

Efecto nodriza intra-específico de *Kageneckia angustifolia* D. Don (Rosaceae) sobre la germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas en el bosque esclerófilo montano de Chile central

Intra-specific nurse effect of *Kageneckia angustifolia* D. Don (Rosaceae) and its effect on seed germination and seedling survival in the montane sclerophyllous forest of central Chile

ALEJANDRO PEÑALOZA¹, LOHENGRIN A. CAVIERES², MARY T.K. ARROYO³ & CRISTIAN TORRES²

¹Centro de Ecología Aplicada y ²Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile, email: lcaviere@udec.cl
³Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile

RESUMEN

El bosque esclerófilo montano de Chile central (32-33° S, 1.500-2.100 m de altitud) está dominado por poblaciones de *Kageneckia angustifolia* (Rosaceae), especie semidecídua de verano que forma un dosel muy abierto. Esto sugiere que, a diferencia de lo que ocurre en el matorral esclerófilo de menor altitud donde el cerrado dosel de árboles y arbustos generan condiciones microclimáticas diferentes a los espacios abiertos, en el bosque montano no existiría una marcada diferencia microclimática entre bajo el dosel y los espacios abiertos. Por otro lado, en el bosque montano, las precipitaciones ocurren principalmente en forma de nieve, la que se acumula preferentemente en los espacios entre los árboles, pudiendo facilitar el reclutamiento de nuevos individuos en este microhábitat, fenómeno que se conoce como efecto nodriza. Se estudió el probable efecto nodriza a nivel intra-específico de *K. angustifolia* comparando el microclima de los ambientes bajo dosel y los espacios abiertos, y el efecto de la acumulación de nieve en la germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas de en un bosque esclerófilo montano ubicado en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, 50 km al este de Santiago (33° S, 1.600 m de altitud). De acuerdo a las variables microclimáticas estudiadas (PAR, humedad del aire y suelo, y temperatura del aire y suelo), en el bosque montano no existen diferencias microclimáticas entre los espacios abiertos y bajo el dosel. Sólo la acumulación de nieve fue significativamente mayor en los espacios abiertos. La germinación fue menor y más tardía en los espacios abiertos, lo que estaría relacionado con la mayor acumulación de nieve. Las plántulas originadas más tempranamente tienen más tiempo para desarrollarse y pasar en forma exitosa la sequía estival en comparación con las plántulas que emergen más tardíamente. Esto explicaría la menor sobrevivencia de las plántulas en los espacios abiertos.

Palabras clave: efecto nodriza, microclima, reclutamiento, bosque montano, Chile central.

ABSTRACT

The montane sclerophyllous forests of central Chile (32-33° S, 1,500-2,100 m altitude) are dominated by *Kageneckia angustifolia* (Rosaceae), a summer semi-deciduous species, that form a very open canopy. This open canopy suggests that microclimatic differences between open areas outside canopy and beneath canopy should be minimal, in contrast to the lower elevation "matorral" where the closed canopy of trees and bushes generate different microclimatic conditions beneath canopy. On the other hand, in montane forests precipitation occurs as snow, with higher accumulation and duration in the open areas between trees. These differences in the accumulation of snow could affect the recruitment of new individuals. We studied the intra-specific nurse effect of *K. angustifolia* determining the microclimatic differences between open areas and beneath canopy, and the effect of the accumulation of snow on the seed germination and seedling survival in a montane sclerophyllous forest located in the Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, 50 km east of Santiago (33° S, 1,600 m). According to the microclimatic parameters studied (PAR, soil and air humidity, and soil and air temperature), in the montane forests there were no major microclimatic differences between open areas and beneath canopy. Only the accumulation of snow showed differences, with higher accumulation in the open areas. Seed germination was lower and later in the open areas outside canopy, suggesting that this could be related with the above-mentioned higher accumulation of snow. Seedling emerging earlier have enough time to grow and successfully survive the summer drought in comparison with seedling emerging later. This could explain the lower seedling survival in the open areas outside canopy.

Key words: microclimate, recruitment, montane forest, central Chile.

INTRODUCCIÓN

La vegetación más común en la zona de clima tipo mediterráneo de Chile central son los matorrales y bosques esclerófilos (Rundel 1981, Dallman 1998). En las áreas de menor altitud predominan los matorrales (Dallman 1998), donde una de las principales características es que los arbustos se encuentran frecuentemente formando "manchones" de vegetación de diferentes tamaños y composición específica (Fuentes et al. 1984, del Pozo et al. 1989). Una serie de estudios han documentado los mecanismos de regeneración de especies arbóreas y arbustivas en el matorral (Armesto et al. 1979, Ávila et al. 1981, Araya & Ávila 1981, Fuentes et al. 1984, 1986, Jiménez & Armesto 1992). De acuerdo a estos estudios, la regeneración de las especies arbóreas está muy ligada al efecto nodriza que ejercen los "manchones" de vegetación. El "efecto nodriza" ocurre cuando una planta facilita el establecimiento de plántulas (ya sea de su misma especie u otras) bajo o entre su dosel ya que ofrece condiciones más favorables para la germinación de semillas y el crecimiento de plántulas (Callaway 1992). En el matorral, los manchones de vegetación protegen a las plántulas de la herbivoría ejercida por animales introducidos (conejos y cabras), los que forrajejan principalmente en los espacios abiertos (Jaksic & Fuentes 1980, Simonetti 1983, Fuentes et al. 1984, 1986, 1990). Por otro lado, se ha demostrado que el microclima bajo el dosel de árboles y arbustos es diferente del microclima de los espacios entre los manchones de vegetación (del Pozo 1985, del Pozo et al. 1989). Las especies dominantes en el matorral, como *Lithraea caustica* y *Quillaja saponaria* son árboles siempreverdes de hojas anchas, que tienden a formar manchones con un dosel muy cerrado y bajo, generando menores niveles de luminosidad, mayor humedad y temperaturas más moderadas bajo el dosel que fuera. El microclima generado bajo los manchones de vegetación aumenta significativamente la expectativa de vida de las plántulas en comparación con los espacios abiertos (del Pozo et al. 1989).

