

Producción de semillas y hojarasca en *Chusquea quila* (Poaceae: Bambusoideae), posterior a su floración sincrónica en la zona centro-sur de Chile

Seed and litter fall in *Chusquea quila* (Poaceae: Bambusoideae), after synchronous flowering in south-central Chile

MAURO E. GONZALEZ^{1,2} y CLAUDIO DONOSO¹

¹Instituto de Silvicultura, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile
E-mail: magonzal@valdivia.uca.uach.cl

²University of Colorado, Department of Geography, Boulder, CO 80309-0260, USA.
E-mail: gonzalme@ucsu.colorado.edu

RESUMEN

A partir de 1989 se ha producido el fenómeno de floración y muerte sincrónica de *Chusquea quila* (Poaceae; Bambusoideae), abarcando más de un millón de hectáreas en la zona centro-sur de Chile. Se aprovechó la ocurrencia de este fenómeno para efectuar una evaluación del patrón temporal de caída de semillas y hojarasca de *Chusquea* en el Bosque Experimental San Martín de la Universidad Austral de Chile, comuna de San José de la Mariquina (39°38'S y 73°07'W). El bosque se encuentra constituido principalmente por Tepa (*Laurelia philippiana*), Olivillo (*Aextoxicon punctatum*), Roble (*Nothofagus obliqua*), Ulmo (*Eucryphia cordifolia*), y Mirtáceas. En sectores del sotobosque densamente cubiertos por *Chusquea quila*, previamente florecidas, se distribuyeron 23 cajones recolectores de 0,125 m² cada uno. En laboratorio se determinó la viabilidad de las semillas dispersadas, y la producción de hojarasca seca. La diseminación de semillas de *Chusquea quila* se inició en diciembre y alcanzó su máxima caída a principios de enero con $51,3 \times 10^6 \pm 44 \times 10^6$ semillas/ha (media \pm D.E.). La viabilidad de las semillas fue más alta entre diciembre y principios de marzo, coincidentemente con el período de máxima caída, con 61 a 89% de semillas viables. En individuos que florecieron asincrónicamente, la viabilidad no superó el 5%. La producción de mantillo (hojarasca y semillas) alcanzó a 3,1 t/ha acumuladas en el período de 8 meses, siendo significativamente más alta (> 200%) que la producción en períodos de crecimiento vegetativo de *Chusquea quila*.

Palabras clave: producción de semillas, floración sincrónica, *Chusquea quila*, bosques templados, mantillo.

ABSTRACT

Since 1989, the synchronous flowering and death of the bamboo *Chusquea quila* (Poaceae, Bambusoideae) has occurred over more than one million hectares of forest in southern Chile. We took advantage of this event to estimate the production of bamboo seed and litter during this period. The study area was the San Martín Experimental Forest of the Universidad Austral de Chile (39°38'S; 73°07'W), in San José de la Mariquina. The forest canopy is composed mainly of Tepa (*Laurelia philippiana*), Olivillo (*Aextoxicon punctatum*), Roble (*Nothofagus obliqua*), Ulmo (*Eucryphia cordifolia*), and myrtle trees. Twenty three 0.125 m² collectors were distributed at random in the understory under dense cover of flowering *Chusquea quila*. Litter and seed production and seed viability were determined in the laboratory. The dispersal of *Chusquea quila* seeds began in December and reached its peak in early January, with a maximum of $51.3 \times 10^6 \pm 44 \times 10^6$ seeds/ha (mean \pm SD). Seed viability was highest between December and early March with 61 to 89% of viable seeds. In contrast, asynchronously flowering individuals had only 5% seed viability. Litter and seed production reached 3.1 t/ha during a period of 8 months. This production of litter is significantly higher (> 200%) than litterfall during vegetative growth periods of *Chusquea quila*.

Key words: seed production, synchronous flowering, *Chusquea quila*, temperate forest, litterfall.

INTRODUCCION

Con alrededor de 180 especies reconocidas, distribuidas desde México hasta el sur de Chile y Argentina, el género *Chusquea*, exclusivamente americano, es uno de los más grandes y diversos en la tribu de las Gramíneas (Gay 1853, Hosseus 1915, Nicora & Rúgolo de Agrasar 1987, Clark 1995). Para la región de los bosques andino-patagónicos de Chile y Argentina se han descrito aproximadamente 12 especies (Parodi 1945, Gunckel 1948, Muñoz 1959, Marticorena & Quezada 1985, Nicora & Rúgolo de Agrasar 1987). En Chile, estas especies se distribuyen desde los 30° 40' S (Fray Jorge) hasta el paralelo 49° S (Urban 1934, Reiche 1934, Parodi 1945), constituyendo un componente característico de la vegetación boscosa entre los 38° y 42°S, desde el nivel del mar hasta el límite arbóreo (Urban 1934, Veblen 1982).

Una de las especies más abundantes y características de la vegetación de la zona centro-sur de Chile es *Chusquea quila*, la cual domina el sotobosque de los bosques templados dominado por especies del género *Nothofagus* a elevaciones menores a 600 msnm. Además, esta especie cubre amplias áreas en sectores donde el bosque ha sido perturbado por causas antrópicas como madereo y/o incendios, conformando un manto verde de extraordinaria exuberancia y vigoroso crecimiento, denominado comúnmente "quilantos, quilantales o quilares". La biomasa aérea estimada para *Chusquea culeou* en los andes valdivianos fluctúa entre 10 y 160 t/ha en bosques y en terrenos descubiertos respectivamente (Veblen 1980, 1982, Garris & López 1988), valor cercano al que podría alcanzar la especie *C. quila*, considerando su hábito de crecimiento, gran tamaño y su alta cobertura-densidad.

Chusquea quila presenta una inflorescencia tipo panícula de 10 a 15 cm de largo, espiguillas brevemente pediceladas, trifloras, la terminal hermafrodita, las dos basales estériles, la flor fértil está compuesta por tres estambres y un ovario con dos estilos de estigmas plumosos, y una cariopsis cilindroide como fruto (Urban 1934, Nicora 1978, Muñoz 1980). Es una especie intolerante a la sombra, cuyo tallo

macizo se ramifica profusamente, presentando un hábito de crecimiento trepador facultativo, pudiendo alcanzar más de 20 m de altura en el dosel. Su distribución geográfica abarca aproximadamente desde los 36°44' S hasta los 44°38' S (Parodi 1945, Donoso 1974, Muñoz 1980, Pinto & Barrientos 1993, Gajardo 1994).

