

# Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile central

Microclimatic patchiness and shrub clumps in the matorral of central Chile

ALEJANDRO H. DEL POZO\*, EDUARDO R. FUENTES,  
ERNST R. HAJEK y JUAN D. MOLINA

Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile,  
Casilla 114-D, Santiago, Chile

## RESUMEN

Una de las características del matorral de la precordillera de los Andes es la disposición de los arbustos en manchones separados por espacios con cobertura herbácea. En este trabajo se evaluaron los efectos de los manchones de arbustos sobre el microclima y se estudió su posible efecto biológico sobre plántulas de arbustos e insectos.

Para esto se midieron las siguientes variables climáticas: PAR, temperatura del aire y del suelo, evaporación, humedad relativa del aire y contenido de agua del suelo, bajo litre (*Lithrea caustica*), quillay (*Quillaja saponaria*), colliguay (*Colliguaya odorifera*) y romerillo (*Baccharis* spp.) y en los espacios abiertos entre manchones de arbustos. Los microclimas de los sitios abiertos y bajo los arbustos, se compararon con los de una ladera de exposición ecuatorial y una ladera de exposición polar en el mismo sitio de estudio.

Los manchones de arbustos producen una zonación microclimática en el matorral, siendo el microclima bajo los manchones significativamente distinto al microclima de los sitios abiertos. Las diferencias entre sitio abierto y manchones son considerablemente mayores que las diferencias entre una ladera de exposición ecuatorial y una de exposición polar, especialmente en la época de sequía estacional. El microclima bajo los manchones aumenta significativamente la expectativa de vida de las plántulas de arbustos y de los insectos defoliadores.

**Palabras claves:** Matorral, manchones de arbustos, bioclimas, defoliadores, plántulas, Chile.

## ABSTRACT

In the evergreen sclerophyllous shrubland (matorral) of the Andean foothills of central Chile, shrubs form clumps separated by open spaces with an herbaceous layer. In this paper, we evaluated the importance of these shrub clumps in producing microclimatic patchiness, and the biological significance of this patchiness for shrub seedlings and insect larvae.

Microclimates under clumps of litre (*Lithrea caustica*), quillay (*Quillaja saponaria*), colliguay (*Colliguaya odorifera*) and romerillo (*Baccharis* spp.) were compared with those of the open spaces. Variables measured were PAR, air and soil temperature, evaporation, relative air humidity, and soil water contents. Differences in the values of these variables under shrub clumps and in open spaces were compared with those measured on nearby equator and polar facing slopes. Differences in climatic conditions between slopes were used as a reference, because they are supposed to have an explanatory value for the observed differences in vegetation physiognomy between these slopes.

We found that instrumentally measured differences between slopes are much smaller than differences between clumps and open spaces, particularly during the critical dry season. Results of the bioassays showed that life expectancy of herbivorous larvae and of shrub seedlings increase significantly under shrub clumps.

**Key words:** Matorral, shrub clumps, bioclimates, defoliators, seedlings, Chile.

## INTRODUCCION

El matorral chileno (Thrower & Bradbury 1977) se encuentra asociado a un clima típico mediterráneo, con veranos secos y calurosos e inviernos fríos y lluviosos (di

Casti & Hajek 1976). Una de las características del matorral, al menos en la precordillera de los Andes, es que los arbustos se encuentran frecuentemente formando "manchones" de diferentes tamaños y composición específica (Fuentes *et al.* 1984).

\* Dirección actual: Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA), Casilla 426, Chillán, Chile.

En los espacios abiertos domina un estrato herbáceo compuesto por hierbas nativas e introducidas (Keeley & Johnson 1977).

Fuentes *et al.* (1984) observaron que las plántulas de los arbustos más conspicuos del matorral se encuentran principalmente bajo los manchones de arbustos y que en los espacios abiertos, entre manchones, la presencia de plántulas es prácticamente nula, a excepción de romerillo (*Baccharis* spp., Compositae) y espino (*Acacia caven*, Leguminosae). La ausencia de plántulas de arbustos en los espacios abiertos no parece ser un problema de distribución espacial de semillas o de falta de germinación sino más bien de sobrevivencia diferencial de plántulas en las dos situaciones (Fuentes *et al.* 1984).

Por otro lado los insectos, especialmente los defoliadores, también se encuentran asociados a los manchones de arbustos (Fuentes & Etcheagaray 1983). La interacción insecto-planta se concentra en la estación cálido-húmeda, durante la época de crecimiento de los arbustos siempre verdes (Fuentes *et al.* 1981). Hay además evidencias que la estacionalidad climática puede ser un factor que controla en parte la defoliación por insectos (Fuentes *et al.* 1987).

La presencia de manchones de arbustos en el matorral, separados por espacios abiertos, junto al patrón de distribución de las plántulas de arbustos e insectos, sugieren la existencia de una heterogeneidad microclimática significativa. Como el matorral se encuentra en una zona donde hay 6 a 7 meses calurosos y secos, lo que impone serias restricciones a la actividad de algunos organismos (Mooney & Dunn 1970, Atkins 1977), las diferencias microclimáticas podrían tener importantes efectos en la comunidad. Estudios en comunidades vegetales tipo estepa-sabana han demostrado que el dosel arbóreo o arbustivo tiene una gran influencia en el microclima (Montoya 1980<sup>1</sup>, Parker & Müller 1982, Ovalle 1986) en las propiedades químicas (Parker & Müller 1982, Escudero 1985, Ovalle 1986)

y en las condiciones hídricas del suelo (Koechlin *et al.* 1986, Ovalle 1986).

