidades.

- La frecuencia y la tasa de visitas (visitas por flor por minuto) resultaron ser estadísticamente mayores en el Bosque Valdiviano en relación a la Zona de Alta Montaña.
- Las tasas de visitas (visitas por flor por minuto) reales tanto en el Bosque Valdiviano, como en la Zona de Alta Montaña son mucho menores en relación a las de las comunidades analizadas en la Zona de Chile Central y en las comunidades de Snowy Mountain en Australia.
- La secuencia de la fase de floración de especies compatibles e incompatibles no presenta relación con los periodos de mayor floración. Se esperaba que las especie autoincompatibles florecieran durante el periodo más favorable a los polinizadores, pero realmente florecen durante toda la temporada, independientemente de su sistema de polinización y de su sistema de reproducción.
- La incidencia de la dioecia fue mayor en la forma de vida leñosa tanto en el Bosque Valdiviano como en la Zona de Alta Montaña. Si se compara la misma forma de vida (leñosa por ejemplo) en ambas comunidades no se presentaron dife-

rencias significativas.

- La incidencia de la autoincompatibilidad genética, también fue mayor en la forma de vida leñosa en ambas comunidades, aunque si se compara entre las especies herbáceas de las comunidades estudiadas, se registró la tendencia a una mayor incidencia de autoincompatibilidad en la Zona de Alta Montaña.
- La incidencia de la díocia y de la autoincompatibilidad genética en el Bosque Valdiviano, en relación a los bosques tropicales, no presentó mayores diferencias desestimándose la posibilidad que este sistema de reproducción sea mayor, en las comunidades tropicales.
- No se registró diferencias significativas en la asignación de biomasa en las especies xenógamas en relación a las especies no-xenógamas.
- Se concluye que los factores extrínsecos, como es la actividad de los polinizadores, no ejercerían una acción selectiva notable en el sistema reproducción. En cambio, los factores intrínsecos (mitosis) que lleva implícita la posibilidad de efectuar copias erróneas, tendría un mayor efecto en el sistema de reproducción. En las especies

herbáceas este factor sería menos importante que en las especies leñosa llevando a menor frecuencia de autoincompatibilidad genética.

VII. BIBLIOGRAFIA

- ACKERMAN, T.L. & S.A. BAMBERG. 1974. Phenological studies in the Mojave Desert at Rock Valley (Nevada Test Site). En: H. Lieth (ed.). Phenology and Seasonality Modeling. Springer Verlag, Berlin 215 - 226.
- ARRESTO, J.J., ROZZI, R., MIRANDA, P. & C. SABAG. 1987. Plant-frugivore interaction in South American temperate forest. Rev. Ch. de Hist. Nat. 60: 321 - 336.
- ARROYO, M.T. KALIN. 1973. A taximetric study of infraspecific variation in autogamous Limnanthus flocosa (Limnanthaceae). Brittonia 25: 177 - 191.
- ARROYO, M.T. KALIN & P.H. RAVEN. 1975. The evolution of subdioecy in morphologically gynodioecious species of Fuchsia section Ecliandra (ONAGRACEAE). Evolution 29: 500 - 511.
- ARROYO, M.T. KALIN. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms a stimulus for the evolution of self-incompatibility. Taxon 25: 543 - 548.
- ARROYO, M.T. KALIN. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. En: R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.); Advances in Legume Systematics: 723 - 769.
- ARROYO, M.T. KALIN., ARRESTO, J.J. & C. VILLAGRAN. 1981. Plant phenological patterns in the high andean Cordillera of Central Chile. Journal of Ecology 69: 205 - 223.
- ARROYO, M.T. KALIN., PRIMACK, R. & J.J. ARRESTO. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. Am. J. Bot. 69: 82 - 97.

- ARROYO, M.T. KALIN., ARMESTO, J.J. & R. PRIMACK. 1983. Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los andes templados de Sudamérica. *Rev. Ch. de Hist. Nat.* 56: 159 - 180.
- ARROYO, M.T. KALIN, MARTICORENA, C. & C. VILLAGRAN. 1984. La flora de la cordillera de los Andes en el área de Laguna Grande y Laguna Chica, III Región, Chile. *Gayana Bot* 41: 3 - 46.
- ARROYO, M.T. KALIN., ARMESTO, J.J. & R. PRIMACK. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate andes of Central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Pl. Syst. Evol.* 149: 187 - 203.
- ARROYO, M.T. KALIN., SQUEO, F.A. & D. LANFRANCO. 1987. Polinización biótica en los andes de Chile: avances hacia una síntesis. *Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica.* 2: 55 - 76.
- ARROYO, M.T. KALIN, SQUEO, F.A., ARMESTO, J.J. & C. VILLAGRAN. 1988. Effects of aridity on plant diversity in the Northern Chilean Andes: Results of a natural experiment. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 55 - 78.
- ARROYO, M.T. KALIN & F.A. SQUEO. 1990. Relationship between plant breeding systems and pollination. En: S. Kawano, (ed.). *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants.* Academic Press, London. (En prensa).
- ASHTON, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc. London* 1: 155 - 196.
- BARRETT, S.C. & K. HELENURM. 1987. The reproductive biology of boreal forest herbs. I. Breeding systems and pollination. *Can. J. Bot.* 65: 2036 - 2046.
- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of trees species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85 - 92.
- BAWA, K.S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. *N. Z. J. Bot.* 17: 521-524.