Una de las características singulares de muchas especies de éste género es el fenómeno de floración y muerte sincrónica que ocurre en una población de la misma línea hereditaria luego de varios años de períodos vegetativos (McClure 1966). Esto significa que todas las plantas de una población florecen al mismo tiempo, y luego de fructificar comienzan a morir, situación que comúnmente es seguida por un explosivo aumento poblacional de roedores granívoros (Hosseus 1915, Gunckel 1948, Hershkovitz 1962, Mann 1978, Nicora & Rúgolo de Agrasar 1987, Pearson et al. 1994, Murúa et al. 1996).

Asociado a este fenómeno ocurre una gran acumulación de biomasa seca en un período de 1-2 años, que constituye una fuente de combustibles que puede desencadenar grandes incendios, como se sabe por antecedentes históricos. Por ejemplo, en el año 1940 en el borde sur del lago Rupanco (Cerro Chamuscado) (Pacheco 1993) y en los años 1979-1980 al norte de Puerto Montt (Donoso, observación personal).

Diversos autores estiman que la recurrencia del fenómeno de floración y muerte sincrónica de *C. quila* ocurre después de 10 a 30 años de crecimiento vegetativo (Urban 1934, Muñoz 1959, Donoso 1974, 1993, Muñoz 1980, Schlegel 1993). Esta estimación se ha obtenido tanto a partir de registros de herbario, como de datos históricos, en donde dudas sobre la identificación precisa de la especie, debido al escaso conocimiento del género, floraciones esporádicas a intervalos irregulares, y diferencias en la población de origen de la muestra o línea hereditaria y generación, constituyen fuentes de error importantes. Los antecedentes recopilados en los últimos años, a través de encuestas a informantes calificados en distintas áreas del sur de Chile, sugieren una periodicidad de alrededor de 70 años (González, datos no publicados).

Se han propuesto distintas hipótesis para explicar las causas de las floraciones gregarias (Gunckel 1948, Janzen 1976, Deogun 1936 e Ichimure 1980 citado por Hidalgo 1981¹, Pearson et al. 1994). La explicación más simple es, que estos largos intervalos entre eventos de floración estarían regulados por factores endogénicos, más que por señales medioambientales, como lo evidencia la gran cantidad de reportes de floraciones simultáneas o gregarias de bambúes en diferentes lugares del mundo (Kawamura 1927, Deitzer et al. 1985).

El largo ciclo reproductivo de éstas especies de bambú ha constituido un serio problema para su identificación y estudio de su biología, ignorándose incluso hasta hace poco tiempo en su completa dimensión el rol que cumplían desde el punto de vista ecológico, como componentes del bosque templado del sur de Chile y Argentina.

Desde el año 1989 comenzó a desarrollarse en la zona centro-sur de Chile el fenómeno de floración de *C. quila*, en forma secuencial abarcando parches de gran extensión, entre el norte de la ciudad de Valdivia (39°40'S) hasta Puerto Cisnes en la XI Región (44°38'S) (Fig. 1), superando según cifras oficiales el millón de hectáreas afectadas (CONAF 1993). La amplitud geográfica y sincronía temporal del fenómeno sugieren que la población involucrada pertenece a la misma generación y línea hereditaria. Considerando la importancia de este fenómeno, la falta de antecedentes al respecto y la escasez de conocimientos sobre la especie, el presente estudio tiene como objetivo principal analizar la extensión temporal y cuantificar la producción de semillas y hojarasca de *Chusquea quila*, en términos de su variación, distribución y calidad, luego de su floración y fructificación sincrónica.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

El área de estudio se ubica en el Bosque Experimental "San Martín", de propiedad

de la Universidad Austral de Chile, en la comuna de San José de la Mariquina, unos 20 km al Norte de la ciudad de Valdivia (Fig.1), en las cercanías del río Cruces, (39°38'S y 73°07'W). El tipo de bosque constituye una transición entre los bosques de Roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. var. *obliqua*), Lingue (*Persea lingue* (R. et P.) Ness ex Kopp) y Laurel (*Laurelia sempervirens* (R. et P.) Tul.) de la depresión central y los bosques siempreverdes de la ladera oriental de la cordillera de la costa de Valdivia (Donoso 1993). Fitosociológicamente, corresponde a una comunidad intermedia entre *Lapagerio-Aextoxiconetum* de Oberdorfer (1960) y *Nothofago-Perseetum* de Schmithusem (1956). Por ésta razón se le ha designado como una subasociación del bosque de Olivillo, denominada *Lapagerio-Aextoxiconetum-Rigodietosum*, diferenciándose por la abundante participación de *Rigodium implexum*, *N. obliqua*, y *Podocarpus saligna* (Cárdenas 1976). La nomenclatura de las plantas vasculares sigue a Marticorena & Quezada (1985). La topografía del área de estudio es plana a ligeramente ondulada. El sustrato geológico corresponde a sedimentos glaciales, sobre los cuales se han originado suelos derivados de cenizas volcánicas, tipo trumaos, profundos y con mucha materia orgánica (Quintanilla 1974, Di Castri 1968, Cárdenas 1976). El clima es húmedo y templado, de poca oscilación térmica. La temperatura promedio anual bordea los 11 °C, con una temperatura media mínima de 8 °C en el mes de Julio y una precipitación promedio anual que alcanza los 2415 mm (Huber 1970, Cárdenas 1976). Aunque no existen meses secos, las lluvias se concentran en invierno.

La vegetación arbórea del área está constituida por *Laurelia philippiana* Looser, *Aextoxicon punctatum* R. et P., *N. obliqua* (Mirb.) Oerst. y *Eucryphia cordifolia* Cav. en los doseles superiores y principalmente por *Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. et Kausel en el intermedio e inferiores (Tabla 1). La estructura original de estos bosques incluye además las especies

¹Hidalgo (1981) Floración del Bambú - La importancia de los ciclos de vida en el futuro industrial del bambú. Primer Simposio Latinoamericano sobre Bambú. Manizales, Colombia. 26 pp.

arbóreas *Laurelia sempervirens* y *Persea lingue*, las cuales fueron sujetas a extracción selectiva hace más de medio siglo, resultando en una reducción drástica de su abundancia en el dosel.