Hacia mayores altitudes, tanto en las vertientes cordilleranas de la costa como de los Andes, el matorral es reemplazado por el bosque esclerófilo montano (Rodríguez et al. 1983). En el sector andino, el bosque montano se encuentra entre los 1.500 a 2.100 m de altitud, y está constituido principalmente por rodales abiertos a moderadamente densos de *Kageneckia angustifolia* (Rosaceae), acompañados ocasionalmente por los arbustos *Colliguaja salicifolia* (Euphorbiaceae) y *Guindelia trinervis* (Sapindaceae) (Rundel 1981,

León 1993). *K. angustifolia* es una especie semidecídua de verano, con hojas lanceoladas que forman un dosel muy abierto, y que rara vez alcanza el suelo. Lo anterior sugiere que, a diferencia del matorral, en el bosque montano no existiría una marcada diferencia microclimática entre bajo dosel y los espacios abiertos, y por lo tanto el reclutamiento de *K. angustifolia* no necesariamente estaría circunscrito a los espacios bajo el dosel.

Por otro lado, en el matorral, las precipitaciones se reciben principalmente en forma de lluvia, donde los eventos de nieve son muy ocasionales y transitorios. En el bosque montano en cambio, las precipitaciones ocurren principalmente en forma de nieve, observándose que el dosel de *Kageneckia angustifolia* actúa como un contenedor de la nieve, la que se acumula preferentemente en los espacios entre los árboles (Peñaloza 1996). La acumulación de nieve en los espacios abiertos podría tener consecuencias positivas y negativas para el reclutamiento de *K. angustifolia*. Si la presencia de nieve limita la sobrevivencia de semillas y plántulas, se esperaría que el mayor reclutamiento de plántulas ocurra bajo el dosel (efecto nodriza). Si por el contrario, la temperatura bajo la cubierta de nieve no afecta negativamente la viabilidad de las semillas y plántulas, y más bien actúa como un aislante térmico (sensu Körner 1999) que previene la exposición de semillas y plántulas a temperaturas letales, entonces el reclutamiento sería mayor en los espacios entre árboles.

El objetivo de este estudio es determinar la existencia de diferencias microclimáticas entre los ambientes bajo y fuera de los árboles, y el efecto de la acumulación de nieve en la germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas de *Kageneckia angustifolia* en el bosque esclerófilo montano de Chile central.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio

Kageneckia angustifolia D. Don (Rosaceae) es un árbol dioico, endémico de la zona mediterránea de Chile central, y que se distribuye entre las regiones IV y VII (Rodríguez et al. 1983). Esta especie ocupa una posición ecotonal entre el bosque montano y la vegetación altoandina, definiendo el límite arbóreo entre los 32-33° S (Rundel 1981). *Kageneckia angustifolia* ha sido descrita como una especie entomófila (Uslar 1982), registrándose a lo menos 32 especies de insectos autóctonos que visitan sus flores (León 1993). Su

floración es abundante en algunos años durante los meses de noviembre y mediados de diciembre. La semillación (anemocoría) comienza a mediados de febrero prolongándose hasta finales de abril (León 1993). Esta especie ha sido catalogada como vulnerable a la extinción en gran parte de su área de distribución (Benoit 1989).

Sitio de estudio

El presente trabajo se llevó a cabo en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca (33° 20' S, 70° 20' O) a una altitud de 1.600 m. Esta área se caracteriza por temperaturas mensuales que varían entre una máxima media de 22,9 °C (enero) y una mínima media de 1,2 °C (julio) (Santibáñez & Uribe 1992). La precipitación media anual es de 715 mm, con un promedio de heladas de 181 días por año; el período seco estival se extiende por siete meses (Santibáñez & Uribe 1992).

En el sitio de estudio se escogió un rodal monoespecífico de *Kageneckia angustifolia* con individuos adultos de tamaño similar (diámetro de la copa) y en aparente buen estado sanitario, ubicados en una ladera de exposición nor-noreste, con una pendiente promedio de 37°. Debido a que durante gran parte del año se desarrollan prácticas de trashumancia de ganado (vacas y caballos), el rodal estudiado se protegió mediante una cerca de alambre de púas de cinco líneas y de 1,8 m de altura. El área total de esta parcela de exclusión alcanza a 4.886 m². Por lo tanto, el estudio analiza los patrones de regeneración en ausencia del impacto directo reciente del ganado.

Caracterización microclimática

Al interior de la parcela de exclusión, se escogieron al azar 10 individuos de *Kageneckia angustifolia*. Para cada uno de los individuos se definieron los microhábitats bajo dosel (área comprendida entre el tronco de cada árbol y la proyección vertical del borde de la copa) y fuera del dosel (área comprendida entre el límite externo del borde de cada árbol y cinco radios del árbol estudiado y de otros árboles vecinos). En cada uno de los microhábitats, se localizó al azar una estación de muestreo fija en donde se realizaron todas las mediciones microclimáticas (2 microhábitats x 10 árboles = 20 estaciones). Dicha estación de muestreo quedó delimitada enterrando perpendicular al nivel del suelo un tubo de PVC de 20 mm de diámetro y 1,7 m de alto. Desde junio de 1992 y hasta julio de 1993, una vez al mes, al mediodía (12:00 h), se realizaron las

mediciones microclimáticas que se numeran a continuación. En el recorrido por las estaciones (que siempre fue en el mismo orden) se registraban primero, y lo más rápido posible, las tres primeras variables microclimáticas, de modo de disminuir al máximo posible las diferencias atribuibles al efecto del tiempo transcurrido entre la primera y la última medición, lapso que nunca sobrepasó los 20 min.

