

CH-FC
100-B
3384
2.2

RELACION ENTRE RIQUEZA REGIONAL, INMIGRACION Y
RIQUEZA LOCAL DE ESPECIES LEÑOSAS EN LA VEGETACION
MEDITERRANEA DE CHILE

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

Pablo Ignacio Becerra Osses

Mayo 2001



Director de Tesis: Dr. Italo Serey

Codirector de Tesis: Dra. Mary Kalin

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

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

PABLO IGNACIO BECERRA OSSES

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología, en el examen de defensa de Tesis rendido el día 13 de marzo del 2001.

Director de Tesis:

Dr. Italo Serey

.....

Codirector de Tesis:

Dra. Mary Kalin

.....

Comisión de Evaluación de Tesis

Dr. Juan Armesto

.....

Dr. Rodrigo Medel

.....

AGRADECIMIENTOS

En primera instancia agradezco a mis profesores tutores, Dr. Italo Serey y Dra. Mary Kalin por la revisión de esta tesis durante su proceso de desarrollo, y al Dr. Juan Armesto y Dr. Rodrigo Medel por los valiosos comentarios y correcciones que realizaron de las versiones finales de ella.

También debo agradecer a mi esposa Karla e hija Florencia (ésta última tanto antes como después de nacer) por su compañía en la mayoría de los viajes a terreno, y a mis padres por la facilitación del vehículo con el cual realicé todas estas actividades.

Agradezco también a Marco Sepúlveda por su colaboración en algunas actividades de terreno y a Patricio Pliscoff por su ayuda indispensable en el manejo del SIG.

Finalmente agradezco el apoyo brindado por mis compañeros del postgrado, alumnos y profesores, durante todo el tiempo de mis estudios de Magister.

Esta tesis fue financiada por el proyecto Fondecyt N° 1980705 de Mary Kalin Hurley, y parcialmente por fondos de la Beca de Cátedra Presidencial de Mary Kalin Hurley. Esta tesis forma parte de las actividades del centro para Estudios Avanzados en Ecología e Investigaciones en Biodiversidad, financiado por el proyecto 99103FCM.

INDICE DE MATERIAS

Lista de tablas.....	iv
Lista de figuras.....	v
Resumen.....	vi
Summary.....	viii
Introducción.....	1
Hipótesis y Objetivos.....	7
Material y Método.....	10
Area del estudio.....	10
Diseño experimental y obtención de la información.....	14
Análisis de relaciones entre variables.....	21
Resultados.....	23
Riqueza regional.....	23
Inmigración.....	24
Riqueza local.....	25
Relación entre riqueza regional e inmigración.....	27
Relación entre riqueza regional y riqueza local.....	29
Relación entre clima y riqueza regional y local.....	30
Discusión.....	32
Conclusiones.....	40
Bibliografía.....	41
Apéndices.....	47

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Características ambientales de las formaciones vegetacionales empleadas en el estudio.

Tabla 2. Detalle del muestreo de riqueza local e inmigración.

Tabla 3. Resultados de riqueza regional por formación vegetacional.

Tabla 4. Inmigración por formación vegetacional.

Tabla 5. Riqueza local de las formaciones vegetacionales.

Tabla 6. Valores de F para las comparaciones de riqueza local entre pares de formaciones vegetacionales.

Tabla 7. Valores de regresión para los modelos de relación entre riqueza regional e inmigración.

Tabla 8. Valores de regresión para los modelos de relación entre riqueza regional y riqueza local.

Tabla 9. Coeficientes de correlación y valores de p entre las variables climáticas y las riquezas regional y local de las formaciones vegetacionales.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Relaciones entre riqueza regional y local considerando un incremento de la inmigración total con la riqueza regional.

Figura 2. Relaciones entre riqueza regional y local considerando una inmigración total asintótica con el aumento de la riqueza regional.

Figura 3. Distribución geográfica de las formaciones vegetacionales empleadas en el estudio.

Figura 4. Ubicación de las zonas de muestreo de riqueza local en las formaciones vegetacionales.

Figura 5. Histograma de frecuencia para el número absoluto de especies inmigradas por parcela para cada formación vegetacional.

Figura 6. Histograma de frecuencia para los valores de riqueza local para cada formación vegetacional.

Figura 7. Relación entre riqueza regional e inmigración.

Figura 8. Relación entre riqueza regional y riqueza local.