El objetivo de este trabajo es documentar los efectos microclimáticos causados por los manchones de arbustos en el matorral y explorar su posible efecto sobre los organismos usando, a modo de bioensayos, plántulas de arbustos y larvas de insectos defoliadores. Como una manera de abordar el problema del significado biológico de la zonación microclimática se comparó la diferencia de microclimas entre los espacios abiertos y bajo los manchones, con las diferencias entre una ladera de exposición ecuatorial y una de exposición polar. En estas laderas, las diferencias de mesoclima tienen un efecto notable en la comunidad vegetal (Oberdofer 1960, Johnson & Carter 1977, Armesto & Martínez 1978, Miller *et al.* 1981).

#### MATERIALES Y METODOS

##### *Sitio de estudio*

El estudio se realizó en el Fundo San Carlos de Apoquindo (33°27'S, 70°42'W), ubicado en la precordillera de los Andes, a 900 ms.n.m., 20 km al este de Santiago. La precipitación anual promedio es de 426 mm y se concentra (79%) principalmente entre mayo y septiembre. El período de sequía se extiende normalmente desde octubre hasta abril. Las temperaturas máxima y mínima del mes más frío (junio) son 10,5 y 3,4°C, respectivamente; en el mes más cálido (enero), éstas son 26,1 y 11,5°C, respectivamente. La vegetación predominante en el área es matorral esclerófilo, y ha sido descrita por Fuentes *et al.* (1984, 1986).

##### *Microclima*

Se evaluó el microclima bajo tres especies representativas de arbustos del matorral, como son litre (*Lithrea caustica*, Anacardiaceae), quillay (*Quillaja saponaria*, Rosaceae) y colliguaya (*Colliguaya odorifera*, Euphorbiaceae). Estas especies presentan formas de vida y arquitectura del dosel diferentes (Roberts & Miller 1977). Se estudió, además, el microclima bajo romeri-

<sup>1</sup> MONTROYA JM (1980) Efecto del arbolado de las dehesas sobre los factores ecológicos que actúan al nivel del sotobosque. XX Reunión de la Sociedad Española para el estudio de los pastos. Badajoz, 16 p.

llo por ser éste uno de los pocos arbustos capaces de colonizar los espacios abiertos (Fuentes *et al.* 1986).

Se midieron las siguientes variables microclimáticas: radiación fotosintéticamente activa (Photosynthetic active radiation PAR), temperatura del aire, humedad relativa del aire y evaporación potencial. Todas ellas fueron medidas a 5 cm sobre la superficie del suelo. Además se midió la temperatura del suelo a 5 cm de profundidad y el contenido de agua del suelo entre 5 y 10 cm bajo la superficie.

Las mediciones bajo manchones y en espacios abiertos se hicieron una vez al mes, entre diciembre de 1981 y abril de 1983. Para ello se seleccionaron 5 manchones de cada especie (litre, quillay, colliguay y romerillo) y 5 espacios abiertos, en un sector de un cono aluvial prácticamente plano. El dosel de los manchones de litre, quillay y colliguay alcanzaba la superficie del suelo. Las mediciones se hicieron tres veces al día: inmediatamente después de la salida del sol, a mediodía y antes del ocaso. Cada medición consistió en recorrer los 25 arbustos (5 por cada especie) y los 5 espacios abiertos, haciendo mediciones instantáneas en cada uno de ellos. La duración de este recorrido era de 2 horas aproximadamente.

La temperatura del aire y el PAR bajo arbustos se evaluaron en las exposiciones norte, sur, este y oeste de cada arbusto. En cálculos posteriores se consideró sólo la media de las cuatro mediciones. En el caso de la temperatura se usó un teletermómetro (Yellow Springs) con sensor para aire con unidad protectora de radiación. Para el PAR se usó un sensor de quantum (LICOR) conectado a un registrador análogo. La humedad relativa se evaluó cerca del centro de cada arbusto con un psicrómetro marca Bendix. Para las mediciones de temperatura del suelo se instaló una termocupla de cobre-constantan por manchón (20 en total) y otras 5 en espacios abiertos entre arbustos y se registraron con un milivoltímetro.

El contenido de agua del suelo (peso porcentual) se estimó mediante método gravimétrico. Se tomó una muestra entre 5 y 10 cm de profundidad en cada lugar. Se

determinaron también el punto de marchitez permanente y la capacidad de campo de los suelos bajo arbustos y en los espacios abiertos. La evaporación bajo y fuera de los arbustos se determinó con evaporímetros Piche, instalados 5 cm sobre la superficie del suelo. Se dispuso además de registros diarios de temperatura, radiación, humedad relativa y pluviometría de una estación meteorológica ubicada en el mismo sitio de estudio.

Las diferencias estadísticas entre los distintos micrositos, entre octubre de 1982 y marzo de 1983, se analizaron por medio de ANDEVAs tipo parcelas divididas con medidas repetidas y 5 réplicas, donde el factor principal fue microsito (especies de arbustos y espacios abiertos) y las medidas repetidas fueron momento del día y el mes en que se hicieron las mediciones (Kirk 1968).