(1) Radiación fotosintéticamente activa (PAR: 400-700 nm). Los registros de PAR se realizaron a 10 cm sobre el nivel del suelo con un Data Logger LI-1000 (Li-Cor) de registro continuo y provisto de un sensor PAR (LI-190 SA). Debido a que la radiación instantánea fue muy variable, el instrumento se configuró de manera que en cada estación se registraba el promedio de un minuto de mediciones.

(2) Humedad del aire. La humedad relativa del aire se registró con un higrómetro digital de alta resolución (Lutron HT-3002) ubicado a 10 cm sobre el nivel del suelo.

(3) Temperatura del aire y suelo. Se determinó la temperatura del aire (10 cm del nivel del suelo) y de la superficie del suelo con un teletermómetro digital (Cole-Parmer) y termopares tipo J conectados a un selector de canales que permitía leer "casi" simultáneamente los dos termopares.

(4) Humedad del suelo. La humedad del suelo se estimó a través del método gravimétrico (Rundel & Jarrell 1989). Se tomó una muestra de suelo entre 0-10 cm de profundidad (ca. 1 kg), cada muestra se puso en una bolsa plástica sellada y antes que transcurriesen 18 h se pesó en el laboratorio, desecándola posteriormente en una estufa eléctrica a 70 °C durante 76 h, para posteriormente pesarla en seco.

(5) Cubierta de nieve. Durante las temporadas invernales de 1992 y 1993, el día siguiente a una lluvia en la ciudad de Santiago, en cada estación de muestreo se midió la cantidad de nieve acumulada con una regla metálica graduada en milímetros.

Germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas en terreno

Semillas de *Kageneckia angustifolia* fueron colectadas el año 1991 (noviembre-diciembre) durante una temporada de floración masiva e intensa producción de propágulos. Una vez separadas de los carpelos, todas las semillas se almacenaron en bolsas de papel en un lugar fresco y oscuro hasta el momento de realizar los experimentos. Las semillas no perdieron su viabilidad durante el

periodo que permanecieron almacenadas (Peñaloza 1996).

A mediados de marzo de 1993 y con el propósito de determinar los porcentajes de germinación y la probabilidad de sobrevivencia de plántulas en cada uno de los microhábitat de los 10 árboles estudiados, se dispusieron cuatro bandejas plásticas de 500 cm² sin fondo y con 200 semillas cada una. Esto da un total de 400 semillas m⁻² en cada hábitat, lo que corresponde a la lluvia de semillas que normalmente ocurre en este sitio (León 1993). Todas las bandejas se enterraron hasta el nivel del suelo manteniendo la pendiente original. Debido a que las características del suelo podrían afectar la germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas, en todos los experimentos de siembra en el campo se utilizó una mezcla homogénea de suelo proveniente de los dos microhábitats. Para evitar la entrada o salida de semillas de o desde las bandejas, una vez realizada la siembra, se procedió a tapar cada bandeja con una malla mosquitera, la cual se retiró después de la primera lluvia.

Aunque en el año de estudio los árboles más cercanos al sitio de estudio no florecieron, existía la posibilidad de que la mezcla de suelo tuviese semillas de *K. angustifolia* de años anteriores. Para disminuir esta posible fuente de error se realizó paralelamente a cada experimento de germinación un control sin semillas. Si en algún control apareciese alguna plántula de *K. angustifolia* esta se descontaría del total de semillas germinadas de su bandeja equivalente. Todos los experimentos de germinación se cubrieron con una malla metálica de 5 mm de calado para impedir alguna eventual depredación de semillas.

Desde el momento de la siembra, una vez al mes se registró la germinación e individualizó cada plántula con un anillo plástico de color diferente para cada fecha de muestreo. Una vez individualizada cada plántula, se verificó su sobrevivencia a lo largo de un año.

Análisis estadístico

El análisis estadístico de las variables microclimáticas instantáneas se realizó mediante ANDEVAs monofactoriales con mediciones repetidas. Para la acumulación de la cubierta de nieve el análisis estadístico se realizó independientemente para cada fecha de muestreo mediante la prueba de Wilcoxon. Los resultados de germinación al final del experimento se analizaron con ANDEVAs de una vía, previa normalización de los datos con la transformación arcoseno (Zar 1984).

RESULTADOS

Microclima

Radiación fotosintéticamente activa (PAR). Los mayores valores de PAR se obtuvieron durante los meses de primavera-verano con un máximo de 2,097 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el mes de enero, entre los árboles (Fig. 1A). No se encontraron diferencias significativas entre los microhábitats ($F_{1,53} = 4,04$, $P = 0,055$), aunque existen diferencias significativas entre los meses del año ($F_{13,702} = 287,18$, $P < 0,001$) (Fig. 1A).

Humedad del aire. Los máximos valores de humedad del aire se registraron durante los meses de otoño e invierno, mientras que los mínimos corresponden al mes de diciembre (Fig. 1B). No se encontraron diferencias significativas entre los microhábitats ($F_{1,53} = 1,48$, $P = 0,300$), aunque si se encontraron diferencias significativas entre los meses del año ($F_{13,702} = 979,35$, $P < 0,001$).

Temperatura del aire. El promedio de la temperatura del aire a 10 cm sobre el nivel del suelo fue mayor durante los meses de primavera-verano (Fig. 1C). El promedio de temperatura registrada durante los meses de invierno alcanzó alrededor de la mitad de los meses de primavera-verano (Fig. 1C). La máxima temperatura fue de 25,3 °C (bajo los árboles; en marzo de 1993), mientras que la menor temperatura fue de 4,2 °C (bajo los árboles; en agosto de 1992). No se encontraron diferencias significativas entre los microhábitats ($F_{1,53} = 1,61$, $P = 0,288$), aunque si existieron diferencias significativas entre las fechas de muestreo ($F_{13,702} = 384,70$, $P < 0,001$).