- BAWA, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. En: C.E. Jones & R.J. Little. (eds.), Handbook of experimental Pollination Biology. Von Nostrand Reinhold Co., New York. 395 - 410.
- BAWA, K.S. & C.J. WEBB. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. Am. J. Bot. 71: 736 - 751.
- BAWA, K.S., PERRY, D.R. & J.H. BEACH. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. Am. J. Bot. 72: 331 - 345.
- BAWA, K.S., BULLOCK, S.H., PERRY, D.R., COVILLE, R.E. & M.H. GRAYUM. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination Systems. Am. J. Bot. 72: 346 - 356.
- BILLINGS, W.D. 1974. Arctic and alpine vegetation: plant adaptations to cold summer climates. En: J.D. Ives, & R.G. Barry (eds.): Arctic and Alpine Environments: Methuen, London: 403 - 443.
- BORCHERT, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: Erythrina poeppigiana O.F. COOK. Ecology 61: 1065 - 1074.
- BORCHERT, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. Biotropica 15: 81 - 89.
- BREWBAKER, J.L. 1967. The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the Angiosperms. Am. J. Bot. 54: 1069 - 1083.
- BRIONES, C. 1978. La vegetación del Parque Nacional Puyehue. (Osorno-Chile). Tesis presentada para optar al título de profesor de Biología y Química. Universidad Austral de Chile.
- BULLOCK, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in México. Biotropica 17: 287 - 301.
- CABRERA, A.L. 1959. Revisión del género Dasyphyllum (Compositae). Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Revista del Museo de La Plata. Tomo IX No 38.

- CHARNOV, E. 1987. On sex allocation and selfing in higher plants. *Evolutionary Ecology* 1: 30-36
- CLAUSEN, J. 1961. Introgression facilitated by apomixis in polyploid Poas. *Euphytica* 10: 87 - 94.
- CROAT, T.B. 1979. The sexuality of the Barro Colorado island flora. *Phycologia* 42: 319 - 348.
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen - ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32 - 46.
- CRUDEN, R.W. & D.L. LYON. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia (Berlin)* 66: 299 - 306.
- DARWIN, C. 1876. *The Effects of Cross and Self-fertilization in the Vegetable Kingdom.* John Murray, London.
- DARWIN, C. 1877. *The Different forms of flowers on Plants of the Same Species.* John Murray, London.
- DIAZ, C., ASTUDILLO, J. & G. ARANDA. 1959-1960. Reconocimiento de suelos de las Provincias de Osorno y Llanquihue. *Agr. Téc. Chile. año XIX-XX:* 125 - 205.
- DICKINSON, H.G. & J. LAWSON. 1975. Pollen tube growth in the stigma of Oenothera organensis following and incompatible intraspecific pollinations. *Proc. Royal Soc. London, Series B*, 188: 327 - 344.
- DULBERGER, R. 1975. Intermorph structure differences between stigmatic papillae and pollen grains in relation to incompatibility in Plumbaginaceae. *Proc. Royal Soc. London, Series B*: 188: 257 - 274.
- EASTOP, V.F. 1981. Coevolution of plants and insects. En: P.L. Forey (ed.) *The Evolving Biosphere.* British Museum (Natural History) Cambridge University. 311 p.
- ELLISON, L. 1954. Subalpine vegetation of the Wasatch Plateau, Utah. *Ecol. Monogr.* 24: 89-184.
- FAEGRI, K. & L. van DER PIJL. 1979. *The Principles of Pollination Ecology.* 2^a Edition Revised Pergamon Press Oxford. 291 p.

- FEISINGER, P., MURRAY, K.G., KINSMAN, S. & W.H. BUSBY. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* 67: 449 - 464.
- FLORES, S. & D.W. SCHEMSKE. 1984. Dioecy and monoecy in the flora of Puerto Rico and the Virgin Islands: ecological correlates. *Biotropica* 16: 132 - 139.
- FRANKEL, R. & E. GALUN. 1977. *Pollination Mechanisms: Reproduction and Plant Breeding. Monographs on Theoretical and Applied Genetics 2.* Springer Verlag Berlin Heidelberg. New York. 270 p.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & P.A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 281 - 913.
- FRANKIE, G.W. 1976. Pollination of widely dispersed trees by animals in Central America, with emphasis on bee pollination systems. In: L. Buley & B.T. Stiles (eds.) Reprinted from *Tropical Trees. Variation, breeding and conservation.* Linnean Society Symposium Series. Number 2. Academic Press.
- FRANKIE, G.W., OPLER, P.A. & K.S. BAWA. 1976. Foraging behaviour of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *Journal of Ecology* 64: 1049 - 1057.
- FREIBERG, H.M. 1985. Vegetationskundliche Untersuchungen aus sudchilenischen Vulkanen. In Kommission bei Ferd. Dummlers Verlag-Bonn. 170 p.
- FRYXELL, P. 1957. Mode of reproduction of higher plants. *Botanical Review* 23: 135 - 233.
- FYFE, V.C. 1950. The genetics of tristily on Oxalis valdiviensis. *Heredity* 4:365 - 371.
- GANDERS, F. 1979. The biology of heterostyly. *N.Z.J. Bot.* 17:607 - 635.
- GIVNISH, T.J. 1982. Outcrossing versus ecological constraints in the evolution of dioecy. *Am. Nat.* 119: 849 - 871.
- GOTTSBERGER, G., SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & F. EHRENDORFER. 1980. Reproductive Biology in the primitive relic Angiosperm Drimys brasiliensis

- (Winteraceae). *Pl. Syst. Evol.* 135: 11 - 39.
- GRANT, V. 1975. *Genetics of Flowering Plant*. Columbia University Press, New York.
- GRIME, J.P. 1981. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons. New York. 222 p.
- HAGERUP, O. 1951. Pollination in the Faroes - in spite of rain and the poverty of insects. *Biol. Medd. K. Dan. Vidensk. Selsk.* 18: 1 - 48.
- HAUMAN, L. 1916. *La forêt valdivienne et ses limites*. Instituto de Botánica y Farmacología, Fac. de Ciencias Médicas de Buenos aires 34: 91 p.
- HEINRICH, B. 1976. Flowering phenologies: Bog, woodland and disturbed habitats. *Ecology* 57: 890 - 899.
- HELENURM, K. & S.C.H. BARRET. 1987. The reproductive biology of boreal forest herbs. II. Phenology of flowering and fruiting. *Can. J. Bot.* 65: 2047 - 2056.
- HERNANDEZ, H. M. & Y. Y. CARREON 1987. Notas sobre la ecología reproductiva de árboles en un bosque mesófilo de Montaña en Michoacán, Mexico. *Bol. Soc. Bot. Mexico* 47: 5-35.
- HERRERA, J. 1987. Flower and fruit biology in southern Spanish mediterranean shrublands. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 69-78.
- HERRERA, J. 1988. Pollination relationships in southern spanish mediterranean shrublands. *Journal of Ecology* 76: 274 - 287.
- HESLOP - HARRISON, J. 1975. Incompatibility and the pollen-stigma interaction. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 26: 403 - 425.
- HILTY, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica*: 12: 292 - 306.
- INOUE, D.W. & G.H. PYKE. 1988. Pollination biology in the snowy mountains of Australia: Comparisons with montane Colorado, U.S.A. *Aust. J. Ecol.* 13: 191 - 210.
- JOHOW, F. 1910. *Estudios de biología vegetal*. Anales de la Universidad de Chile. 1 - 26.