El sotobosque está compuesto por las siguientes especies arbustivas de mayor importancia: *Rhaphitamnus spinosus* (A.L. Juss) Mold., *Chusquea quila*, *Rhamnus diffusus* Clos., y *Lomatia dentata* (R. et P.) R. Br. Entre las plantas herbáceas, enredaderas, helechos, musgos y epífitos abundan *Uncinia phleoides* (Cav.) Pers., *Osmorrhiza chilensis* Hook. et Arn., *Greigia sphacelata* (R. et Pav.) Regel, *Cissus striata* R. et Pav., *Boquila trifoliolata* (D.C) Dcne., *Luzuriaga radicans*, R. et Pav., *Lapageria rosea* R. et Pav., *Nertera granadensis* (Mutis ex L.F.) Drude, *Mitraria coccinea* Cav., *Polipodium feuillei* Bert. var. *feuillei*, *Hymenophyllum* spp., *Blechnum hastatum* Cav. *Rigodium implexum* Kze. y *Fascicularia bicolor* (R. et Pav.) Mez. (Riveros & Alberdi 1978, Alvarez 1982, Cárdenas 1976).

METODO

El estudio se efectuó en sectores cubiertos de bosque con baja cobertura de copas, donde a nivel del sotobosque dominaba fuertemente *Chusquea quila* florecida en 1992, y que en ese momento iniciaba la diseminación de sus semillas². A fines de diciembre de 1993, se distribuyeron al azar 23 cajones recolectores numerados de 0,25 m x 0,5 m x 0,2 m de alto, lo que representa 0,125 m² de superficie recolectora por cajón. El fondo del cajón lleva una malla fina, con una trama de 2 mm² aproximadamente para recibir el material y dejar libre paso al agua de lluvia. Cada cajón recolector estaba montado sobre cuatro patas para evitar el contacto de la malla con el piso, las que dejan la superficie recolectora a 10 cm del piso. De acuerdo con Newbold (1967) se necesitan más de 20 recolectores ubicados en un área de muestreo homogénea para reducir la varianza.

La recolección del material (mantillo) de los cajones se efectuó cada 7 días aproxi-

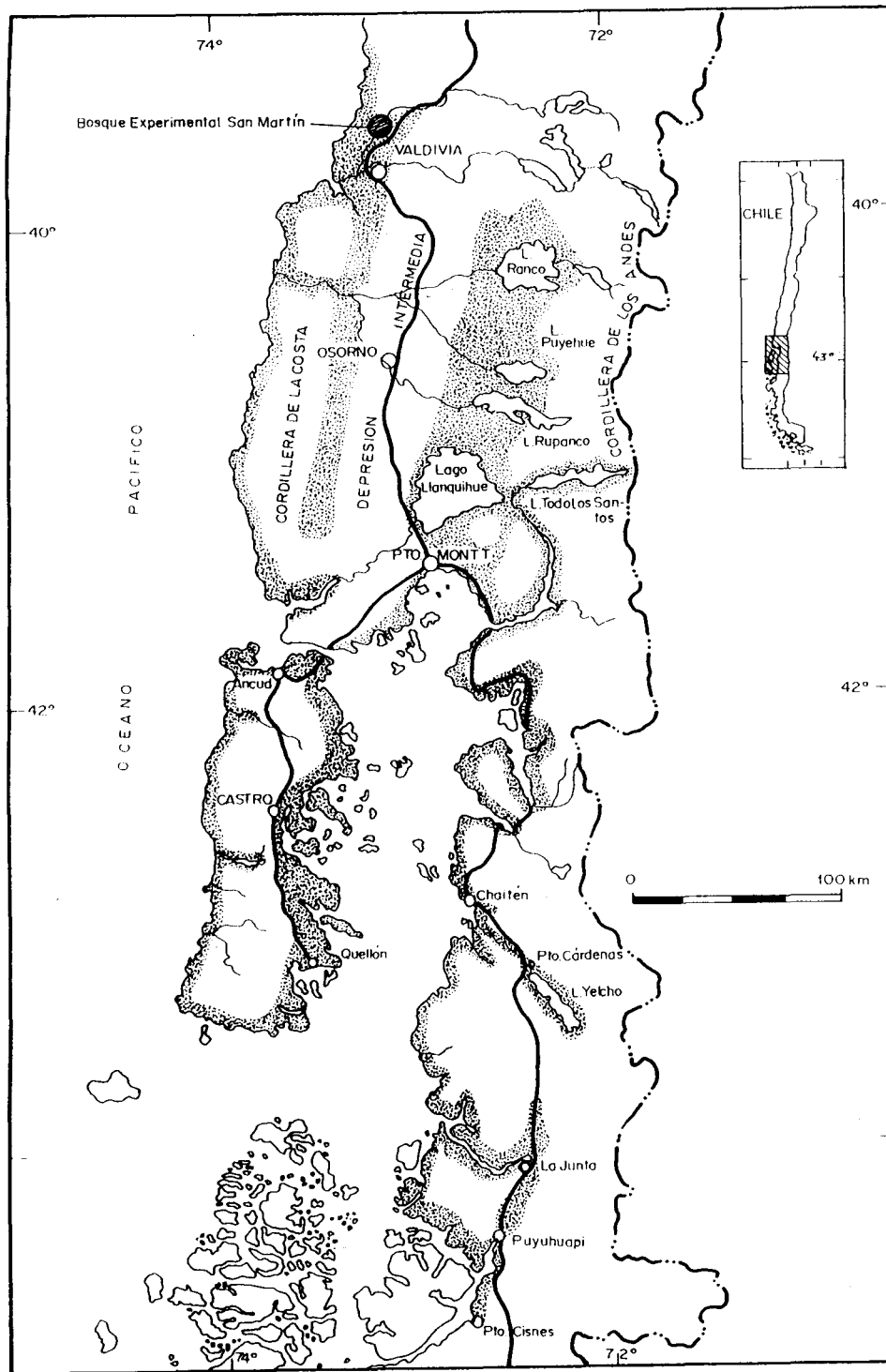
TABLA 1

Especies arbóreas características del bosque San Martín, Valdivia, Chile, donde se realizó este estudio (Modificado de Alvarez 1982)

Tree species of San Martín forest, Valdivia, Chile, where the study was conducted

Especies	Nº/ha	(%)	Area basal (m ² /ha)	(%)	Valor de importancia
<i>Nothofagus obliqua</i>	19	2,06	21,3	25,33	27,39
<i>Eucryphia cordifolia</i>	47	5,09	12,9	15,34	20,43
<i>Aextoxicon punctatum</i>	172	18,63	21,1	25,09	43,72
<i>Laurelia philippiana</i>	403	43,66	22,1	26,28	69,94
<i>Drimys winteri</i>	4	0,43	0,2	0,24	0,67
<i>Saxegothaea conspic</i>	2	0,22	1	1,19	1,41
<i>Luma apiculata</i>	24	2,6	0,6	0,71	3,31
<i>Amomyrtus luma</i>	151	16,36	1,7	2,02	18,38
<i>Gevuina avellana</i>	41	4,44	1,3	1,55	5,99
<i>Amomyrtus meli</i>	28	3,03	1	1,19	4,22
<i>Podocarpus saligna</i>	32	3,48	0,9	1,06	4,54
TOTAL	923	100	84,1	100	200

²El fruto de las gramíneas (cariopsis) se forma tanto a partir del ovario como de escamas envolventes, por lo que el primordio seminal al madurar queda íntimamente unido a la pared del fruto nuciforme. Por razones prácticas, fruto y semillas se trataran en forma equivalente.