Temperatura a nivel del suelo. Los mayores valores promedio de temperatura medidos al nivel del suelo se registraron durante los meses de primavera-verano, donde los valores fueron casi el doble a los registrados en el período otoño-invierno (Fig. 1D). Tanto la máxima temperatura (27,6 °C, febrero de 1993) como la mínima (4,2 °C, julio de 1992) fueron registradas bajo los árboles (Fig. 1D). No se encontraron diferencias significativas entre los microhábitats ($F_{1,53} = 0,609$; $P = 0,600$). Si se encontraron diferencias significativas entre los meses del año ($F_{13,702} = 313,12$, $P < 0,001$).

Humedad del suelo. Los máximos porcentajes de agua en el suelo se registraron, indistintamente en los microhábitat bajo y fuera de los árboles, durante los meses de otoño-invierno (Fig. 1E). El porcentaje de agua del suelo bajo los árboles en los meses de primavera-verano alcanzó sólo al 1,3 % del porcentaje medido en los meses de otoño-invierno (Fig. 1E). No se encontraron diferencias significativas entre los microhábitats ($F_{1,9}$

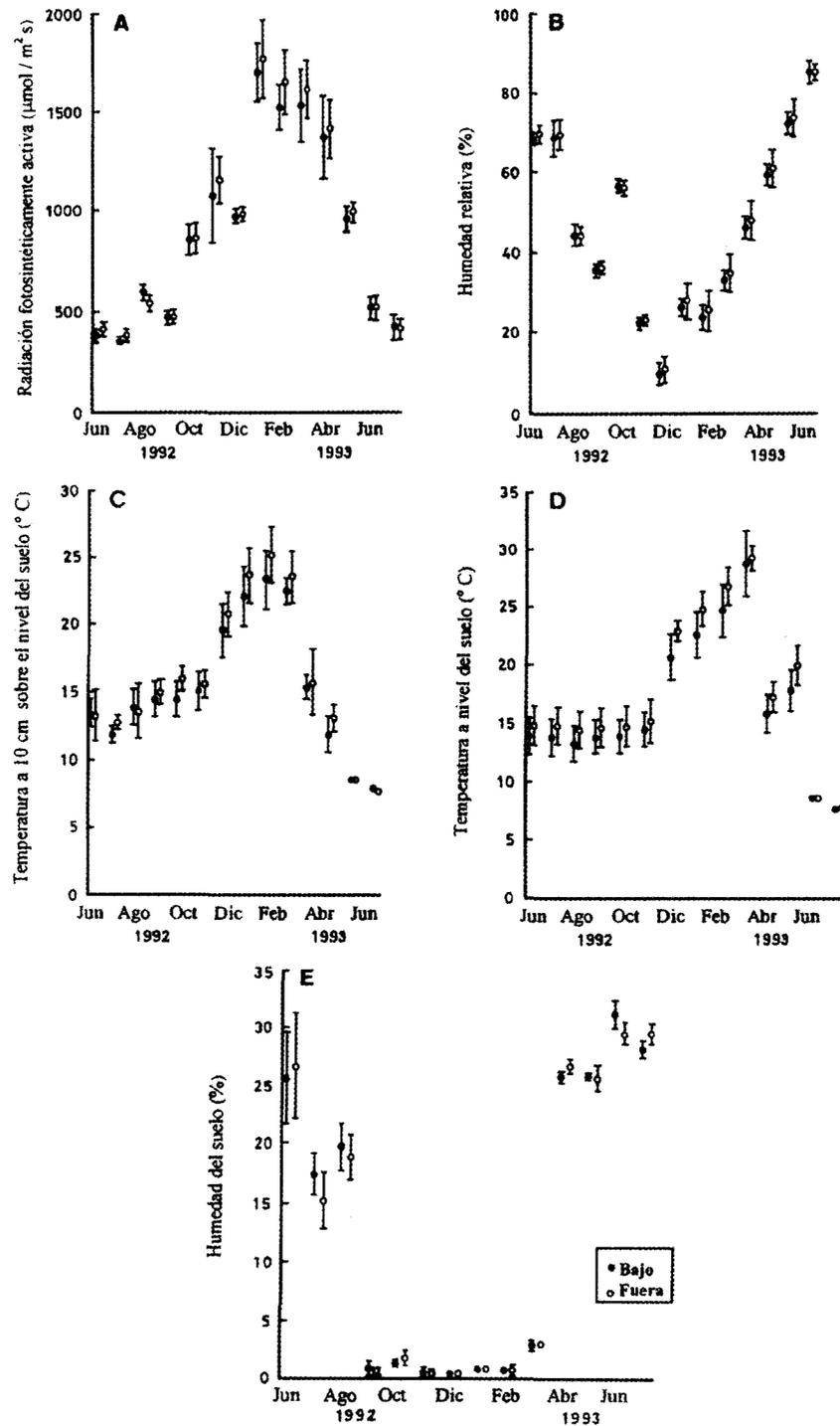


Fig. 1: Caracterización microclimática bajo y fuera de árboles de *Kageneckia angustifolia* en el bosque esclerófilo montano de Chile central. (A) Radiación fotosintéticamente activa (PAR), (B) humedad relativa, (C) temperatura del aire, (D) temperatura del suelo, y (E) contenido hídrico del suelo.

Microclimatic characterization beneath and between *Kageneckia angustifolia* trees in the montane sclerophyllous forest of central Chile. (A) Photosynthetic active radiation (PAR), (B) relative humidity, (C) air temperature, (D) soil temperature and (E) water content of soil.