#### *Mesoclima en laderas de exposición polar y ecuatorial*

Se instalaron casetas meteorológicas en las laderas de exposición polar y ecuatorial a una altura de 1,5 m. Se evaluaron radiación, temperatura del aire y del suelo, humedad relativa del aire, evaporación potencial y contenido de agua del suelo. En cada caseta se instaló un termohigrógrafo y un termómetro de máxima y mínima.

El contenido de agua del suelo se determinó mediante el método gravimétrico. Para esto se obtuvieron mensualmente 10 muestras en cada ladera (5 de sitios abiertos y 5 bajo arbustos de litre), entre 5 y 10 cm de profundidad.

La temperatura del aire a 5 cm sobre la superficie del suelo y del suelo a 5 cm de profundidad, se midieron con teletermómetro y sondas de termistores en abril, septiembre y noviembre de 1983, en ambas laderas. La evaporación potencial se midió con evaporímetros de Piche colocados en espacios abiertos en cada ladera, a 5 cm sobre la superficie del suelo. La radiación total (radiación directa + radiación difusa) se midió con solarímetros Kipp & Zonen, Holanda. Todas las mediciones se hicieron mensualmente, en forma simultánea a las

mediciones en espacios abiertos y bajo manchones de arbusto.

#### *Bioensayos con plántulas*

Durante la segunda semana de octubre de 1982 se plantaron plántulas (3-5 cm de altura) de litre y quillay en cinco condiciones: bajo litre (n = 16), bajo quillay (n = 16), bajo colliguay (n = 16), bajo romerillo (n = 16) y en espacios abiertos (n = 16). En cada micrositio se colocaron 8 plántulas de litre y 8 de quillay. Todas ellas se cubrieron con una malla de alambre para excluir a los mamíferos herbívoros.

Para separar el efecto de microclima del efecto del suelo o de la competencia radicular en la sobrevivencia de las plántulas, se realizó un ensayo donde se comparó la sobrevivencia de plántulas plantadas en macetas (1 plántula/maceta), bajo arbustos y en espacios abiertos. Los maceteros se llenaron con suelo extraído bajo arbusto (litre) y de espacios abiertos. Se utilizaron los primeros 15 cm de perfil de suelo, sin considerar la hojarasca. En cada situación se utilizaron 8 plántulas de litre y 8 de quillay.

En los análisis se usó estadística no paramétrica, ya que las frecuencias esperadas del tiempo de vida de las plántulas, sobre la base de una distribución de t, eran significativamente diferentes de las frecuencias observadas ( $\chi^2 = 19,7$ ;  $P < 0,01$ ; Sokal & Rohlf 1981).

#### *Bioensayos con larvas*

En el matorral de la precordillera de Santiago se encuentran frecuentemente larvas de *Macromphalia* spp. (Lasiocampidae, Lepidoptera), asociadas a quilo (*Muehlenbeckia hastulata*), Fuentes *et al.*, 1981). La abundancia de estas larvas es alta entre octubre y noviembre, por lo que constituyen un buen material para hacer bioensayos.

En una segunda serie de experimentos, larvas de los primeros estados de desarrollo de *Macromphalia* spp. se colocaron en vasos plásticos transparentes (3 larvas por vaso) bajo arbustos de quillay y en un espacio abierto. Las larvas fueron alimentadas con hojas de quilo y con hojas nuevas y hojas esclerificadas de litre. Como control se

mantuvieron larvas sin alimentar. Los vasos que contenían larvas fueron cerrados con una muselina en ambos extremos e instalados a 15 cm sobre la superficie del suelo. En el sitio abierto, los vasos fueron protegidos de la radiación directa mediante una sombra de ramas. De esta manera se logró que la temperatura al interior de los vasos fuera similar que al exterior de éstos. Las larvas se alimentaron diariamente *ad libitum*. Se controló peso, sobrevivencia y número de pupas. El análisis de datos consistió en un ANDEVA de dos vías (microclima y tipo de alimentación) con 5 repeticiones por cada tratamiento.

## RESULTADOS

### *Microclima bajo arbustos y mesoclima de laderas*

Al comparar el microclima de bajo arbustos con el de los espacios abiertos se encontraron diferencias significativas en varios parámetros. La radiación fotosintéticamente activa (PAR) medida bajo arbustos en un día despejado de verano fue entre 4 y 21% de la medida en sitios abiertos, siendo la intercepción de la luz mayor bajo arbustos de colliguay que de las otras especies (Tabla 1).

Tanto la temperatura del aire como la temperatura del suelo fueron menores bajo los manchones de arbustos (Fig. 1). A mediodía, en verano, se registraron temperaturas del aire de hasta 36°C en los espacios abiertos, 9°C más alta que bajo quillay. La temperatura del suelo aumentó sostenidamente desde septiembre hasta enero (Fig. 1). En este último mes, la temperatura del suelo a mediodía llegó a 49°C en los espacios abiertos, mientras que bajo quillay sólo alcanzó los 21°C. La temperatura del suelo bajo romerillo fue significativamente mayor ( $P < 0,05$ ) que bajo las otras especies de arbustos entre noviembre y enero.