■ Distribución geográfica de la floración sincrónica de *Chusquea quila*, entre los años 1990-1995.

(Fuente. M. GONZALEZ, Observaciones personales)

Fig. 1: Distribución geográfica de la floración de *Chusquea quila* en la región centro-sur de Chile y ubicación del área de estudio (Bosque Experimental San Martín).

Geographic distribution of the *Chusquea quila* synchronous flowering in south-central Chile between 1990-1995, and location of the study area (Bosque Experimental San Martín).

madamente, durante un lapso de 33 semanas, posterior al cual comenzó el desmoro-namiento de los culmos secos. El material fue procesado en laboratorio, en donde se separó la hojarasca, se contaron las semillas y se determinó su viabilidad, aplicando una prueba de corte a 10 semillas por cajón recolector (Hartmann & Kester 1975). Pos-

teriormente se secó la hojarasca y las semillas en un horno a 105 °C durante 48 horas para luego pesarlas.

Posteriormente, entre los meses de noviembre y febrero de 1995-96 se evaluó la producción y viabilidad de semillas de varias plantas que sobrevivieron a la floración monopéridica de la población, flore-

TABLA 2

Producción de semillas y mantillo y viabilidad de semillas de *Chusquea quila* durante 33 semanas

Seed and litter production and seed viability of *Chusquea quila* during 33 weeks

Fecha	Nº de semanas	Nº semillas/ha ± D.E. (x 10 ⁶)	Materia seca (t/ha)			Viabilidad de Semillas (%)		
			Semilla	Hojarasca	Total ± D.E.	Viabiles Llenas	No viabiles Huecas	Dañadas
29.12.93	1	8,6 ± 8,7	0,049	0,126	0,175 ± 0,085	76	24	0
04.01.94	2	13,9 ± 14,4	0,085	0,115	0,200 ± 0,192	80	20	0
10.01.94	3	51,3 ± 44,4	0,247	0,123	0,370 ± 0,2260	85	15	0
17.01.94	4	22,5 ± 18,0	0,128	0,091	0,219 ± 0,169	81	19	0
24.01.94'	5	26,7 ± 19,3	0,135	0,088	0,224 ± 0,168	89	11	0
31.01.94	6	22,2 ± 19,5	0,118	0,087	0,205 ± 0,214	89	11	0
07.02.94	7	21,5 ± 14,6	0,117	0,085	0,202 ± 0,137	84	16	0
14.02.94	8	9,6 ± 6,7	0,050	0,068	0,117 ± 0,056	82	18	0
21.02.94	9	7,7 ± 5,6	0,042	0,060	0,101 ± 0,039	81	19	0
28.02.94	10	7,1 ± 5,8	0,042	0,077	0,119 ± 0,068	85	15	0
07.03.94	11	7,9 ± 7,0	0,041	0,084	0,125 ± 0,059	79	21	0
14.03.94	12	3,1 ± 2,2	0,008	0,024	0,031 ± 0,019	61	39	0
22.03.94	13	6,2 ± 4,9	0,014	0,051	0,065 ± 0,050	28	72	0
28.03.94	14	26,2 ± 26,7	0,056	0,120	0,176 ± 0,109	17	83	0
05.04.94	15	39,2 ± 25,0	0,071	0,110	0,180 ± 0,097	25	75	0
11.04.94	16	20,4 ± 14,9	0,033	0,061	0,100 ± 0,058	19	81	0
18.04.94	17	16,4 ± 12,1	0,023	0,062	0,085 ± 0,071	18	82	0
26.04.94	18	16,8 ± 10,6	0,002	0,006	0,009 ± 0,010	6	94	0
03.05.94	19	9,3 ± 5,1	0,002	0,006	0,009 ± 0,010	6	94	0
09.05.94	20	5,3 ± 4,5	0,002	0,003	0,006 ± 0,003	3	97	0
17.05.94	21	4,7 ± 4,2	0,003	0,026	0,029 ± 0,003	2	98	0
24.05.94	22	5,6 ± 4,0	0,005	0,037	0,042 ± 0,005	2	98	0
30.05.94	23	5,4 ± 5,5	0,013	0,082	0,095 ± 0,004	1	99	0
07.06.94	24	5,0 ± 6,1	0,006	0,015	0,021 ± 0,019	1,7	98,3	0
17.06.94	25	11,4 ± 13,4	0,010	0,017	0,027 ± 0,023	3	97	0
20.06.94	26	11,4 ± 12,0	0,009	0,018	0,026 ± 0,003	0,9	99,1	0
27.06.94	27	15,8 ± 12,8	0,012	0,071	0,083 ± 0,007	4,8	95,2	0
05.07.94	28	2,6 ± 1,8	0,002	0,009	0,011 ± 0,001	0,4	99,6	0
11.07.94	29	2,7 ± 1,4	0,002	0,006	0,007 ± 0,006	0,4	99,6	0
18.07.94	30	7,0 ± 7,9	0,005	0,038	0,043 ± 0,004	1,3	98,7	0
25.07.94	31	6,7 ± 6,4	0,005	0,018	0,023 ± 0,018	0,9	99,1	0
02.08.94	32	2,6 ± 2,2	0,002	0,011	0,013 ± 0,018	1,4	98,6	0
09.08.94	33	1,9 ± 1,2	0,001	0,007	0,008 ± 0,011	1,9	97,7	0,4
Total (t/ha)			1,339	1,802	3,145			

ciendo dos años más tarde aisladamente. Bajo ellas se instalaron 6 cajones de 0,125 m² de superficie recolectora cada uno. La recolección se realizó cada 15 días durante el período de muestreo excepto la última que fue hecha al cabo de 30 días. El material fue procesado de la misma forma señalada anteriormente. La determinación de la viabilidad fue realizada aplicando la prueba de corte a 30 semillas por cajón recolector (Hartmann & Kester 1975).