= 0,515, P = 0,614), aunque sí entre los distintos meses del año ($F_{13,117} = 471,358$, $P < 0,001$).

Cubierta de nieve. El promedio anual de nieve acumulada bajo de los árboles fue similar entre 1992 y 1993 (3,0 y 2,5 cm, respectivamente). De la misma manera, el promedio anual de nieve acumulada en el microhábitat de fuera de los árboles fue similar en los años 1992-1993 (12,1 y 13,1 cm, respectivamente). La profundidad de la cubierta de nieve medida en los espacios entre los árboles fue en todas las fechas significativamente mayor y más variable que la nieve acumulada bajo los árboles (Fig. 2). El promedio de la cubierta de nieve acumulada en los espacios abiertos superó entre 2,4 a 23,8 veces el promedio de la cubierta de nieve acumulada bajo los árboles (Fig. 2).

Germinación en terreno

La aparición de plántulas de *Kageneckia angustifolia* fue prácticamente nula en las bandejas control, registrándose sólo dos plántulas en las 120 bandejas dispuestas.

La germinación de semillas en el ambiente bajo los árboles fue significativamente mayor que fuera del dosel ($F_{1,54} = 427,49$, $P < 0,001$) (Fig. 3A). Adicionalmente, la germinación comenzó más temprano en el microhábitat bajo los árboles (29 junio) que fuera (31 julio) (Fig. 3B). No obstante el desfase en el inicio de la germinación entre los microhábitats, la fecha de término de la germinación fue la misma (12 de octubre). De

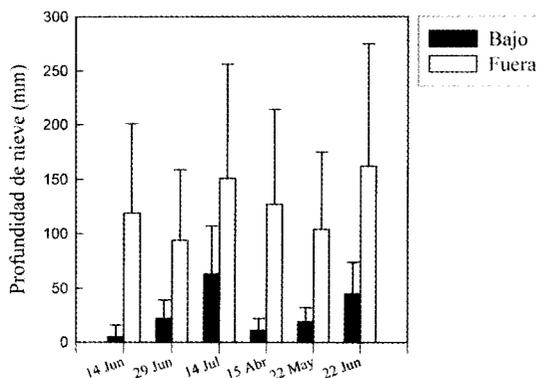


Fig. 2: Profundidad de la cubierta de nieve después de eventos de precipitación durante 1992-1993 bajo y fuera de árboles de *Kageneckia angustifolia* en el bosque esclerófilo montano de Chile central.

Snow depth beneath and between *Kageneckia angustifolia* trees in the montane sclerophyllous forest of central Chile after precipitation events during 1992-1993.

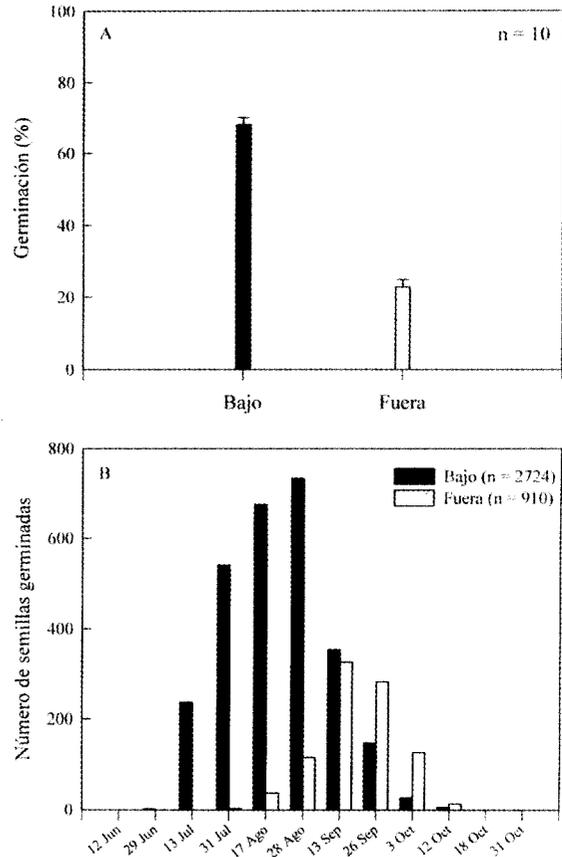


Fig. 3: Germinación de semillas sembradas bajo y fuera de árboles de *Kageneckia angustifolia* en el bosque esclerófilo montano de Chile central. (A) Porcentaje de final de germinación; (B) fenología de la germinación.

Germination of seed sowed beneath and between *Kageneckia angustifolia* trees in the montane sclerophyllous forest of central Chile. (A) Final percentage of germination; (B) germination phenology.

acuerdo a la prueba de Kolmogorov-Smirnov hubo diferencias significativas en la distribución temporal de germinación de las semillas entre los microhábitat ($D = 0,073$, $P < 0,05$).

Sobrevivencia de plántulas

Al final del período invernal (fines de septiembre) la sobrevivencia de plántulas de *Kageneckia angustifolia* en los microhábitats era de 98,7 % bajo los árboles y 84,4 % fuera de los árboles. A finales de octubre, la sobrevivencia de plántulas había disminuido a menos del 10 % en los microhábitats estudiados (Fig. 4). Posteriormente a este masivo evento de mortalidad de plántulas, la sobrevivencia de plántulas disminuyó más len-

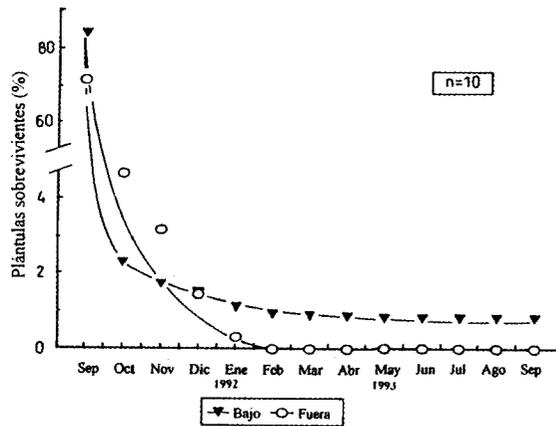


Fig. 4: Porcentaje de sobrevivencia de plántulas de *Kagneckia angustifolia* bajo y fuera de árboles conspecíficos en el bosque esclerófilo montano de Chile central.