- JUDD, W. W. 1958. Studies of the Byron Bog in southwestern Ontario. II. The succession and duration of blooming in plants. *Can. Field - Nat.* 72: 119-121.
- KAUR, A., Ha, C.O., JONG, K., SANDS, V.E., CHAN, H.T., SOEPADMO, E. & P.S. ASHTON. 1978. Apomixis may be widespread among trees of the climax rain forest. *Nature* 271: 440 - 442.
- KAY, Q.O.N. & D.P. STEVENS. 1986. The frequency, distribution and reproductive biology of dioecious species in the native flora of Britain and Ireland. *Bot. J. of the Linnean Society* 92: 39 - 64.
- KOCHMER, J.P. & S.N. HANDEL. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecol. Monogr.* 56: 303-325.
- KOPTUR, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set breeding systems of neotropical Inga trees (Fabaceae : Mimosoideae). *Evolution* 38: 1130-1143.
- LEDIG, F.T. 1986. Heterozygosity, heterosis and fitness in outbreeding plants. En: M.E. Soule (eds.), *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity.* Sanaver associates, INC. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- LEVIN, D.A. 1975. Pest pressure and recombination systems in plants. *Am. Nat.* 109:437 - 451.
- LOVETT DOUST, J. & P.B. CAVERS. 1982. Biomass allocation in hermaphrodite flowers. *Can. J. Bot.* 60: 2530 - 2534.
- LLOYD, D.G. 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in Leavenworthia (Cruciferae). *Contr. Gray Herb. Harvard* 195: 3-133.
- LLOYD, D.G. 1972. Breeding systems in Cotula L. (Compositae: Anthemidae). I. The array of monoelous and dieleous systems. *New Phytol.* 71: 1181 - 1194.
- LLOYD, D.G. 1979. Evolution towards dieeey in heterostylous populations. *Pl. Syst. Evol.* 131: 71 - 80.
- LLOYD, D.G. 1980. Demographic factors and mating patterns

- in Angiosperms. En: O.T. Solbrig (ed.) Demographic and Evolution in Plant Populations. U. California 222 p.
- MALAISSÉ, F. P. 1974. Phenology of the Zambezi woodland area with emphasis on the Miombo ecosystem. En: Lieth, H. (ed.). Phenology and Seasonality Modeling. Springer - Verlag. Berlin, New York 269-286 p.
- MARTICORENA, C. & M. QUEZADA. 1985. Catálogo de la flora vascular de Chile. Universidad de Concepción Gayana Botánica 42: 155 p.
- MATHER, K. 1940. Outbreeding and separation of the sexes. Nature 145: 484 - 486.
- McCLINTOCK, E. 1957. A Monograph of the Genus Hydrangea. Proceedings of the California Academy of Sciences. Vol. XXIX No 5 pp. 147 - 256.
- MEYER, T. 1963. Estudios sobre la selva Tucumana. La selva de Mirtáceas de "Las Pavas". Opera Lilloana X: 1- 137.
- MOLDENCKE, A. 1971. Studies of the species diversity of California plant communities. Una disertación presentada al departamento de Ciencias Biológicas y al comité de estudios graduados de la Universidad Stanford. En cumplimiento parcial de los requerimientos para el grado de Doctor de Filosofía.
- MOONEY, H.A. , PARSONS, D.J. & J. KUMMEROV. 1974. Plant development in mediterranean climates. En: Lieth, H. (ed.) Phenology and Seasonality Modeling. Springer Verlag. Berlin, New York. 255 - 268 p.
- MOORE, D.M. & DOGGET. 1976. Pseudo-vivipary in Fuegian and Falkland Islands grasses. Br. Antarct. Surv. Bull. 43: 103-110.
- MOORE, D.M. 1983. Flora de Tierra del Fuego. Anthony Nelson England. Missouri Bot. Gard. U.S.A. 396 p.
- MULCAHY, D.L. 1979. The rise of the Angiosperms: A genecological factor. Science 206: 20 - 23.
- MUNTZING, A. 1966. Apomixis and sexuality in new material of Poa alpina from middle sweden. Here. 54: 314 - 336.
- MUNOZ, M. 1980. Flora del Parque Nacional Puyehue.

Editorial Universitaria, S.A. 557 p.

- NEGER, F.W. 1899. Informe sobre las observaciones botánicas efectuadas en la Cordillera de Villarica en el verano de 1896 - 1897. En: T.T. Veblen, & F.M. Schlegel. (eds.) Reseña ecológica de los bosques del Sur de Chile. Bosque 4: 73 - 115.
- de NETTANCOURT, D. 1977. Incompatibility in Angiosperms. Monographs on Theoretical Applied Genetics 3 Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg New York. 230 p.
- OBERDORFER, E. 1960. Pflanzensoziologische Studien in Chile ein Vergleich mit Europa. Verlag von J. Cramer, 208 p.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & H.G. BAKER. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. Journal of Biogeography 3: 231 - 236.
- ORNDUFF, R. 1966. The origin of dioecism from heterostyly in Nymphoides (Menyanthaceae). Evolution 20: 309-314.
- ORNDUFF, R. 1975. Pollen flow in Lythrum junceum, a tristylous species. New Phytol. 75: 161 - 166.
- PARKER, R. 1976 Flowering phenology of Common vascular plants at Bailey Point, Melville Island, Northwest Territories. Can. Field - Nat. 90 : 70 - 72.
- PERALTA, M. 1975. Tipificación de algunos suelos en algunas formaciones botánicas de la Cordillera de los Andes. Bol. Téc. Fac. Ciencias Forestales 31 - 44.
- PHILLIP, M. & O. SCHOU. 1981. An unusual heteromorphic incompatibility system. Distyly, self-incompatibility, pollen load and fecundity in Anchusa officinalis (Boraginaceae). New Phytol. 89: 693 - 703.
- PHILLIPPI, F. 1881. Catalogus Plantarum Vascularium Chilensium. Imprenta Nacional Santiago, Chile. 377 p.
- POJAR, J. 1974. Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. Can. J. Bot. 52: 1819 - 1834.
- PRIMACK, R.B. 1983. Insect pollination in the New Zealand mountain flora. N. Z. J. Bot. 21: 317 - 333.