RESULTADOS Y DISCUSION

Producción y viabilidad de semillas de Chusquea quila

En las 33 semanas de registro, *Chusquea quila* presentó fuertes fluctuaciones en los montos de caída de semillas (Fig. 2), destacándose al menos dos máximos con montos estimados de $51,3 \times 10^6 \pm 44 \times 10^6$ semillas/ha en el mes de enero y $39,2 \times 10^6 \pm 44 \times 10^6$ semillas/ha durante abril (Fig.2 y Tabla 2). Ambos máximos podrían visualizarse como

dos eventos de alta diseminación de semillas de *Chusquea quila*, sin embargo, difieren esencialmente en los factores que intervienen en el proceso de inicio de la caída de semillas y en la calidad de las semillas. El primer máximo, a inicios del mes de enero, corresponde al período en que el fruto alcanza su máxima madurez siendo diseminado en forma natural y masiva, con porcentajes de viabilidad de las semillas que superan el 80% (Tabla 2 y Fig. 3). El segundo máximo, a principios del mes de abril, estaría asociado más bien a efectos climáticos como viento y lluvia (semana en que la precipitación fue de más de 55 mm), que desprendieron gran cantidad de frutos retenidos en las panojas, en los cuales se encontraron un 75% de semillas huecas o vanas (Tabla 2). Considerando todo el período analizado (33 semanas), el monto total de semillas viables (potencialmente con capacidad de germinar) alcanzó $195,5 \times 10^6$ semillas/ha.

La alta fructificación que siguió a la floración de *Chusquea quila* es esperable en especies con floración sincrónica, como ha

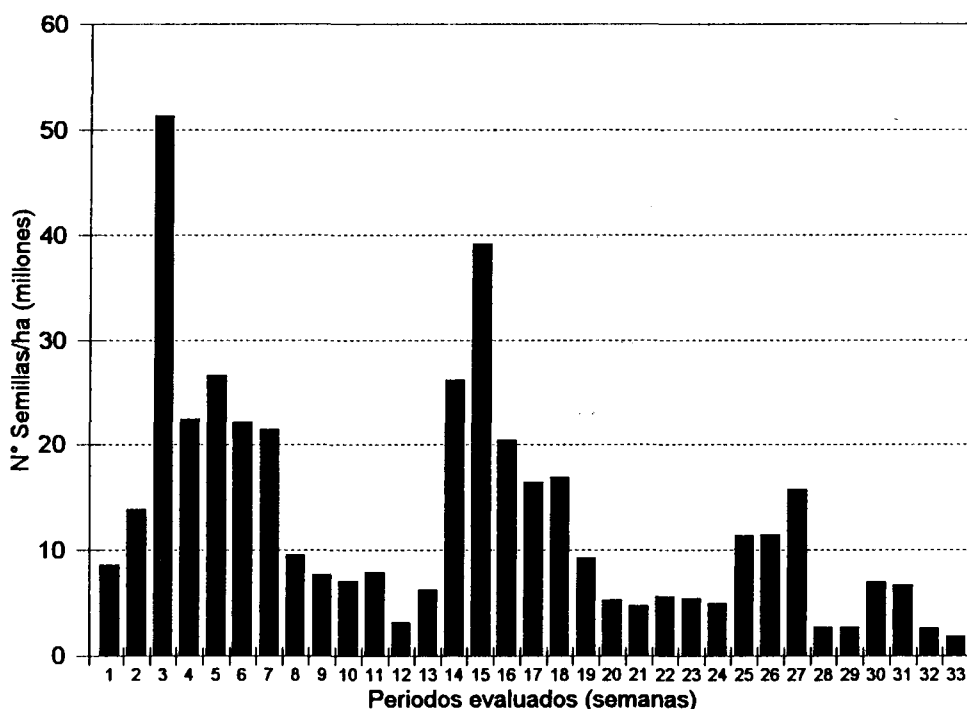


Fig.2: Producción semanal de semillas de *Chusquea quila*.
Weekly production of seeds of *Chusquea quila*.

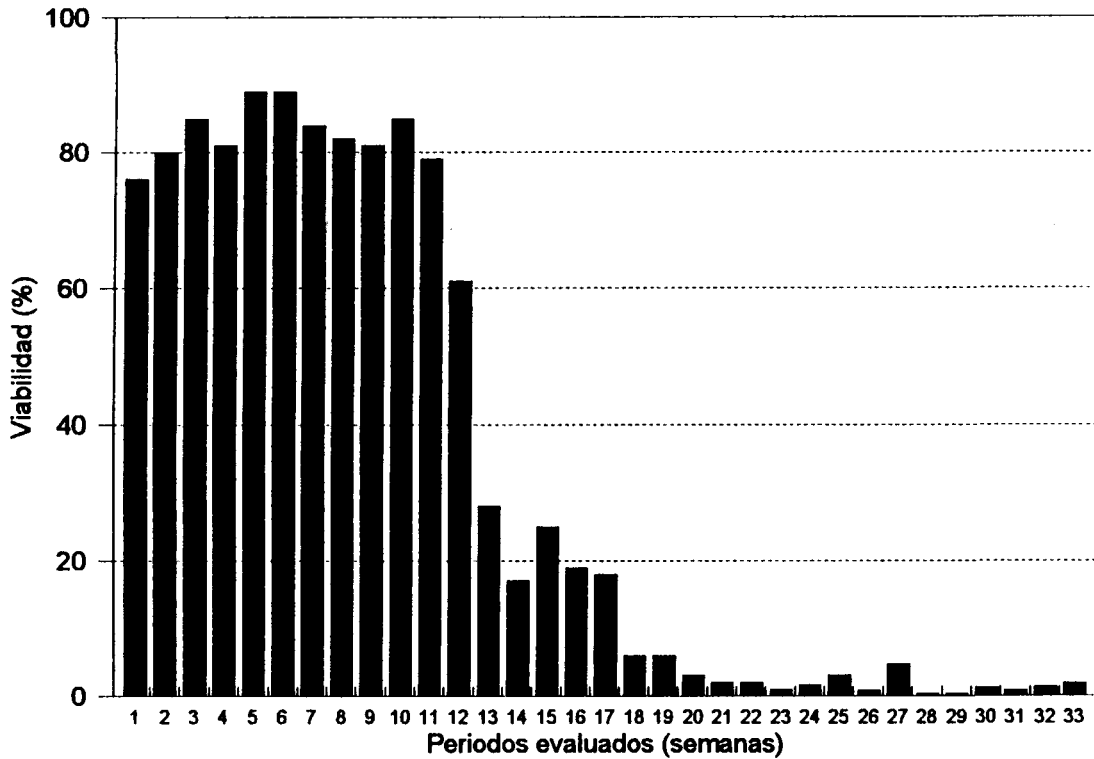


Fig. 3: Viabilidad semanal de semillas de *Chusquea quila*.