Percentage survival of *Kagneckia angustifolia* seedlings beneath and between conspecific trees in the montane sclerophyllous forest of central Chile.

No obstante, las plántulas ubicadas fuera de los árboles sólo sobrevivieron hasta finales de enero, mientras que las plántulas ubicadas bajo los árboles, persistieron hasta el verano del año siguiente (Fig. 4). La probabilidad de sobrevivencia de plántulas bajo los árboles fue de 0,36, mientras que fuera de los árboles fue de 0,09. La sobrevivencia de las plántulas de *K. angustifolia*, independiente del sitio en donde ellas germinan, es mayor para las primeras cohortes de germinación (Fig. 5). De hecho, la cohorte más temprana es la única que contribuye con plántulas a la población del año siguiente.

DISCUSIÓN

De acuerdo a la mayoría de las variables microclimáticas estudiadas (PAR, humedad de aire y suelo, y temperatura del aire y suelo), en el bosque montano de *Kagneckia angustifolia* no

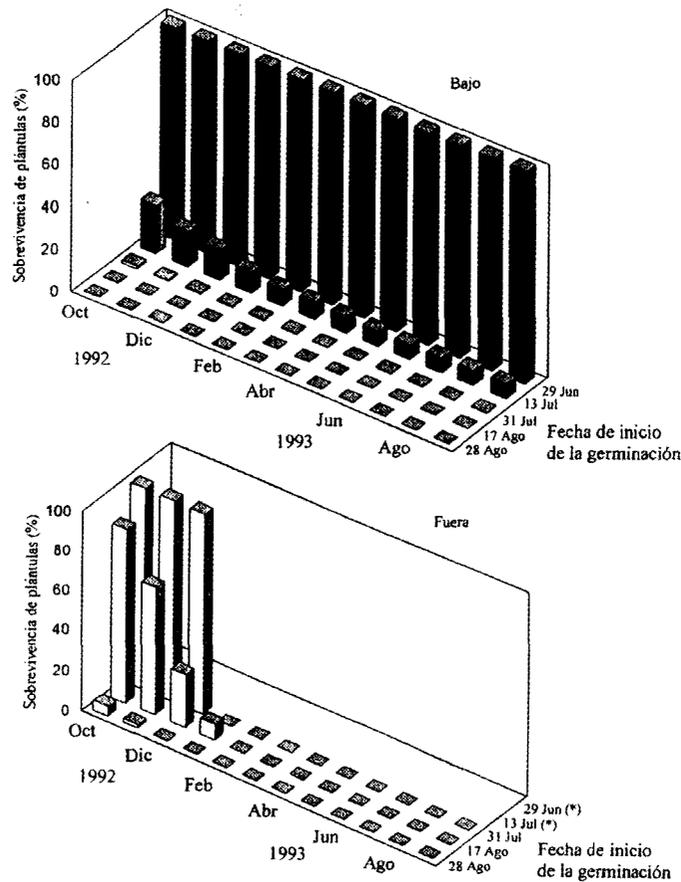


Fig. 5: Porcentaje de sobrevivencia de plántulas de *Kagneckia angustifolia* emergidas en diferentes fechas, bajo y fuera de árboles conspecíficos en el bosque esclerófilo montano de Chile central.

Percentage survival of *Kagneckia angustifolia* seedlings emerged at different dates beneath and between conspecific trees in the montane sclerophyllous forest of central Chile.

existen diferencias microclimáticas entre los espacios abiertos y bajo el dosel comparable a lo descrito para el matorral (del Pozo et al. 1989). Los niveles de intercepción de PAR por parte del follaje de *K. angustifolia* son muy bajos en comparación a la intercepción calculada para algunas especies del matorral (Tabla 1). Lo anterior no se debería a que los niveles de radiación registrados en nuestro sitio de estudio sean menores a los del matorral, ya que el máximo valor de PAR medido en los espacios abiertos en este estudio es superior al registrado por del Pozo et al. (1989) en el matorral. La escasa interceptación de la radiación por parte del follaje de *K. angustifolia* probablemente está relacionada con el hábito semidecídúo de verano y la forma lanceolada de las hojas. Aunque no existieron diferencias significativas, las temperaturas bajo el dosel de *K. angustifolia* fueron en general 3-4 °C menores que las temperaturas registradas en los sitios abiertos. Las temperaturas medidas en los sitios abiertos del matorral son por lo general el doble de las temperaturas registradas bajo los árboles (del Pozo 1985). Estas diferencias en las temperaturas del suelo, particularmente en verano, explicarían la similitud entre el porcentaje de agua en el suelo entre los distintos microhábitat del bosque de *K. angustifolia*, a diferencia del matorral donde el porcentaje de agua del suelo en los espacios abiertos es por lo general la mitad del agua presente bajo los árboles.