La evaporación bajo los arbustos fue siempre menor que en sitios abiertos, especialmente en verano (Fig. 2). Por otro lado, el contenido de agua del suelo fue mayor bajo los arbustos (Fig. 2).

TABLA I

Radiación fotosintéticamente activa (PAR) sitios abiertos y bajo arbustos y porcentajes de intercepción (% I) a mediodía, en diciembre y enero.

Photosynthetically active radiation (PAR) measured in open spaces and under shrubs at noon in December and January, and percentage light interception (% I)

Situación	18 DICIEMBRE 1981		26 ENERO 1982	
	( $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	P A R % I	( $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	P A R % I
Espacios abiertos	1.876 ± 84 <sup>(1)</sup>		1.777 ± 109	
Litre	141 ± 102	93	143 ± 111	92
Quillay	76 ± 102	96	102 ± 65	94
Colliguay	345 ± 135	82	381 ± 203	79

(1)  $\bar{X} \pm \text{DE}$ .

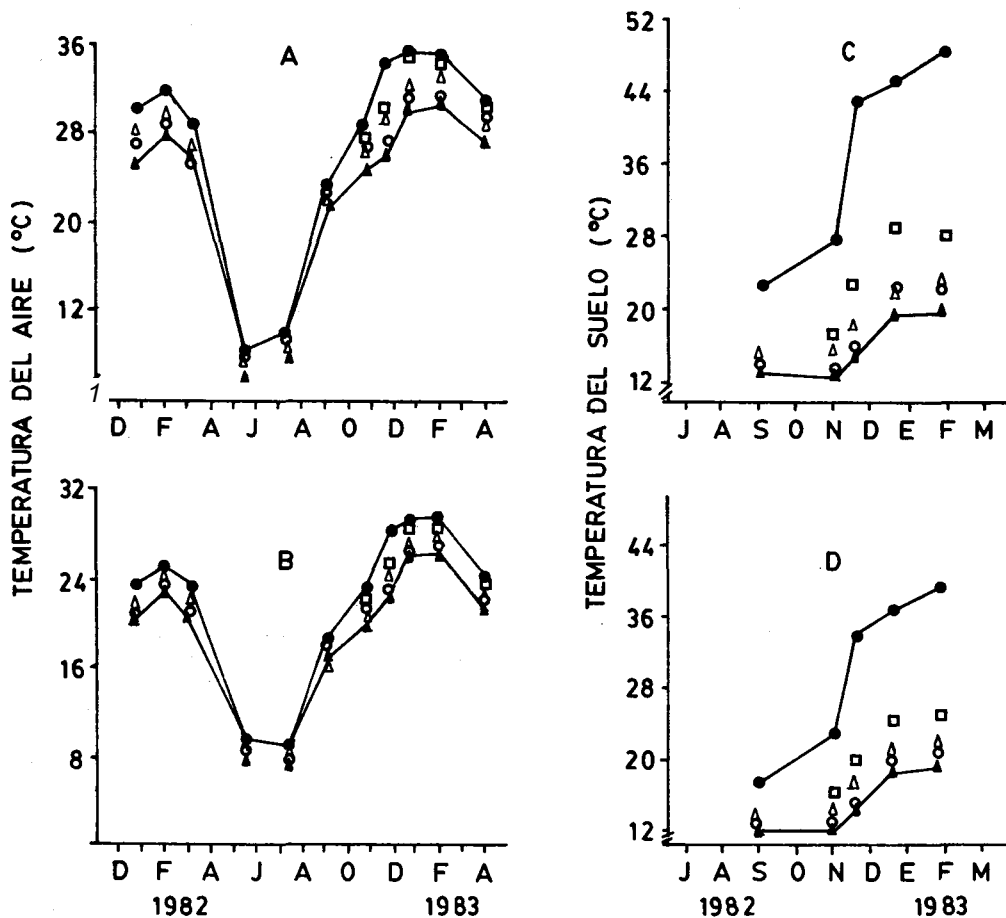


Fig. 1: Temperatura del aire a 5 cm sobre la superficie y a 5 cm bajo la superficie del suelo, bajo y entre arbustos, a medio día (A y C) y promedios diarios (B y D). Los puntos en cada mes representan las mediciones realizadas en un día de ese mes

- : Espacios abiertos
- : Bajo litre
- △ : Bajo colliguay
- : Bajo romerillo
- ▲ : Bajo quillay

Air temperature measured 5 cm above the soil surface and 5 cm under it at midday (A and C). Daily averages are indicated by B and D. Points on each month represent the measurements of one day of that month.