Weekly viability of seeds of *Chusquea quila*.

sido documentado para numerosas especies de bambúes en distintos lugares del mundo, donde incluso la semilla es utilizada como alimento humano, y su acumulación en el suelo es la fuente de alimento que permite la proliferación de los ratones (Janzen 1976). Un patrón de fructificación similar ocurre en *Chusquea abietifolia* en Jamaica, donde la floración fue seguida de una abundante producción de frutos y la

muerte total de las plantas fructificadas (Seifríz 1920 citado por McClure 1966).

Aunque no fue evaluado en este estudio, es posible que la producción de semillas haya sido subestimada debido a la colecta desde los cajones de muestreo por aves del sotobosque como Chucao (*Scelorchilus rubecula*), Hued-Hued (*Pteroptochos tarnii*), Zorzal (*Turdus falcklandii*), Churrín (*Scytalopus magellanicus*), y

TABLA 3

Producción y viabilidad de semillas de plantas de *Chusquea quila* florecidas asincrónicamente

Seed production and viability for individuals of *Chusquea quila* that flowered asynchronously

Fecha	Período	Nº semillas/ha±D.E. (x 10 ⁶)	Viabilidad de semillas (%)	
			Viabiles Llenas	No viabiles
25.11.95	1	6,5 ±3,8	0,0	100,0
11.12.95	2	4,4 ±3,6	1,2	98,8
26.12.95	3	2,6 ±2,1	4,3	95,7
10.01.96	4	20,7 ±21,0	3,9	96,1
10.02.96	5	27,5 ±20,2	0,7	99,3

Colilarga (*Sylviorthorhynchus desmuri*) o por roedores nativos, especialmente la especie granívora *Oryzomys longicaudatus* que presentó un explosivo aumento poblacional en el área de estudio respecto a años anteriores (Murúa et al. 1996). Durante el período de muestreo, el porcentaje de viabilidad de las semillas de *Chusquea quila* fluctuó entre un 89 y menos del 1% reduciéndose exponencialmente después de 10 semanas (Fig. 3 y Tabla 2). Los valores más altos de viabilidad se presentaron entre fines del mes de diciembre y primera mitad del mes de marzo, alcanzando la máxima viabilidad en la segunda quincena de enero con un 89% de semillas viables (Fig. 3 y Tabla 2). La alta viabilidad de las semillas en este período, coincidió con los mayores montos de semillación, lo que coincide con lo observado por Donoso et al (1993) para la generalidad de las especies leñosas, en el sentido de que los períodos de máxima caída de semillas están asociados a una máxima viabilidad.

El mayor porcentaje de semillas de mala calidad, o no viables, se concentraron entre la segunda quincena de marzo y principios de agosto, con valores de viabilidad que fluctuaron entre 1 y 28% (Tabla 2). Prácticamente, el total de semillas no viables corresponden a aquellas sin endosperma o huecas, siendo despreciable la inviabilidad de semillas debido a daño por insectos u otros organismos (Tabla 2).

Si se considera el largo ciclo de vida de la especie, plagas y enfermedades tendrían escasa posibilidad de sobrevivir y desarrollar sus ciclos permanentemente sobre estos frutos y semillas. Sólo fueron observadas diminutas perforaciones en algunos frutos asociadas a insectos de los Ordenes Diptera o Lepidoptera.

La producción de semillas en plantas de *Chusquea quila* que florecieron desfásicamente, se inició a partir del mes de noviembre con $6,5 \times 10^6 \pm 3,8 \times 10^6$ semillas/ha, todas las cuales eran no viables. En los dos períodos siguientes, la producción dis-

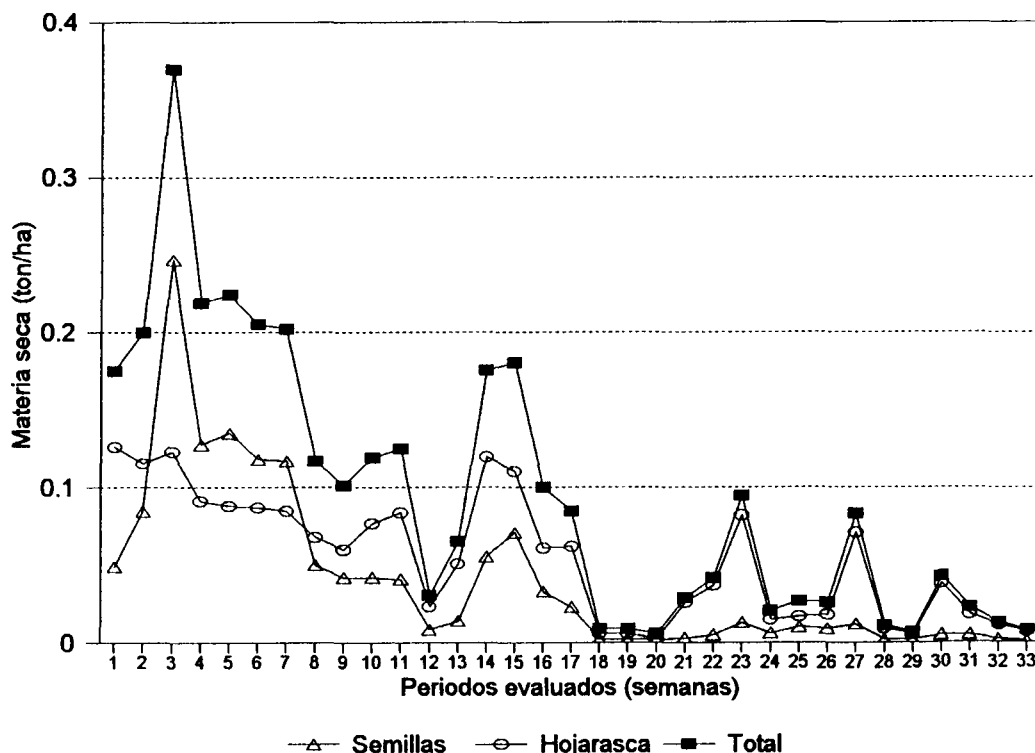


Fig.4: Producción de mantillo - hojarasca y semillas - de *Chusquea quila*, durante el período de semillación.