Sólo la acumulación de nieve presentó diferencias entre bajo y fuera de los árboles, sugiriendo que las diferencias observadas en la germinación y sobrevivencia de plántulas entre ambos ambientes están relacionadas con la cantidad de nieve acumulada. Las semillas de *K. angustifolia*

germinan menos y más tardíamente bajo una cubierta de nieve más grande y duradera. La menor germinación bajo la nieve podría estar relacionada con el hecho de que la temperatura del suelo bajo la nieve es muy estable (0 °C, Peñaloza 1996, Körner 1999), mientras que bajo el dosel, donde casi no existe cubierta de nieve, la temperatura del suelo presenta mayores fluctuaciones (0-12 °C, Peñaloza 1996). Es sabido que las fluctuaciones térmicas estimulan la germinación en muchas especies de plantas, existiendo incluso especies que sólo germinan en condiciones de temperaturas fluctuantes (Bewley & Black 1982, Baskin & Baskin 1998). Una explicación alternativa podría ser que la disminución de los porcentajes de germinación sea resultado de una mayor pérdida de la viabilidad de las semillas en los espacios abiertos. En el presente estudio no se determinó la viabilidad de las semillas no germinadas, por lo tanto es un aspecto que queda por estudiar.

El desfase observado en la germinación de semillas también podría estar relacionado con las diferencias en la acumulación de nieve entre los espacios abiertos y bajo el dosel. Las bajas temperaturas disminuyen la tasa de metabolismo de las semillas (Baskin & Baskin 1998), de manera que semillas en condiciones constantes de baja temperatura requerirían más tiempo para germinar. Esto explicaría el retraso que ocurre en la germinación en los espacios abiertos. Sin embargo, las semillas que germinan más temprano son las que estarían por más tiempo expuestas a las bajas temperaturas invernales, sugiriendo que dichas temperaturas (que pueden alcanzar los -4 °C en algunas ocasiones) no afectarían mayormente la sobrevivencia de plántulas de *Kageneckia angustifolia*. A pesar de que en general las especies arbóreas de ecosistemas templados del hemisferio sur son menos tolerantes y resistentes a las bajas temperaturas en comparación con las del hemisferio norte (Mooney 1977, Sakai et al. 1981), las especies leñosas esclerófilas como *K. angustifolia* pueden tolerar temperaturas congelantes entre -8 y -12 °C (Cabrera 1996).

Las plántulas que emergen más temprano son también las que tienen mayores probabilidades de sobrevivir hasta el verano siguiente. Las plántulas originadas más tempranamente tienen más tiempo para desarrollarse, y presentan al inicio del período estival mayor masa, largo de raíz y número de hojas que plántulas que emergen más tardíamente (Peñaloza 1996). Dentro de estas características, el mayor tamaño de la raíz es un atributo fundamental para soportar el fuerte estrés hídrico del verano (Mooney & Dunn 1970) ya que favorecería la captación de agua en el suelo a mayor profundidad.

TABLA 1

Porcentaje de interferencia de PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) por árboles en el Bosque esclerófilo de Chile central. El asterisco indica datos tomados de del Pozo (1985)

Percentage of PAR interference ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) for sclerophyllous forest trees from central Chile. Asterisk indicates data taken from del Pozo (1985)

Especie	Diciembre	Enero
Matorral (*)		
<i>Litsea caustica</i>	93	92
<i>Cryptocarya alba</i>	96	94
<i>Quillaja saponaria</i>	82	79
Bosque montano		
<i>Kageneckia angustifolia</i>	1	34

El efecto de la presencia de nieve en los espacios entre los árboles y su importancia para el reclutamiento de *Kageneckia angustifolia* estaría condicionado entonces por la temporalidad de las nevadas. Si la nieve cae temprano y/o es más abundante durante el invierno, la germinación de semillas se produciría más tarde y disminuiría significativamente la probabilidad de sobrevivencia a través del período estival. Si por el contrario, no hay precipitación en forma de nieve o esta cae tarde en la estación invernal, su efecto sería menor. Bajo esta perspectiva, el microclima sería un factor estructurador de la fisonomía en manchones del bosque esclerófilo montano sólo si esta acoplado al efecto retardador de la germinación ocasionado por la presencia temprana y abundante de nieve, como ocurre en los años donde se presenta el fenómeno de "El Niño" (ENSO) (Aceituno 1990).

En el matorral, la formación de nuevos manchones de vegetación ocurriría mediante mecanismos de facilitación de especies pioneras o colonizadoras (Armesto & Pickett 1985 Fuentes et al. 1986, Armesto et al. 1995). Estas especies pioneras tendrían atributos fisiológicos que les permiten soportar el estrés hídrico del período estival; y una vez que estas especies pioneras se han establecido, las plántulas de las especies arbóreas serían capaces de establecerse bajo su dosel. La importancia de los mecanismos de facilitación parece ser un fenómeno generalizado en zonas de clima tipo mediterráneo (Callaway 1992, Callaway & Frank 1998). Sin embargo, de acuerdo a este estudio, en el bosque esclerófilo montano de Chile central el mecanismo sería levemente diferente. En aquellos años donde existe disponibilidad de semillas viables en los espacios abiertos y la precipitación en forma de aguanieve es nula o muy escasa (e.g., años donde se expresa el fenómeno de "La Niña") la germinación en los espacios abiertos sería sincrónica con la germinación bajo los árboles. Esto permitiría que las plántulas alcancen el inicio del período estival con un nivel de desarrollo morfológico adecuado para pasar exitosamente las estresantes condiciones del verano siguiente. Esta hipótesis, a diferencia de lo sugerido para el matorral, propone un mecanismo que permite el ocasional establecimiento de plántulas en los espacios abiertos sin la intervención de especies pioneras o facilitadoras. En otras temporadas, ya sea en años normales o años donde se expresa el fenómeno de "El Niño" (con abundancia de precipitaciones invernales), el reclutamiento estaría circunscrito al microhabitat bajo dosel, de modo que los adultos de *K. angustifolia*

estarían ejerciendo un efecto nodriza a nivel intra-específico en reclutamiento de nuevos individuos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Corporación Nacional Forestal por las facilidades otorgadas para el trabajo de campo, a Juan Valencia e Ítalo Bavestrello por su colaboración en terreno. A los revisores por sus valiosos comentarios. Investigación financiada por FONDECYT 92-1135 y DTI 92-092-Universidad de Chile. La redacción final del manuscrito ha sido apoyada por DIUC 201.111.025-1.9 y por el P99-103-F-ICM - Center for Advances Studies in Ecology and Research in Biodiversity.