RESUMEN

La diversidad local de especies está determinada por los procesos de inmigración y extinción local. La importancia relativa de ambos procesos puede ser evaluada a través del análisis de la relación entre riqueza regional y local. Esta relación supone que un incremento de la riqueza regional está correlacionado lineal y positivamente con la inmigración total a sitios locales, por lo cual esta relación permite comparar la riqueza local resultante de diferente inmigración. En esta tesis se evaluó la importancia de la riqueza regional y de la inmigración en la estructuración de la riqueza local de especies vegetales leñosas de la zona mediterránea de Chile. Además se evaluó el supuesto incremento de la inmigración con el aumento de la riqueza regional. Las regiones correspondieron a diferentes formaciones vegetacionales de la zona mediterránea de Chile. La riqueza local correspondió al número de especies presentes en parcelas de 100 m². La inmigración se evaluó a través de un índice que relaciona el número de especies en estado de semilla que fueron nuevas para cada parcela después de un período de 6 meses con la disponibilidad de especies potenciales para inmigrar por parcela. También se analizaron posibles correlaciones entre la variación climática que se produce entre las formaciones y la riqueza regional y local de éstas.

Se encontró que una relación positiva lineal entre riqueza regional e inmigración se ajusta mejor que una asintótica, corroborando el supuesto del análisis. Además, una relación positiva lineal entre riqueza regional y local también se ajustó mejor que una relación asintótica. En consecuencia, es posible concluir que existe un

importante efecto de la inmigración sobre la riqueza local. No se encontró ninguna relación entre las variables climáticas y las riqueza regional y local. Esto último, en conjunto con la homogeneidad ambiental intraregional, sugieren que los ensambles locales de especies leñosas en esta zona de Chile están insaturados. Finalmente, la relación significativa entre riqueza regional y local indica que la variación geográfica de la riqueza local está en definitiva determinada por la riqueza regional que rodea a cada localidad y por lo tanto por los procesos biogeográficos y evolutivos determinantes de la riqueza regional.

SUMMARY

Local species richness is determined by immigration and extinction processes. The relative importance of both processes can be evaluated by the relationship between regional and local richness. This relation assumes that an increment of regional richness is positively correlated with immigration to local sites, therefore, this analysis allow to compare resultant local richness of different immigration. In this thesis I evaluated the importance of regional richness and immigration rates on the structuration of local species richness of woody plant in the mediterranean zone of Chile. Furthermore, I evaluated the assumption of the positive correlation between immigration and regional richness. Regions corresponded to different vegetational formations of mediterranean zone of Chile. Local richness was evaluated as number of species in plots of 100 m². Immigration was evaluated by a index that relation the new species (in seeds) observed per each plot during six months, with the number of species available for immigrate. Also, I correlated climatic variables with local and regional richness per formation. A significative linear and positive relation was observed between regional richness and immigration, thus corroborating the basic assumptions of this analysis. Also, a significative linear positive relation was observed between regional and local richness. In conclusion, there is an important effect of regional richness and immigration on local richness. There was not significative relation between climatic variables and local or regional richness. Considering the environmental homogeneity inside formations, these results suggest that local assemblages of woody plant species are insaturated. Finally, the

significant relationship between regional and local richness indicate that the geographic variation of local richness is controlled by regional richness and therefore by biogeographic and evolutionary processes determining of regional richness.

INTRODUCCION

La diversidad de especies conforma una de las principales variables de investigación en la ecología de comunidades. Si bien su evaluación puede ser elaborada en un gradiente de escalas espaciales según el interés del estudio, en la actualidad se han distinguido al menos una escala local y una regional (Schluter y Ricklefs 1993). La magnitud de cada escala depende del tipo de organismo bajo análisis. En plantas vasculares una escala local ha sido concebida generalmente entre 1 y 10.000 m², mientras que una escala regional superior a los 100.000 m².

Los procesos directos que controlan la diversidad local de plantas vasculares son la inmigración y extinción que ocurran en el sitio local (MacArthur y Wilson 1967, Rosenzweig 1995). La inmigración se refiere en general a la llegada de especies a un sitio en el cual no se encontraban presentes anteriormente (Eriksson 1993). La extinción está dada por la muerte o emigración de todos los individuos de una especie desde el sitio. Así, la riqueza local presente en un sitio y momento determinado es el resultado de la diferencia entre el total de especies inmigradas y extinguidas en el sitio, mientras que el cambio de la riqueza local en el tiempo está dado por las diferencias de tasas de inmigración y extinción (MacArthur y Wilson 1967, Shmida y Wilson 1985, Ricklefs 1987, Eriksson 1993). De acuerdo a estos conceptos, los procesos que afectan la inmigración actúan fuera de los límites de cada sitio local, ya que determinan la llegada de una especie desde la región exterior al sitio, y por lo tanto pueden ser denominados de tipo regional. Los procesos que determinan la mantención o extinción local de una

especie pueden denominarse de tipo local, ya que necesariamente están operando dentro de cada sitio, independiente si también ocurren fuera de éstos (Ricklefs 1987).