Production of litter and seeds of *Chusquea quila* during its fruiting period.

minuyó gradualmente, para luego alcanzar un máximo de caída a principios del mes de enero con $20 \times 10^6 \pm 21,0 \times 10^6$ semillas/ha (Tabla 3). La última recolección realizada en febrero, indicaría un descenso en la producción de semillas a partir de ese mes.

La viabilidad de las semillas de individuos que florecieron en 1994 fue muy baja, en comparación con las semillas de la población florecida gregariamente. El mayor porcentaje de semillas viables se encontró entre el 12 de diciembre y el 10 de enero (período 3 y 4, Tabla 3), oportunidad en que ocurrió la maduración y diseminación natural de los frutos. Para la especie *Chusquea culeou* en Argentina, se ha observado el mismo comportamiento en plantas florecidas en forma aislada, en que menos de un 2% de las espigas contenían semillas (Pearson et al. 1994). Estos datos sugieren que *Chusquea quila*, siendo una especie hermafrodita, requiere para la formación de su semilla de polinización cruzada, por lo que presentaría algún mecanismo (dicogamia o autoincompatibilidad) que impide la autofecundación. Sin embargo, en individuos que florecieron aisladamente, la polinización por viento e insectos

puede ser escasa o nula y las pocas semillas viables podrían ser consecuencia de autopolinización.

Producción de mantillo

La producción de mantillo - hojarasca más semillas - en términos de materia seca, varió semanalmente entre 0,370 y 0,006 t/ha, a comienzos del mes de enero y mayo respectivamente (Tabla 2), concentrándose la máxima producción entre los meses de enero y mediados de abril (Fig. 4). Esto se explica por la abundante y masiva semillación en ese lapso conjuntamente con el proceso fisiológico de senescencia y caída de hojas de las plantas al morir.

La mayor depositación de materia seca, de semillas se produjo entre el mes de enero y principios de febrero, alcanzando un valor máximo de 0,25 t/ha, a comienzos de enero, lo que coincide con la máxima caída de semillas del período. Posteriormente, la materia seca de semillas dispersadas disminuye ostensiblemente hasta alcanzar valores de 0,001 t/ha, (Tabla 2 y Fig. 4).

TABLA 4

Producción anual de mantillo en cinco bosques diferentes en Valdivia comparada con la producción de mantillo de *Chusquea quila*

Annual litter production of five different forest stands in Valdivia, compared to litter production for *Chusquea quila*

Ubicación	Tipo de bosque	Años de medición	Mantillo total anual (t/ha)	Mantillo <i>Chusquea quila</i> (t/ha)	% del total
Cord. Andes* Valdivia, 700 m	Renoval de Raulí	2	5,44	0,669	12,3
D.Intermedia* Valdivia, 60 m	Renoval Coigüe-Roble	1	7,13	0,450	6,4
D.Intermedia* Valdivia, 50 m	Renoval Roble-Laurel	1	7,4	0,718	9,7
San Martín** D.Intermedia Valdivia, 3 m	Bosques antiguos de Roble-Laurel-Lingue	2	10,6	0,037	0,35
		—	13,7	3,145	23****
D.Intermedia*** Valdivia, 100 m	Bosques alterados de Roble-Coigüe-Laurel	2	7,35	0,520	7,2

Modificado de * Veblen 1982, ** Rivero & Alberdi 1978, *** Becker 1981, **** estimado según estudio.

La caída de hojarasca, en términos de materia seca, presentó un máximo entre fines del mes de diciembre y mediados de abril. En este período las plantas pierden la mayor parte de su masa foliar, paralelamente a la diseminación de sus semillas (Tabla 2 y Fig. 4). Esto coincide con lo determinado por Becker (1981) en plantas de *Chusquea quila* en estado vegetativo, en que la máxima caída de hojarasca ocurre en el mes de enero.

Los valores totales o acumulados de mantillo derivado de *Chusquea* alcanzaron aproximadamente 3,1 t/ha durante los 8 meses de evaluación. La caída de semillas y hojarasca aportó 1,3 y 1,8 t/ha respectivamente a este total (Tabla 2). La producción estimada de 3,1 t/ha de materia seca, constituye un aporte adicional de un 23% para el mantillo del bosque de San Martín, el cual se estimó en 10,6 t/ha/año en años sin floración de quila (Rivero & Alberdi 1978) (Tabla 4). Esta acumulación de biomasa, que alcanza un par de centímetros de espesor en algunos sectores cubiertos por *Chusquea quila*, puede tener un importante efecto tanto en las propiedades del suelo como en la cama de semillas, dificultando la germinación y retardando el establecimiento y desarrollo de las plántulas de diferentes especies arbóreas.

Las 1,8 t/ha de hojarasca caídas en el lapso de 8 meses es varias veces (> 200%) mayor que la producción habitual de *Chusquea quila* en años de crecimiento vegetativo, la que fluctúa entre 0,037 y 0,72 t/ha/año (Becker 1981, Veblen 1982, Rivero & Alberdi 1978) (Tabla 4).

Finalmente, este inusual disturbio endogénico, caracterizado por su gran escala espacial y relativamente baja frecuencia y severidad, envuelve sin duda una serie de cambios a distintos niveles de organización del ecosistema, que deberán ser motivo de nuevos estudios a futuro.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo de los Proyectos DID S-94-21 de la Universidad Austral de Chile y FONDECYT N°1951206. Especialmente se le agradece al Sr. Pedro Muñoz,

guardaparque del Fundo Experimental San Martín, por sus largos años de colaboración en investigación.