- : Open spaces
- : Under litre
- △ : Under colliguay
- : Under romerillo
- ▲ : Under quillay

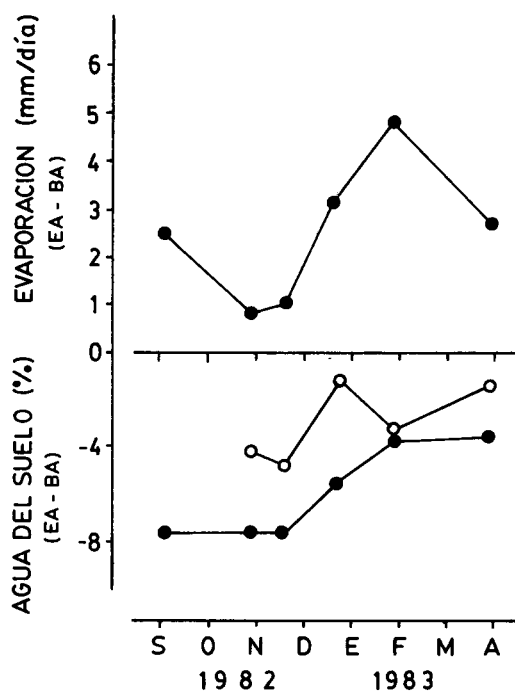


Fig. 2. Diferencias en evaporación y agua del suelo entre espacios abiertos (EA) y bajo arbustos (BA). (●): quillay; (○): romerillo. Los valores son resultado de un día de medición en cada mes.

Differences of evaporation and water soil contents at open spaces (EA) and under shrubs. (●): quillay (○): romerillo. Values represent the results of one day of measurement on each month.

El microclima del matorral en las zonas planas se comparó con el mesoclima de laderas durante tres meses en el período de máxima actividad de los organismos en el matorral (Tabla 2). Bajo los arbustos las condiciones son más moderadas o similares a las de una ladera de exposición polar. Las diferencias microclimáticas entre arbustos y espacios abiertos son mayores que las registradas entre laderas de distinta exposición.

#### Bioensayos con plántulas

Las curvas de sobrevivencia de las plántulas de litre y quillay, plantadas bajo arbustos y en espacios abiertos se muestran en la Fig. 3. El número de plántulas de litre y quillay se sumaron, ya que no hubo diferencias en sobrevivencia entre ambas especies. El experimento se terminó la última semana de abril por ser la época en que comenzaron las lluvias. Después de esta semana se supuso que el efecto del microclima sobre la sobrevivencia de plántulas sería mucho menor que el medido en la estación seca. En la novena semana del ensayo la sobrevivencia de plántulas en sitios abiertos era de sólo 7% (1 plántula viva). El porcentaje de plántulas que sobrevivieron hasta el fin del

TABLA 2

Comparación de algunas variables climáticas en espacios abiertos (EA) y bajo arbustos (BA) en un plano, con las laderas de exposición ecuatorial (LEE) y polar (LEP) en tres períodos del año.

Comparison of climatic measurements made in open spaces (EA) and under shrubs (BA) on the alluvial fan, with those made on equator (LEE) and polar-facing (LEP) slopes in three different months.

Variables	SEPTIEMBRE				NOVIEMBRE				ENERO			
	Cono Aluvial		Laderas		Cono Aluvial		Laderas		Cono Aluvial		Laderas	
	EA	BA(a)	LEE	LEP	EA	BA	LEE	LEP	EA	BA	LEE	LEP
Temperatura máxima del aire (°C)												
A 5 cm (b)	23	22	31	23	35	28	29	29	36	32	-	-
A 150 cm	19	-	22	22	23	-	23	26	28	-	28	30
Temperatura máxima de suelo (°C)												
A - 5 cm (b)	23	14	39	19	43	17	48	34	50	22	-	-
Radiación máxima (c) (cal cm <sup>-2</sup> min <sup>-1</sup> )	1.0	<0.1	0.9	0.4	1.3	<0.1	1.5	1.1	1.3	<0.1	1.5	1.2
Evaporación (mm/día)	5	3	5	3	5	4	6	5	12	7	13	14

(a) Se consideró el promedio de litre, quillay y colliguay.

(b) Las mediciones en laderas se realizaron en fechas distintas a las del plano, pero en días similares en cuanto a temperatura.

(c) Los valores de bajo arbustos fueron estimados a partir de datos de PAR.

experimento fue mucho mayor bajo arbustos que en espacios abiertos. La sobrevivencia de plántulas fue menor bajo romerillo que bajo las demás especies.

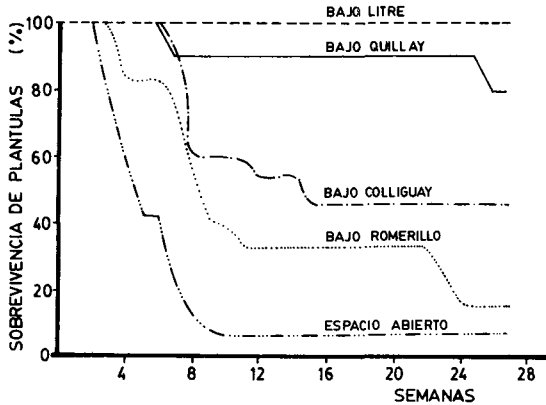


Fig. 3: Sobrevivencia de plántulas bajo el dosel de litre, quillay, colliguay y romerillo y en espacios abiertos entre arbustos. Las plántulas de litre y quillay se sumaron siendo el número inicial de 16.

Survival of shrubs seedlings beneath plants of litre, quillay, colliguay and romerillo, and in open spaces between shrubs. The initial number of seedlings of litre and quillay was 16.