- PRIMACK, R.B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht. ISBN 90-6193-184-3.
- PUTNEY 1970. Plan de manejo y desarrollo para el Parque Nacional Puyehue. Región de los Lagos. publicaciones Cuerpo de Paz - ZAG.
- RAMIREZ, C. 1978. Estudio florístico y vegetacional del Parque Nacional Tolhuaca (Malleco-Chile). Mus. Nac. de Hist. Nat. (Santiago-Chile) Publicación ocasional 24: 3 - 23.
- RAMIREZ, C. 1982. La vegetación nativa del Sur de Chile. Pasado, presente y futuro. Creces 3: 40 -45.
- RAMIREZ, C., FERRIERE, F. y H. FIGUEROA. 1983. Bosques pantanosos templados del Sur de Chile. Rev. Ch. Hist. Nat. 56: 11 - 26.
- RAMIREZ, N. 1989. Biología de la polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guayana venezolana. Biotropica 21: 319 - 330.
- RATHCKE, B. 1988. Flowering phenologies in a shrubs community: competition and constraints. Journal of Ecology 76, 975 - 994.
- RAVEN, P.H. 1979. A survey of reproductive biology in Onagraceae. N. Z. J. Bot. 17: 575 - 593.
- REGAL, P. 1982. Pollination by wind and animals: Ecology of geographic patterns. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 497 - 524.
- RIVEROS, M., ARROYO, M.T. KALIN & A.M. HUMANA. 1987. An unusual kind of distily in Quinchamalium chilense (SANTALACEAE) on volcan Casablanca, southern Chile. Am. J. Bot. 74: 313 - 320.
- RODRIGUEZ, R., MATTHEI, O. & M. QUEZADA. 1983. Flora Arborea de Chile. Edit. de la Universidad de Concepción. Chile. 408 p.
- ROMERO, E.J. 1978. Paleoecología y paleofitogeografía de las tafofloras del cenofítico de Argentina y áreas vecinas. Ameghiniana Tomo XV : 209 - 227.
- RUIZ, T. & M.T. ARROYO. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in

- Venezuela. *Biotropica* 10: 221 - 230.
- SCHMITHUSEN, J. 1956. Die raumliche Ordnung chilenischen Vegetation. *Bonner Geder ABH* 17: 1 - 89.
- SCHODDE, R. 1983. A new genus in the Monimiaceae alliance (Laurales). *Parodiana* 2: 298 - 305.
- SCHWABE, W.W. 1971. Physiology of vegetative reproduction and flowering. En: F.C. Steward (ed.) *Plant Physiology: A Treatise VIA*. Academic Press. New York. 233 - 411.
- SIMPSON, B.B. 1979. Quaternary biogeography of the high montane regions of south America. En: W.E. Duellman (ed.), *The South American Herpetofauna. Its Origin, Evolution and Dispersal*, Mus. Nat. Hist., U. Kansas, Lawrence. 157 - 188 p.
- SKOTTSBERG, C. 1916. Die Vegetationsserhältnisse langs der Cordillera de los Andes. S. von 41 S. Br. Ein Beitrag zur Kenntnis der Vegetation in Chiloë Westpatagonien und Feuerland, *Kungliga Sveska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 56(5).
- SLEUMER, H. 1985. Taxonomy of the Genus *Pernettya* Gaud. (Ericaceae). *Bot. Jahrb, Syst* 105: 449 - 480.
- SOBREVILA, C. 1978. Ecología reproductiva de un bosque montañoso siempre-verde de Venezuela. Trabajo especial de grado, presentado ante la Ilustre Universidad Central de Venezuela por la Bachiller Claudia Sobrevila para optar al título de Licenciado en Biología. 203 p.
- SOBREVILA, C. & M.T. KALIN ARROYO. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Pl. Syst. Evol.* 140: 19 - 37.
- STEBBINS, G.L. 1963. *Variation and Evolution in plants*. Columbia University Press. New York 643 p.
- STEBBINS, G.L. 1974. *Flowering Plants. Evolution Above the Species Level*. Belknap, Cambridge, Mass. 395p.
- STILES, F.G. 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird plants in a tropical forest. *Science* 198: 1177 - 1178.
- TANNER, E.V.J. 1982. Species diversity and reproductive mechanisms in Jamaican trees. *Biol. J. of the Linnean Society* 18: 263 - 278.