En la actualidad, la importancia relativa de la inmigración y extinción en el control de la diversidad local es sujeto de una controvertida discusión. Por una parte, numerosos trabajos han propuesto una gran relevancia de factores locales determinantes de la sobrevivencia y reproducción local, y en definitiva del proceso de mantención y extinción local en la regulación de la diversidad local de especies. Particularmente, han postulado una gran importancia de interacciones bióticas, especialmente de competencia y depredación (e.g. Paine 1966, Cody y Diamond 1975, Huston 1979, Terborgh y Faaborg 1980, Tilman 1982, Connell 1983, Denslow 1987, Pimm 1991, entre otros). También dentro de esta perspectiva se ha postulado la importancia de la disponibilidad de energía en el control de la diversidad local y regional, a través de su efecto sobre la mantención y extinción local de especies (Waide y col. 1999). En consecuencia, esta perspectiva propone la ausencia de restricciones de inmigración, es decir, un incremento de ésta no llevaría a un aumento significativo de la diversidad local. Si esto ocurre principalmente como consecuencia de interacciones bióticas, entonces las comunidades estarían saturadas de especies (Terborgh y Faaborg 1980, Cornell 1993). Por otro lado, otra perspectiva ha considerado a la inmigración y a los procesos regionales que la controlan, tales como dispersión y reproducción intrarregional, como los principales moduladores de la diversidad local (Shmida y Wilson 1985, Auerbach y Shmida 1987, Ricklefs 1987, Cornell y Lawton 1992, Cornell 1993, Palmer y col. 1996, Zobel 1992, 1997). Esta posición propone que las interacciones bióticas o disponibilidad de energía no bastarían para limitar la riqueza local, y que un incremento de la inmigración llevaría

a un aumento significativo de ésta. Por ello además, las comunidades no estarían saturadas. Finalmente, también existen posiciones intermedias que postulan una importancia compartida de la inmigración y extinción, y por lo tanto de procesos locales y regionales (MacArthur y Wilson 1967, Horn y MacArthur 1972, Levin y Paine 1974, Petraitis y col. 1989, Tilman 1994).

Con el fin de evaluar la importancia relativa de los procesos de inmigración y extinción en la estructuración de la riqueza local, se ha propuesto el análisis de la relación entre riqueza regional y local, comparando la riqueza local entre regiones de distinta riqueza total o pool de especies regional (Ricklefs 1987, Cornell y Lawton 1992, Cornell 1993, Zobel 1997). Este enfoque supone que en regiones con mayor riqueza regional se ha producido una mayor inmigración total por sitio local. Esto ocurriría sólo si la estructura de capacidades de dispersión y reproducción de las especies entre regiones es similar (Eriksson 1993). Así, esta relación permite simular el experimento de analizar la riqueza local resultante de diferente inmigración, sólo comparando sitios locales de regiones con diferente riqueza regional (Cornell 1993). A través de esta relación también es posible evaluar la saturación de ensambles locales, para lo cual se requeriría aislar el efecto de interacciones bióticas respecto del efecto de restricciones abióticas (Cornell 1993). Para esto, las regiones debieran poseer un ambiente abiótico interno homogéneo. Regiones de muy alta y diferente variabilidad abiótica interna podrían presentar diferencias de diversidad beta producto de distinto número de hábitats y no por interacciones bióticas (Whittaker 1972, Caley y Schluter 1997). También es recomendable el uso de regiones con similares características abióticas entre sí, o al menos en que la riqueza regional y local de ellas no se encuentren correlacionadas con

un gradiente ambiental interregional. Esto permitiría distinguir más fácilmente el efecto de la riqueza regional e inmigración, respecto del efecto de la variabilidad abiótica sobre la riqueza local (Cornell 1993).