LITERATURA CITADA

- ACEITUNO P (1990) Anomalías climáticas en la región sudamericana durante los extremos de la oscilación austral. *Revista Geofísica* 32: 65-78.
- ARAYA S & G ÁVILA (1981) Rebrote de arbustos afectados por el fuego en el matorral chileno. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 14: 107-113.
- ARMESTO JJ, JR GUTIÉRREZ & JA MARTÍNEZ (1979) Las comunidades vegetales de la región mediterránea de Chile: distribución de especies y formas de vida en un gradiente de aridez. *Medio Ambiente (Chile)* 4: 62-70.
- 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.
- ARMESTO JJ, P VIDIELLA & H JIMÉNEZ (1995) Evaluating causes and mechanisms of succession in the mediterranean regions in Chile and California. En: Arroyo MTK, P Zedler & M Fox (eds) *Ecology and biogeography of mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*: 418-434. Springer-Verlag, New York, New York.
- ÁVILA G & M ALJARO & B SILVA (1981) Observaciones en el estrato herbáceo del matorral después del fuego. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 14: 99-105.
- BASKIN CC & JM BASKIN (1998) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, New York, New York. 666 pp.
- BENOIT I (ed) (1989) *Libro rojo de la flora terrestre de Chile*. Primera parte. República de Chile, Ministerio de Agricultura, Corporación Nacional Forestal, Santiago, Chile. 151 pp.
- BEWLEY JD & M BLACK (1982) *Physiology and biochemistry of seeds*. 2. Viability, dormancy and environmental control. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 375 pp.

- CABRERA HM (1996) Temperaturas bajas y límites altitudinales en ecosistemas de plantas superiores: respuestas de las especies al frío en montañas tropicales y subtropicales. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 309-320.
- CALLAWAY RM (1992) Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Q. lobata* in California. *Ecology* 73: 2118-2128.
- CALLAWAY RM & D FRANK (1998) Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: the importance of shrub-dominated patches. *Journal of Vegetation Science* 9: 647-656.
- DALLMAN PR (1998) Plant life in the world's mediterranean climates. University of California Press, Berkeley, California. 257 pp.
- DEL POZO A (1985) Zonación microclimática en el matorral: efecto de los manchones de arbustos. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 125 pp.
- DEL POZO A, E FUENTES, E HAJEK & J MOLINA (1989) Microclima y manchones de vegetación. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 85-94.
- FUENTES E, RE OTAÍZA, MC ALLIENDE, A HOFFMANN & A POIANI (1984) Shrubs clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405-411.
- FUENTES E, A HOFFMANN, A POIANI & MC ALLIENDE (1986) Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia* 68: 358-366.
- FUENTES E, R AVILÉS & A SEGURA (1990) The natural vegetation of a heavily man-transformed landscape: the savannah of central Chile. *Interciencia* 15: 293-295.
- JAKSIC F & E FUENTES (1980) Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing? *Journal of Ecology* 68: 665-669.
- JIMÉNEZ H & JJ ARMESTO (1992) Importance of the soil seed bank of disturbed sites in Chilean matorral in early secondary succession. *Journal of Vegetation Science* 3: 579-586.
- KÖRNER CH (1999) Alpine plant life. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 338 pp.
- LEÓN P (1993) Efecto del espaciamiento entre plantas en la producción de frutos y semillas en *Kageneckia angustifolia* D. Don., un árbol dioico del bosque esclerófilo montano de Chile central. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias Universidad de Chile, Santiago, Chile. 95 pp.
- MOONEY HA (1977) Frost sensitivity and resprouting behaviour of analogous shrubs of California and Chile. *Madroño* 24: 74-78.
- MOONEY HA & EL DUNN (1970) Photosynthetic systems of mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. *American Naturalist* 104: 447-453.
- PEÑALOZA A (1996) Consideraciones microclimáticas en la sobrevivencia de semillas plántulas de *Kageneckia angustifolia* D. Don: una especie del bosque esclerófilo montano de Chile central. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 78 pp.
- RODRÍGUEZ R, O MATTHEI & M QUEZADA (1983) Flora arbórea de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 408 pp.
- RUNDEL P (1981) The matorral zone on central Chile. En: di Castri F, DW Goodall & RL Specht (eds) *Mediterranean-type shrublands*: 175-201. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- RUNDEL P & W JARRELL (1989) Water in the environment. En: Pearcy RW, J Ehleringer, HA Mooney & P Rundel (eds) *Plant physiological ecology*: 29-56. Chapman & Hall, New York, New York.
- SAKAI A, DM PATON & P WARDLE (1981) Freezing resistance of trees of the south temperate zone especially subalpine species of Australasia. *Ecology* 62: 563-570.
- SANTIBÁÑEZ F & JM URIBE (1992) Agroclimatología de Chile central: regiones V y metropolitana. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Santiago, Chile. 65 pp.
- SIMONETTI J (1983) Effects of goats upon native rodents and european rabbits in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 27-30.
- USLAR P (1982) Sistemas de reproducción en plantas zona ecotonal entre la zona andina y el matorral esclerófilo de Chile central. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 206 pp.
- ZAR J (1984) *Biostatistical analysis*. Second edition, Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 718 pp.

Editor Asociado: J. Gutiérrez

Recibido el 18 de abril de 2000; aceptado el 11 de enero de 2001