- TAYLOR, F. G. 1974. Phenodynamics of production in a mesic deciduous forest. En: Lieth, H. (ed.) Phenology and Seasonality Modeling. Springer - Verlag. Berlin 269 - 286.
- THROWER, N.J.W. & D.E. BRADBURY. 1977. Chile California Mediterranean Scrub Atlas. A comparative Analysis. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Strudsburg, Pennsylvania 237 p.
- TOWNER, H.F. 1977. The biosystematics of Calylophus (Onagraceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 48 120.
- TRONCOSO, A., VILLAGRAN, C. & M. MUNOZ. 1980. Una nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque Fray Jorge (Coquimbo, Chile). Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile, 37: 117 - 152.
- USLAR, P. 1982. Sistema de reproducción de plantas de la zona ecotonal entre la zona andina y el matorral esclerófilo. Tesis para optar al título de Licenciado, Fac. de Ciencias Básicas y Farm. Univ. de Chile. 206 p.
- VEBLEN, T.T. & F.M. SCHLEGEL. 1982. Reseña ecológica de los bosques del Sur de Chile. Bosque 4: 73 - 115.
- VILLAGRAN, C., SOTO, C. & I. SEREY. 1974. Estudio preliminar de la vegetación boscosa. An. Mus. de Hist. Nat. de Valp. 7: 125 - 154.
- VILLAGRAN, C. 1982. Estructura florística e histórica del bosque pantanoso de Quintero (Chile, 5a Región) y su relación con las comunidades relictuales de Chile Central y Norte Chico. III Congreso Geológico Chileno, Concepción - Chile.
- WASER, N.M. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two colorado wildflowers. Ecology 59:934 - 944.
- WHITEHEAD, D.R. 1983. Wind pollination: Some ecological and evolutionary perspectives. En: L. Real. (ed.) Pollination Biology. Academic Press, Inc. New York.
- WIEDER, R.K., CH.A. BENNETT, & G.E. LANG. 1984. Flowering phenology at Big run bog, west Virginia. Am. J. Bot. 71: 203 - 209.

- WIENS, D. 1984. Ovule survivorship, broad size, life history, breeding systems and reproductive success in plants. *Oecologia* 64: 47 - 53.
- WIENS, D., C.L. CALVIN, C.A. WILSON, C.I. DAVERN, D. FRANK, & S.R. SEAVEY. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia* (Berlin) 71: 501 - 509.
- WILSON, M.F. & J.N. THOMPSON. 1982. Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruits, or why some fruits are red when they are "green". *Can. J. Bot.* 60: 701 - 713.
- WYATT, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: L. Real. (ed.), *Pollination Biology* 51 - 95 Academic Press. Orlando.
- YUMOTO, T. 1988. Pollination systems in the cool temperate mixed coniferous and broad-leaved forest zone of Yakushima island. *Ecol. Res.* 3: 117 - 129.

Tabla I. Lista total de especies del Bosque Valdiviano ordenada por familia. F. de V. = forma de vida de las especies (arbol, arbusto, leñosa trepadora, herbácea). Tipo de polinización: Biótica, Abiótica. Nomenclatura de las especies según MARTICORENA y QUEZADA (1985).

ESPECIES	F. DE V.	TIPO DE POLIN.
AEXTOXICACEAE		
<i>Aextoxicon punctatum</i> R. et P.	Arbol	-
AMARYLLIDACEAE		
<i>Alstroemeria aurea</i> Graham	Herbacea	B
APOCYNACEAE		
<i>Elytropus chilensis</i> (A.DC.) Muell.-Arg.	Lenosa trep.	B
ARALIACEAE		
<i>Pseudopanax laetevirens</i> (Gay) Franchet	Arbol	B
BERBERIDACEAE		
<i>Berberis buxifolia</i> Lam.	Arbusto	B
<i>Berberis darwinii</i> Hook.	Arbusto	B
BIGNOMIACEAE		
<i>Campsidium valdivianum</i> (Phil.) Skottsb.	Lenosa trep.	B
BROMELIACEAE		
<i>Greigia landbeckii</i> (Lechler ex Phil.) Phil.	Herbacea	B
BUDDLEJACEAE		
<i>Buddleja globosa</i> Hope	Arbusto	B
CELASTRACEAE		
<i>Maytenus magellanica</i> (Lam.) Hook. f.	Arbusto	A
COMPOSITAE		
<i>Baccharis sphaerocephala</i> H. et A.	Arbusto	A
<i>Cotula scariosa</i> (Cass.) Franchet	Herbacea	B
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i> (Less.) Cabr.	Arbol	B
<i>Senecio cymosus</i> Remy	Arbusto	B
CORIARIACEAE		
<i>Coriaria ruscifolia</i> L.	Arbusto	A
CORNACEAE		
<i>Griselinia ruscifolia</i> (Clos) Taub.	Arbusto	-

CUNONIACEAE		
<i>Caldcluvia paniculata</i> (Cav.) D. Don	Arbol	B
<i>Weinmannia trichosperma</i> Cav.	Arbol	B
CYPERACEAE		
<i>Unicinia erinacea</i> (Cav.) Pers.	Herbacea	A
<i>Unicinia multifaria</i> Nees ex Boott	Herbacea	A
DESFONTAINIACEAE		
<i>Desfontainia spinosa</i> R. et P.	Arbusto	B
DIOSCOREACEAE		
<i>Dioscorea brachybothrya</i> Poepp.	Lenosa trep.	B
ELAEOCARPACEAE		
<i>Aristotelia chilensis</i> (Mol.) Stuntz	Arbusto	B
ERICACEAE		
<i>Gaultheria phillyreifolia</i> (Pers.) Sleumer	Arbusto	B
EUCRYPHIACEAE		
<i>Eucryphia cordifolia</i> Cav.	Arbol	B
EUPHORBIACEAE		
<i>Dysopsis glechomoides</i> (A.Rich.) Muell.-Arg.	Herbacea	A
FAGACEAE		
<i>Nothofagus dombeyi</i> (Mirb.) Oerst.	Arbol	A
<i>Nothofagus obliqua</i> (Mirb.) Oerst.	Arbol	A
FLACOURTIACEAE		
<i>Azara lanceolata</i> Hook. f.	Arbusto	B
GESNERIACEAE		
<i>Asteranthera ovata</i> (Cav.) Hanst.	Lenosa trep.	B
<i>Mitraria coccinea</i> Cav.	Lenosa trep.	B
<i>Sarmienta repens</i> R. et P.	Lenosa trep.	B
GRAMINEAE		
<i>Chusquea quila</i> Kunth	Lenosa trep.	A
GUNNERACEAE		
<i>Gunnera tinctoria</i> (Mol.) Mirb.	Herbacea	A
HYDRANGEACEAE		
<i>Hydrangea serratifolia</i> (H. et A.) F. Phil.	Lenosa trep.	B
LOASACEAE		
<i>Loasa acerifolia</i> Domb. ex A.L. Juss.	Herbacea	B