Los resultados de los ensayos en maceteros, donde se comparó el efecto del microclima en la sobrevivencia de plántulas de litre y quillay, aislado del efecto del suelo, se muestra en la Tabla 3. La sobrevivencia promedio de plántulas puestas en macetas con suelo de litre fue significativamente mayor (Kruskall-Wallis,  $P < 0,05$ ) que en espacios abiertos. La sobrevivencia de plántulas en suelo de litre y de las plantadas en suelo

de espacios abiertos fue similar (Tabla 3). Lo anterior indica que el tipo de suelo no tuvo un efecto medible en la sobrevivencia de plántulas de litre y quillay. Estos resultados sugieren que el microclima bajo los arbustos favorece la sobrevivencia de plántulas.

*Bioensayos con larvas*

Los efectos del microclima en el peso y sobrevivencia de las larvas se compararon con los que tienen alimentos (hojas) de distinto tipo. El crecimiento de larvas alimentadas con diferentes tipos de hoja fue similar bajo manchón y en espacios abiertos (Fig. 4). El microclima no tuvo un efecto significativo en el peso de las larvas (ANDEVA dos vías;  $P > 0,58$ ), pero sí hubo un gran efecto del tipo de hoja con el cual fueron alimentadas (ANDEVA dos vías;  $P < 0,001$ ). Las larvas alimentadas con hojas de quilo (arbusto donde se encontraban naturalmente) son las que más aumentaron de peso. Por otro lado, tanto el crecimiento como la sobrevivencia de larvas alimentadas con hojas nuevas de litre fueron significativamente mayores ( $P < 0,05$ ) que en larvas alimentadas con hojas esclerificadas. El día 21, el 100% de las larvas alimentadas con hojas esclerificadas de litre había muerto; en cambio, hasta el mismo día, no había aún mortalidad de larvas alimentadas con hojas nuevas de litre. La interacción microclima-tipo de hoja no fue significativa (ANDEVA dos vías,  $P > 0,22$ ).

TABLA 3

Sobrevivencia promedio (número de semanas) de plántulas en macetas puestas bajo el dosel de litre, quillay, colliguay y romerillo, y espacios abiertos. Se utilizaron dos tipos de suelo para llenar las macetas (obtenidos bajo litre y en espacios abiertos).

Mean survival (weeks) of shrub seedlings planted in pots beneath plants of litre, quillay, colliguay and romerillo, and in open spaces. Pots were filled with soil from under shrubs of litre and from open spaces.

Origen del suelo	MICROSITIO				
	Litre	Quillay	Colliguay	Romerillo	Espacio Abierto
Bajo Litre	12,8 (n=13)	12,6 (n=14)	11,1 (n=13)	8,5 (n=14)	6,1 (n=16)
Espacio Abierto	12,5 (n=12)	11,7 (n=15)	11,3 (n=10)	8,9 (n=14)	Ne

n = Número total de plántulas.  
Ne = No evaluado.

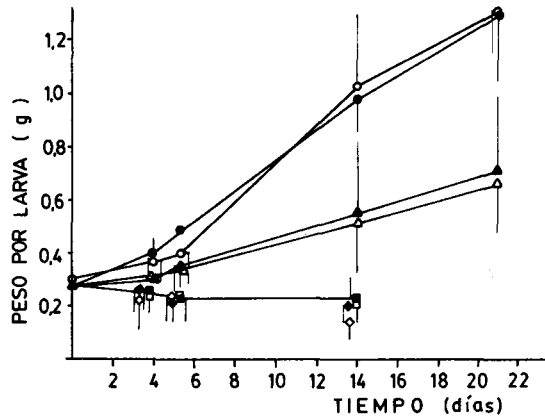


Fig. 4: Efecto del microclima y del tipo de hoja en el crecimiento de larvas de *Macromphalia* spp. Cada punto es el promedio ( $\pm 2EE$ ) de 5 repeticiones. Los símbolos claros indican las larvas puestas en espacios abiertos y los oscuros las larvas puestas bajo arbusto. Los tratamientos de alimentación fueron de hojas de quilo (círculos), hojas nuevas de litre (triángulos), hojas esclerificadas de litre (cuadrados) y larvas sin alimentar (rombos).

Effects of microclimate and leaf type on the growth of *Macromphalia* spp. larvae. Each point is the average ( $\pm 2$  SE) of five replicates. Open signs are of larvae in open spaces and dark ones for those under shrubs. Treatments were with quilo leaves (circles), old litre leaves (squares) and starved larvae (diamonds).

En cambio, la sobrevivencia promedio de larvas alimentadas con hojas esclerificadas de litre y de larvas sin alimentar fue mayor bajo arbustos que en sitios abiertos (Prueba U de Mann-Whitney;  $P < 0,02$  en el caso de litre, y  $P < 0,005$  para el control). También el porcentaje de larvas alimentadas con hojas de quilo que alcanzaron el estado de pupa fue mucho mayor bajo arbustos que en sitios abiertos (67 y 13%, respectivamente). En sitios abiertos la mayoría de las larvas murió en el momento de pupar, lo que indica que probablemente esta fase del desarrollo sea la más sensible a altas temperaturas.

#### DISCUSION

Los manchones de arbustos generan una "zonación microclimática" en el matorral, siendo el ambiente bajo los manchones distinto del de los sitios abiertos. Bajo los manchones el flujo de radiación fue consi-

derablemente menor que en los sitios abiertos, y también fueron menores la evaporación potencial, y las temperaturas del aire y del suelo.