LITERATURA CITADA

- ALVAREZ M (1982) Análisis de la estructura y dinámica de los bosques vírgenes y alterados en el fundo San Martín. Tesis, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 115 pp.
- BECKER J (1981) Estudio de producción de litter en bosques latifoliados del sur de Chile. Tesis, Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile, Valdivia. 181 pp.
- CARDENAS R (1976) Flora y vegetación del fundo San Martín, Valdivia, Chile. Tesis, Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología y Evolución, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 96 pp.
- CLARK LG (1995) Diversity and distribution of the Andean woody bamboos (Poaceae: Bambuseae). En: Churchill SP, H Balsler, E Forero JL Luteya (eds) Biodiversity and conservation of neotropical montane forest: 501-512. New York.
- CONAF (1993) Antecedentes técnicos y diagnóstico general de incendios forestales en la décima región derivado del fenómeno de la quila seca. Temporada 1993-1994. Programa Manejo del Fuego. Corporación Nacional Forestal, Ministerio de Agricultura. 25 pp.
- DI CASTRI F (1968) Esquisse écologique du Chili. En: C. Delamare Deboutteville y E.H. Rapoport. (eds) Biologie de l'Amérique Australe: 7-52 Vol. IV, Paris, CNRS.
- DEITZER GF, TR SODERSTROM & DK EDELMAN (1985) Flowering physiology of bamboo in Puerto Rico. Journal of the American Bamboo Society 6: 36-42.
- DONOSO C (1974) Dendrología. Árboles y arbustos chilenos. Manual N°2. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Chile, Santiago. 142 pp.
- DONOSO C (1993) Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Editorial Universitaria, Santiago. 484 p.
- DONOSO C, M HERNANDEZ & C NAVARRO (1993) Valores de producción de semillas y hojarasca de diferentes especies del tipo forestal siempreverde de la costa de Valdivia obtenidos durante un período de 10 años. Bosque (Chile) 14: 65-84.
- GAJARDO R (1994) La vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria, Santiago, Colección Imagen de Chile. 165 pp.
- GARRIZ PI & E LOPEZ (1988) Biomasa y distribución de materia seca de *Chusquea culeou* Desv. en una comunidad arbustiva de la región andino-patagónica septentrional (Argentina). Medio Ambiente (Chile) 9: 39-48.
- GAY C (1853) Historia Física y Política de Chile según documentos adquiridos en esta república durante doce años de residencia en ella y publicada bajo los auspicios del supremo gobierno, París. Botánica (Flora chilena), Tomo sexto: 445-451.

- GUNCKEL LH (1948) La floración de la quila y del colihue en la Araucanía. *Ciencia e Investigación*, Buenos Aires 4: 91-95.
- HARTMANN HT & DE KESTER (1975) *Plant propagation. Principles and practices*. Third edition, Prentice Hall Inc., New Jersey. 662 pp.
- HERSHKOVITZ P (1962) Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phylogeny of the group. *Fieldiana Zoology* 46: 42-45.
- HOSSEUS CK (1915) Las cañas de bambú en las cordilleras del sud. *Boletín del Ministerio de Agricultura*, Buenos Aires, Argentina, 19: 195-208.
- HUBER A (1970) Diez años de observaciones climatológicas en la estación Teja-Valdivia, Chile 1960-1969. Universidad Austral de Chile, Valdivia. 46 pp.
- JANZEN DH (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-391.
- KAWAMURA S (1927) On the periodical flowering of the bamboo. *Japanese Journal of Botany* 3: 336-342.
- MANN G (1978) Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana, Zoología (Chile)* 40: 1-342.
- MARTICORENA C & M QUEZADA (1985) Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana, Botánica (Chile)* 42: 1-157.
- McCLURE FA (1966) *The bamboos. A fresh perspective*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 347 pp.
- MUÑOZ M (1980) *Flora del Parque Nacional Puyehue*. Editorial Universitaria, Santiago. 557 pp.
- MUÑOZ C (1959) *Sinopsis de la flora chilena*. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago. 840 pp.
- MURUA R, LA GONZALEZ, ME GONZALEZ & C JOFRE (1996) Efectos del florecimiento del arbusto *Chusquea quila* Kunth (Poaceae) sobre la demografía de poblaciones de roedores de los bosques templados fríos del sur chileno. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 67: 39-44.
- NEWBOLD PJ (1967) *Methods for estimating the primary production of forests*. IBP Handbook N°2. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh. 62 pp.
- NICORA E (1978) Gramineae. En: Correa MN (ed) *Colección Científica del INTA*, Buenos Aires. *Flora Patagónica* 3: 14-22.
- NICORA E & Z RUGOLO DE AGRASAR (1987) Los Géneros de Gramíneas de América Austral. Argentina, Chile, Uruguay y áreas limítrofes de Bolivia, Paraguay y Brasil. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires. viii 611 pp.
- OBERDORFER E (1960) *Pflanzensoziologische studien in Chile*. *Flora et Vegetatio Mundi* 2: 1-208.
- PACHECO N (1993) Floración de las quilas. *Boletín Flora, Fauna y Aves Silvestres*. FAO-PNUMA, Santiago. Año 7, N° 17: 34-35.
- PARODI RL (1945) Sinópsis de las gramíneas chilenas del género *Chusquea*. *Revista Universitaria (Chile)* 30: 61-71.
- PEARSON AK, OP PEARSON & IA GOMEZ (1994) Biology of the bamboo *Chusquea culeou* (Poaceae: Bambusoideae) in southern Argentina. *Vegetatio* 111: 93-126.
- PINTO E & J BARRIENTOS (1993) Florecimiento de la quila (XI Región). Corporación Nacional Forestal. Ministerio de Agricultura, Coihaique. 20 pp.
- QUINTANILLA V (1974) La carta bioclimática de Chile Central. *Revista Geográfica de Valparaíso (Chile)* 5: 33-55.
- REICHE K (1934) *Geografía botánica de Chile*. Vol. I. Imprenta Universitaria, Santiago. 423 pp.
- RIVEROS M & M ALBERDI (1978) Acumulación de hojarasca en un bosque de Olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) del fundo San Martín (Valdivia-Chile). *Bosque (Chile)* 2: 72-82.
- SCHLEGEL F (1993) El problema de la floración. *Revista Chile Forestal* 206: 35-37.
- URBAN O (1934) *Botánica de las plantas endémicas de Chile*. Sociedad Imprentera y Litográfica Concepción, Concepción. 292 pp.
- VEBLEN TT, F SCHLEGEL & B ESCOBAR (1980) Dry-matter production of two species of bamboo (*Chusquea culeou* and *C. tenuiflora*) in south-central Chile. *Journal of Ecology* 68: 397-404.
- VEBLEN TT (1982) Growth patterns of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forest and their influences in forest dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109: 474-487.
- VEBLEN TT, F SCHLEGEL & B ESCOBAR (1979) Biomasa y producción primaria de *Chusquea culeou* Desv. y *Chusquea tenuiflora* Phil. en el sur de Chile. *Bosque (Chile)* 3: 47-56.