LORANTACEAE		
Lepidoceras kingii Hook. f.	Arbusto	-
Tristerix tetrandrus (R. et P.) Mart.	Arbusto	B
MALVACEAE		
Corynabutilon vitifolium (Cav.) Kearney	Leñosa	B
MONIMIACEAE		
Laurelia philippiana Looser	Arbol	B
MYRTACEAE		
Amomyrtus luma (Mol.) Legr. et Kaus.	Arbol	B
Luma apiculata (DC.) Burret	Arbol	B
Myrceugenia planipes (H. et A.) Berg.	Arbol	B
ONAGRACEAE		
Fuchsia magellanica Lam.	Arbusto	B
ORCHIDACEAE		
Codonorchis lessonii (Brongn.) Lindl.	Herbacea	B
OXALIDACEAE		
Oxalis valdiviensis Barn.	Herbacea	B
PHILESIACEAE		
Luzuriaga radicans R. et P.	Lenosa trep.	B
PHYTOLACCACEAE		
Ercilla sincarpellata Nowicke	Lenosa trep.	B
PODOCARPACEAE		
Saxegothea conspicua Lindl.	Leñosa	A
PROTEACEAE		
Embothrium coccineum J. R. et G. Forster	Arbusto	B
Lomatia ferruginea (Cav.) R. Br.	Arbusto	B
RANUNCULACEAE		
Ranunculus minutiflorus Bert. ex Phil.	Herbacea	B
Ranunculus repens L.	Herbacea	B
ROSACEAE		
Acaena ovalifolia R. et P.	Herbacea	A
Rubus radicans Cav.	Herbacea	B
RUBIACEAE		
Leptostigma arnottianum Walp.	Herbacea	-
Nertera granadensis (Mutis ex L. f.) Druce	Herbacea	-
SANTALACEAE		
Myoschilos oblonga R et P.	Arbusto	A

SAXIFRAGACEAE

<i>Chryso-splenium valdivicum</i> Hook.	Herbacea	-
<i>Escallonia rosea</i> Griseb.	Arbusto	B
<i>Escallonia rubra</i> (R. et P.) Pers.	Arbusto	-
<i>Ribes magellanicum</i> Poir.	Arbusto	B

SCROPHULARIACEAE

<i>Calceolaria crenatiflora</i> Cav.	Herbacea	B
<i>Calceolaria dentata</i> R. et P.	Herbacea	B
<i>Calceolaria tenella</i> Poepp.	Herbacea	B

SOLANACEAE

<i>Solanum valdiviense</i> Dunal	Lenosa trep.	B
----------------------------------	--------------	---

UMBELLIFERAE

<i>Hydrocotyle marchantioides</i> Clos.	Herbacea	-
<i>Hydrocotyle poeppigii</i> DC.	Herbacea	-

URTICACEAE

<i>Urtica magellanica</i> Poir.	Herbacea	A
<i>Pilea elliptica</i> Hook. f.	Herbacea	A

VERBENACEAE

<i>Rhaphithamnus spinosus</i> (A. L. Juss.) Mold.	Arbusto	B
---	---------	---

VITACEAE

<i>Cissus striata</i> R. et P.	Lenosa trep.	B
--------------------------------	--------------	---

WINTERACEAE

<i>Drimys winteri</i> J. R. et G. Forster	Arbol	B
---	-------	---

Tabla II. Lista total de especies de la Zona de Alta Montaña ordenada por familia. F. de V. = forma de vida de las especies (arbol, arbusto, leñosa trepadora, herbácea). Tipo de polinización: Biótica, Abiótica. Nomenclatura de las especies según MARTICORENA & QUEZADA (1985).

ESPECIES	F. DE V.	TIPO DE POLIN.
BERBERIDACEAE		
<i>Berberis buxifolia</i> Lam.	Arbusto	B
<i>Berberis darwinii</i> Hook.	Arbusto	B
<i>Berberis linearifolia</i> Phil.	Arbusto	B
<i>Berberis montana</i> Gay	Arbusto	B
<i>Berberis serrato-dentata</i> Lechler	Arbusto	B
BROMELIACEAE		
<i>Greigia landbeckii</i> (Lechler ex Phil.) Phil. ex F. Phil.	Herbacea	B
CARYOPHILLACEAE		
<i>Silene andicola</i> Gill. ex H. et A.	Herbacea	B
CELASTRACEAE		
<i>Maytenus disticha</i> (Hook. f.) Urban	Arbusto	A
COMPOSITAE		
<i>Adenocaulon chilense</i> Less.	Herbacea	B
<i>Baccharis magellanica</i> (Lam.) Pers.	Arbusto	B
<i>Baccharis nivalis</i> (Wedd.) Sch. Bip. ex Phil.	Herbacea	A
<i>Chiliotrichum rosmarinifolium</i> Less.	Arbusto	B
<i>Erigeron myosotis</i> Pers.	Herbacea	B
<i>Gamochaeta spiciformis</i> (Sch. Bip.) Cabr.	Herbacea	B
<i>Hypochaeris arenaria</i> (Franchet) Dudley	Herbacea	B
<i>Lagenifera hariotii</i> (Franchet) Dudley	Herbacea	B
<i>Lucilia araucana</i> Phil.	Herbacea	B
<i>Macrachaenium gracile</i> Hook. f.	Herbacea	B
<i>Nassauvia ramosissima</i> DC.	Herbacea	B
<i>Nassauvia revoluta</i> D. Don	Herbacea	B
<i>Perezia pedicularifolia</i> Less.	Herbacea	B
<i>Senecio bipontinii</i> Wedd.	Herbacea	B
<i>Senecio chionophilus</i> Phil.	Herbacea	B
<i>Senecio subdiscoideus</i> Sch. Bip ex Wedd.	Herbacea	B
<i>Senecio trifurcatus</i> (G. Forster) Less.	Herbacea	B
<i>Senecio triodon</i> Phil.	Herbacea	B

CYPERACEAE

<i>Oreobolus obtusangulus</i> Gaud.	Herbacea	A
<i>Uncinia tenuis</i> Poepp. ex Kunth	Herbacea	A