Al comparar cuatro especies de arbustos se encontró que el microclima bajo romerillo es relativamente más "xérico" que bajo litre, quillay y colliguay. Entre litre, quillay y colliguay sólo se encontraron diferencias significativas en la temperatura del suelo, que fue mayor bajo colliguay. En las otras variables aparecen también algunas tendencias que hacen pensar que el microclima bajo colliguay podría ser diferente del de litre y quillay. Esta tendencia concuerda con la menor densidad foliar que presenta colliguay en comparación con litre y quillay. El índice de área foliar (área foliar/área de suelo) de colliguay es de 0,91, el de litre es 1,75 y el de quillay es 2,24 (Mooney *et al.* 1977).

Las diferencias en temperatura del aire entre los espacios abiertos y bajo el dosel de los arbustos son del mismo orden de magnitud que las encontradas por Parker & Müller (1982) en una sabana de *Quercus agrifolia* en California, y por Ovalle & Avendaño (1984) en una sabana de *Acacia caven* en Chile. La interceptación de radiación por litre, quillay y colliguay es muy superior a la interceptada por espino (Ovalle 1986).

Al comparar la situación de laderas de exposición polar y ecuatorial con las diferencias entre espacios abiertos y manchones de arbustos se encontró que las diferencias microclimáticas entre espacios abiertos y bajo arbustos son considerablemente mayores que entre las laderas, en la época en que el clima es más restrictivo, es decir, desde noviembre a marzo. En cambio, las máximas diferencias entre las laderas se encuentran en marzo-abril y en septiembre (del Pozo 1985).

Los resultados de los experimentos con plántulas de litre y quillay plantadas en macetas mostraron que el microclima bajo los manchones aumenta significativamente la expectativa de vida de las plántulas, en comparación a los espacios abiertos. La menor sobrevivencia de plántulas en los espacios abiertos, en relación a las plantadas bajo manchones, se debería a diferen-



cias en microclima entre los micrositos más que a diferencias de suelo. Fuentes *et al.* (1984, 1986) obtuvieron resultados similares.

Si se considera que el año en que se hicieron estos ensayos fue un año excepcionalmente lluvioso (sobre 800 mm) y que aún así la sobrevivencia de plántulas en sitios abiertos fue muy baja, es razonable pensar que el microclima en sitios abiertos puede ser un impedimento para la colonización por parte de plántulas de arbustos como litre y quillay. La ausencia de plántulas de arbustos en los sitios abiertos del matorral podría ser explicada en parte por la zonación microclimática.

Las plántulas de romerillo se encuentran frecuentemente en los espacios abiertos. Por otro lado, la expectativa de vida de una plántula bajo un arbusto de romerillo es, por efecto del microclima, mayor que en sitios abiertos entre arbustos. Si plántulas de las especies más conspicuas del matorral, como litre y quillay, son capaces de sobrevivir bajo romerillo, entonces la formación de manchones que incluyan estas especies (litre, quillay, colliguay, etc.), podría ser posible a través de un efecto de facilitación de romerillo (Armesto & Pickett 1985, Fuentes *et al.* 1986).

El microclima generado por los manchones de arbustos no sólo tiene efectos sobre las plántulas, sino también sobre los insectos, en particular, los herbívoros. Bajo manchones, la sobrevivencia de larvas fue mayor que en sitios abiertos. La mayor temperatura y capacidad evaporativa del aire afectaría el proceso de pupación. Hay evidencias de que el tamaño de las pupas en especies de Lepidoptera y Coleoptera es menor en regímenes de baja humedad relativa (Scriber 1977 y citas en éste).

La asociación insecto-manchón podría ser el resultado de varios factores que están favoreciendo la "inmigración" o "emigración", en tiempo ecológico o evolutivo, de insectos hacia o desde los manchones (Janzen 1968). Aunque no sabemos exactamente cuáles serían las consecuencias del microclima bajo los manchones en los insectos, esperaríamos, sin embargo, que la zonación microclimática que existe en el matorral "favoreciera" la asociación insecto-man-

chón, pudiendo ser los manchones "refugios climáticos" para los insectos. Grandes migraciones de insectos hacia refugios más "mésicos", han sido descritas por Janzen (1973) en el trópico.

Por otro lado, los resultados del bioensayo con larvas de Lepidoptera indican que el tipo de hoja de que se alimentan tendría un efecto relativo mayor que el microclima. Así, el efecto negativo de las hojas esclerificadas podría explicar la menor densidad de insectos en manchones de litre sin crecimiento estacional (sólo con hojas esclerificadas) en comparación a litres con crecimiento vegetativo (Poiani & Fuentes 1985). El efecto negativo de la esclerificación de las hojas sobre los insectos defoliadores ha sido demostrado también en otras comunidades (Feeny 1970, Scriber 1977, Morrow 1983).

En síntesis, la zonación microclimática en el matorral puede ser un factor importante en la distribución espacial de los arbustos y probablemente en el número y actividad de insectos defoliadores. Estos efectos podrían producirse por vía directa e indirecta (alimento) favoreciendo o perjudicando la sobrevivencia de los estadios tempranos del desarrollo de ambos tipos de organismos.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parte de la Tesis de A. del Pozo entregada a la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, para obtener el grado de Magister en Ciencias. Los autores agradecen a DIUC (Dirección de Investigación de la Universidad Católica) por financiar este trabajo, y al Dr. Juan Armesto y a un revisor anónimo por sus importantes aportes al manuscrito.