EMPETRACEAE

<i>Empetrum rubrum</i> Vahl ex Willd.	Arbusto	A
---------------------------------------	---------	---

ERICACEAE

<i>Gaultheria phillyreifolia</i> (Pers.) Sleumer	Arbusto	B
<i>Pernettya myrtilloides</i> Zucc. ex Steud.	Arbusto	B
<i>Pernettya pumila</i> (L.f) Hook. var. <i>pumila</i>	Arbusto	A
<i>Pernettya pumila</i> (L.f.) Hook. var. <i>leucocarpa</i> (DC.) Kausel	Arbusto	B

FAGACEAE

<i>Nothofagus antarctica</i> (G. Forster) Oerst.	Arbol	A
<i>Nothofagus betuloides</i> (Mirb.) Oerst.	Arbol	A
<i>Nothofagus pumilio</i> (P. et E.) Krasser	Arbol	A

GRAMINACEAE

<i>Agrostis buchtienii</i> Hack.	Herbacea	A
<i>Anthoxanthum juncifolium</i> (Hackel) Veldk.,	Herbacea	A
<i>Chusquea uliginosa</i> Phil.	Herbacea	A
<i>Cortaderia pilosa</i> (D'Urv.) Hackel	Herbacea	A
<i>Elymus andinus</i> Trin.	Herbacea	A
<i>Poa alopecurus</i> (Gaud.) Kunth ssp. <i>fuegiana</i> (Hook. f.) D.M. Moore et Dogg	Herbacea	A
<i>Poa borchersii</i> Phil.	Herbacea	A
<i>Ritidosperma glabra</i> (Phil.) Nicora	Herbacea	A
<i>Trisetum</i> sp.	Herbacea	A

GUNNERACEAE

<i>Gunnera magellanica</i> Lam.	Herbacea	A
---------------------------------	----------	---

IRIDACEAE

<i>Sisyrinchium pearcei</i> Phil.	Herbacea	B
<i>Sisyrinchium junceum</i> E. Mey. ex K. Presl.	Herbacea	B

JUNCACEAE

<i>Luzula racemosa</i> A.N. Desv.	Herbacea	A
-----------------------------------	----------	---

LENTIBULACEAE

<i>Pinguicula antarctica</i> Vahl.	Herbacea	B
------------------------------------	----------	---

MISODENDRACEAE

<i>Misodendrum angulatum</i> Phil.	Arbusto	A
------------------------------------	---------	---

ORCHIDACEAE

<i>Chloraea gaudichaudi</i> Brongn.	Herbacea	B
<i>Codonorchis lessonii</i> (Brongn.) Lindl.	Herbacea	B

PAPILONIACEAE		
<i>Adesmia retusa</i> Griseb.	Herbacea	B
<i>Adesmia longipes</i> Phil.	Herbacea	B
PHILESIACEAE		
<i>Luzuriaga radicans</i> R. et P.	Lenosa	B
PROTEACEAE		
<i>Embothrium coccineum</i> J. R. et G. Forster	Arbol	B
RANUNCULACEAE		
<i>Ranunculus penduncularis</i> J. E. Sm.	Herbacea	B
ROSACEAE		
<i>Acaena antarctica</i> Hook. f.	Herbacea	A
<i>Acaena ovalifolia</i> R. et P.	Herbacea	A
<i>Acaena pinnatifida</i> R. et P.	Herbacea	A
<i>Rubus geoides</i> J. E. Sm.	Herbacea	B
SANTALACEAE		
<i>Myoschilos oblonga</i> R. et P.	Herbacea	A
<i>Quinchamalium chilense</i> Mol.	Herbacea	B
SAXIFRAGACEAE		
<i>Escallonia alpina</i> Poepp. ex DC.	Arbusto	B
<i>Ribes cucullatum</i> H. et A.	Arbusto	B
<i>Ribes punctatum</i> R. et P.	Arbusto	B
<i>Tribeles australis</i> Phil.	Arbusto	B
SCROPHULARIACEAE		
<i>Euphrasia trifida</i> Poepp. ex Benth.	Herbacea	B
<i>Calceolaria tenella</i> Poepp.	Herbacea	B
THYMELLACEAE		
<i>Ovidia andina</i> (P. et E.) Meisn.	Arbusto	B
UMBELLIFERAE		
<i>Azorella incisa</i> (Griseb.) Wedd.	Herbacea	B
VALERIANACEAE		
<i>Valeriana fonckii</i> Phil.	Herbacea	B
<i>Valeriana lapathifolia</i> Vahl.	Herbacea	B
VIOLACEAE		
<i>Viola reichei</i> Skottsbo.	Herbacea	B
WINTERACEAE		
<i>Drimys winteri</i> J. R. et Forster	Arbol	B
var. <i>andina</i> Reiche		

Tabla III. Valores promedio mensuales de temperatura (A) del Bosque Valdiviano de los años 1980 a 1989. PROM = promedio de temperatura mensual de la década y D.S. = su desviación estandar y (B) valores de pluviosidad del mismo lugar.

MESES	AÑOS											PROM.	D.S.
	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989			
ENERO	14,8	12,7		15,2	13,3	14,8	12,7	14,0	13,0	14,1	12,5	4,2	
FEBRERO	14,0	12,7	11,3	13,0	11,3	12,7	12,7	13,8	14,7	13,3	13,0	1,0	
MARZO	12,6	11,3	10,3	10,9	11,0	9,9	10,0	12,8	11,4	10,2	11,0	1,0	
ABRIL	7,0	11,0	11,3	9,1	7,3	7,2	9,0	8,6	9,0	8,5	8,8	1,4	
MAYO	6,5	8,2	8,7	6,6	5,2	6,2	7,1	6,8	6,1	6,1	6,8	1,0	
JUNIO	5,3	6,0	4,1	3,8	3,2	7,9	4,9	5,8	4,8	6,3	5,2	1,3	
JULIO	4,6	4,8	5,0	3,0	3,8	5,1	5,3	5,8	3,3	4,9	4,6	0,9	
AGOSTO	6,0	5,1	5,4	5,0	4,5	4,9	5,6	5,3	5,3	4,9	5,2	0,4	
SEPTIEMBRE	6,5	6,0	8,1	5,0	7,6	6,8	6,8	6,5	6,5	5,7	6,6	0,8	
OCTUBRE	8,2	9,1	7,0	8,7	7,5	8,1	10,5	9,7	7,2	8,3	8,4	1,0	
NOVIEMBRE	8,9	9,6	9,7	11,2		11,8	9,6	11,9	10,5	10,8	10,4	1,0	
DICIEMBRE	12,3	11,7	13,6	13,6	13,3	12,3	12,4	12,7	11,7	12,0	12,6	0,7	

MESES	AÑOS											PROM.	D.S.
	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989			
ENERO	102,1	335,7		222,3	273,3	84,6	182,5	98,7	191,2	264,4	195,0	82,8	
FEBRERO	370,9	110,2	201,2	95,7	261,6	243,5	346,7	70,0	21,4	102,0	182,3	114,3	
MARZO	213,8	296,7	262,7	237,1	141,8	361,1	332,0	179,9	186,8	250,6	246,3	65,8	
ABRIL	530,7	277,6	139,7	320,3	156,3	529,1	535,0	360,3	262,8	283,0	339,5	140,7	
MAYO	532,5	605,4	669,1	423,6	819,8	751,7	581,8	293,4	275,1	231,8	518,4	195,1	
JUNIO	405,0	857,7	482,6	417,3	417,6	677,7	451,9	551,9	421,1	582,2	526,5	139,1	
JULIO	410,8	351,5	509,8	414,8	349,9	347,2	429,9	525,9	142,5	356,8	383,9	101,2	
AGOSTO	472,6	540,2	373,6	212,9	240,1	427,9	368,6	309,3	469,2	341,2	375,6	99,2	
SEPTIEMBRE	264,3	375,9	286,0	418,1	226,7	205,5	169,9	368,6	248,5	112,0	267,6	92,0	
OCTUBRE	60,3	221,5	498,7	338,4	389,1	233,7	220,8	332,6	318,6	159,6	277,3	118,0	
NOVIEMBRE	293,9	140,2	216,5	73,4	255,3	192,5	320,8	214,4	227,8	221,4	215,6	67,4	
DICIEMBRE	349,6	198,6	109,6	87,1	266,7	118,4	164,8	228,9	253,8	368,9	214,6	92,6	

Tabla IV. Las especies que tienen resultados incompletos o que no formaron frutos en ninguno de los ensayos experimentales se resumen a continuación. En A. se indican los resultados obtenidos en el promedio de semillas por flor cruzada (\bar{X} sem/flor cruz.). Los valores 0.00 indican que no hubo formación de frutos, en (--) no se efectuaron ensayos experimentales (*). B. Indica los resultados de porcentaje de frutos formados.

A.	I	II	III	IV	V
<i>Senecio cymosus</i>			0,00	0,00	0,14
<i>Weinmannia trichosperma</i>	0,00	0,00	0,13	0,00	2,39
<i>Nothofagus dombeyii</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Sarmienta repens</i>		29,00	1,33	0,00	7,39
<i>Tristerix tetrandrus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,48
<i>Lomatia ferruginea</i>			0,00	0,00	5,53
<i>Acaena ovalifolia</i>			0,66		0,99

B.	I	II	III	IV	V
<i>Senecio cymosus</i>			0,00	0,00	14,50
<i>Weinmannia trichosperma</i>	0,00	0,00	11,37	0,00	51,24
<i>Nothofagus dombeyii</i>	79,16	100,00	67,79	59,06	79,57
<i>Sarmienta repens</i>		66,66	11,11	0,00	30,27
<i>Tristerix tetrandrus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	47,94
<i>Lomatia ferruginea</i>			0,00	0,00	48,77
<i>Acaena ovalifolia</i>			66,32		99,85

* En la mayoría de los casos no se efectuaron cruzamientos debido a la falta de flores disponibles (por efecto de la lluvia) o turistas que arrancaban las bolsas con los ensayos experimentales.

Tabla V. Las especies que tienen resultados incompletos o que no formaron frutos en ninguno de los ensayos experimentales se resumen a continuación. En A. se indican los resultados obtenidos en el promedio de semillas por flor cruzada (\bar{X} sem/flor cruz.). Los valores 0.00 indican que no hubo formación de frutos, en (--) no se efectuaron ensayos experimentales (*). B. Indica los resultados de porcentaje de frutos formados.

A.	I	II	III	IV	V
<i>Chiliotrichum rosmarinifolium</i>		0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Senecio triodon</i>		0,02	0,01	0,00	0,21
<i>Acaena pinnatifida</i>		0,00		0,00	0,85
<i>Viola reichei</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	8,68
<i>Poa borchersii</i>			0,83	0,89	0,80

B.	I	II	III	IV	V
<i>Chiliotrichum rosmarinifolium</i>		0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Senecio triodon</i>		1,57	1,29	0,00	21,26
<i>Acaena pinnatifida</i>		0,00		0,00	84,66
<i>Viola reichei</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	47,73
<i>Poa borchersii</i>			83,33	88,88	80,00

* En la mayoría de los casos no se efectuaron cruzamientos debido a la falta de flores disponibles (por efecto de la lluvia) o turistas que arrancaban las bolsas con los ensayos experimentales.

Tabla VI. Se indica autores que han trabajado en la determinación del sistema de reproducción en especies de los siguientes géneros.

Géneros	Autores
Elytropus	FRYXELL (1957)
Senecio	FRYXELL (1957), POJAR (1974), ARROYO & SQUEO (1990), USLAR (1982)
Ranunculus	MOORE (1983)
Chiliotrichum	ARROYO & SQUEO (1990)
Nassauvia	ARROYO & SQUEO (1990)
Adesmia	ARROYO & SQUEO (1990)
Acaena	ARROYO & SQUEO (1990)
Valeriana	FRYXELL (1957)
Viola	FRYXELL (1957), MOORE (1983)
Drimys	GOTTSBERGER et al. (1980)