#### LITERATURA CITADA

- ARMESTO JJ & JA MARTINEZ (1978) Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66: 881-889.
- ARMESTO JJ & STA PICKETT (1985) A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 9-17.
- ATKINS M (1977) Insect biomass and diversity. En: Thrower NJW & DE Bradbury (eds) *Chile-California mediterranean scrub atlas: a comparative analysis: 180-183*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- DEL POZO AH (1985) Zonación microclimática en el matorral: efecto de los manchones de arbustos.

- Tesis MS, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.
- DI CASTRI F & ER HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Imprenta Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago.
- ESCUADERO A (1985) Efectos de árboles aislados sobre las propiedades químicas del suelo. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 22: 149-159.
- FEENEY P (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillar. *Ecology* 51: 565-581.
- FUENTES ER, J ETCHEGARAY, ME ALJARO & G MONTENEGRO (1981) Shrub defoliation by matorral insects. *In: di Castri F, DW Goodall & RL Specht (eds) Mediterranean-type shrublands: 345-359. Elsevier, Amsterdam.*
- FUENTES ER & J ETCHEGARAY (1983) Defoliation patterns in matorral ecosystems. *In: Kruger FJ, DT Mitchell & JUM Jarris (eds) Ecological Studies, Vol. 43: Mediterranean type ecosystems: 525-542 Springer-Verlag, Berlín.*
- FUENTES ER, A POIANI & JD MOLINA (1987) Shrub defoliation in the Chilean matorral: what is its significance? *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 276-283.
- FUENTES ER, RD OTAIZA, MC ALLIENDE, A HOFFMANN & A POIANI (1984) Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405-411.
- FUENTES ER, AJ HOFFMANN, A POIANI & MC ALLIENDE (1986) Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia* 68: 358-366.
- JANZEN DH (1968) Host plants as island in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist* 102: 592-595.
- JANZEN DH (1973) Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54: 687-708.
- JOHNSON A & S CARTER (1977) Vegetation of the primary and secondary research sites. *In: Thrower NJW & DE Bradbury (eds) Chile-California mediterranean scrub atlas: a comparative analysis. Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.*
- KEELEY SC & AW JOHNSON (1977) A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites of Chile and California. *American Midland Naturalist* 97: 120-132.
- KIRK RR (1968) Experimental design. Procedures for the behavioral sciences. Woodsworth, Belmont, California.
- KOECHLIN B, S RAMBAL & M DEBUSSCHE (1986) Role des arbres pionniers sur la teneur en eau du sol en surface de friches de la région Méditerranéenne. *Oecologia Plantarum* 7: 177-190.
- MILLER P, E HAJEK, D POOLE & S ROBERTS (1981) Microclimate and energy exchange. *In: Miller PC (ed) Ecological Studies 39: resource use by chaparral and matorral: 97-12. Springer-Verlag, New York.*
- MOONEY HA & EL DUNN (1970) Convergent evolution of mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* 24: 292-303.
- MOONEY HA, J CHU, C KUMMEROW & R HAYS (1977) Biomass, energy and mineral characteristics. *In: Thrower NJW & DE Bradbury (eds) Chile-California mediterranean scrub atlas: a comparative analysis: 78-81. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.*
- MORROW PA (1983) The role of sclerophyllous leaves in determining insect grazing damage. *In: Kruger FJ, DT Mitchell & JUM Jarris (eds) Ecological Studies, Vol 43: Mediterranean types ecosystems: 509-524. Springer-Verlag, Berlín.*
- OBERDORFER E (1960) Pflanzensoziologische Studien in Chile. *Flora et Vegetatio mundi, Band II, J Cramer, Weinheim.*
- OVALLE C & J AVENDAÑO (1984) Utilización silvopastoral del espinal. II. Influencia del espinal (*Acacia caven* (Mol). Hook et Arn.) sobre algunos elementos del medio. *Agricultura Técnica* 44: 353-362.
- OVALLE C (1986) Etude du système écologique sylvo-pastoral à *Acacia caven* (Mol) Hooks et Arn. These Docteur, Université des Sciences et Techniques du Lanquedoc, Montpellier, 224 p.
- PARKER UT & CH MULLER (1982) Vegetational and environmental changes beneath isolated live oak trees (*Quercus agrifolia*) in a California annual grassland. *American Midland Naturalist* 107: 69-81.
- POIANI A & ER FUENTES (1985) El caso de los manchones de arbustos del matorral de Chile central: el rol de los defoliadores. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 47-56.
- ROBERTS S & P. MILLER (1977) Interception of solar radiation as affected by canopy organization in two mediterranean shrubs. *Ecologia Plantarum* 12: 273-290.
- SCRIBER JM (1977) Limiting effects of low-water content of the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyelphora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae). *Oecologia* 28: 269-287.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) Biometry. WH Freeman & Company, San Francisco, California.
- THROWER NJW & DE BRADBURY, eds (1977) Chile-California mediterranean scrub atlas: a comparative analysis. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.