Basándose en estos supuestos, las interpretaciones en cuanto a la importancia de la inmigración y extinción, y de la saturación de ensamblajes locales, son las propuestas por Ricklefs (1987), Cornell y Lawton (1992) y Cornell (1993). Esto es, una relación lineal positiva entre riqueza regional y local (Fig. 1 A), expresaría una alta importancia del proceso de inmigración en determinar la riqueza local y la insaturación de los ensamblajes locales. No obstante, procesos locales pueden estar operando pero tendrían una menor importancia. En la situación extrema, si la relación entre riqueza regional y local es lineal positiva con pendiente igual a uno, implicaría que todas las especies de la región han inmigrado y se han mantenido en cada sitio local, siendo nulo el efecto de procesos locales. Ambas situaciones permitirían inferir que en definitiva los procesos regionales determinantes de la riqueza regional serían los principales controladores de la riqueza local. Por otro lado, una relación positiva asintótica entre riqueza regional y local (Fig. 1B), implicaría una menor importancia de la inmigración, ya que el supuesto aumento de ésta con la riqueza regional no llevaría a un incremento de la riqueza local, sugiriendo la saturación de los ensamblajes locales producto de interacciones bióticas.

El incumplimiento del supuesto de inmigración, es decir, que el aumento de la riqueza regional no esté asociado con un incremento lineal de la inmigración, podría producirse por ejemplo, si las especies de las regiones de mayor riqueza regional poseen menores capacidades de dispersión o reproducción dentro de la región. En este caso, la riqueza regional e inmigración podrían presentar una relación asintótica más que lineal.

De esta forma, las interpretaciones respecto a la importancia relativa de la inmigración y extinción, y de saturación, podrían cambiar drásticamente respecto a lo comúnmente propuesto. Una relación lineal positiva entre riqueza regional y local (Fig. 2 A), no sería consecuencia de una mayor inmigración, sino de una mayor extinción local en regiones con menor riqueza regional producto de importantes procesos locales. Esto podría ocurrir si por ejemplo, aquellas regiones poseen especies competitivamente superiores resultando en una fuerte exclusión competitiva (Cornell y Lawton 1992). No obstante, también existiría el efecto de procesos regionales, pero referidos a las restricciones de dispersión y/o reproducción que determinan la relación asintótica entre riqueza regional e inmigración. Por otra parte, una relación asintótica entre riqueza regional y local (Fig. 2 B), podría deberse al patrón de inmigración y no a la saturación de la riqueza local producto de interacciones bióticas locales. En este caso podrían darse dos situaciones. Primero, que la riqueza local sea menor al número total de especies que han inmigrado a cada sitio local (Fig. 2 B), por lo que existiría una extinción local que disminuye el número de especies del total que ha inmigrado. Segundo, si la inmigración es igual a la riqueza local, la extinción sería igual a cero, y la relación asintótica entre riqueza regional y local estaría determinada sólo por la inmigración y por los procesos regionales de dispersión y/o reproducción que la restringen en regiones de mayor riqueza regional.

El análisis de la relación entre riqueza regional y local puede ser aplicado a cualquier escala espacial. Así, la variación espacial de la riqueza a una escala menor tal como una localidad, puede ser dependiente de la variación espacial de la riqueza que rodea a la localidad, en una escala espacial mayor. Luego, los factores determinantes de

la riqueza de una escala mayor pueden estar indirectamente afectando la riqueza de una escala menor. Cuando la escala mayor alcanza niveles como los de una región biogeográfica, los procesos determinantes de la riqueza a este nivel, tales como dispersión biogeográfica, especiación y extinción regional (Ricklefs 1987, Cornell y Lawton 1992), pueden influir en la variación geográfica de la riqueza local.

Todos los trabajos que relacionan la riqueza regional y local han supuesto que en regiones con mayor pool de especies, la inmigración a sitios locales también es mayor (pero ver Hugueny y Cornell 2000). En estos trabajos se observa la primacía de una relación lineal entre riqueza regional y local (e.g. Cornell 1985, Hugueny y Paugy 1995, Cornell y Karlson 1996, Partel y col. 1996, Caley y Schluter 1997, Griffiths 1997, Hugueny y Cornell 2000), lo cual sugeriría una gran importancia de la inmigración y de la riqueza regional, en la estructuración de la riqueza local de especies, indicando también la insaturación de las comunidades locales. Sin embargo, debido al posible incumplimiento del supuesto de inmigración en los sistemas naturales, trabajos que evalúen la relación entre riqueza regional y local examinando también la inmigración y/o extinción, pueden llegar a conclusiones más determinantes respecto a la importancia de estos procesos sobre la riqueza local.

En esta tesis se evalúa la importancia de la riqueza regional e inmigración en la estructuración de la riqueza local de especies leñosas de la vegetación mediterránea de Chile, a través del análisis de la relación entre riqueza regional y local. Para esto, también se analiza la relación entre riqueza regional e inmigración, con el fin de evaluar la supuesta relación positiva lineal que debiera presentarse entre estas variables en este tipo de análisis, supuesto no evaluado aún empíricamente.

Hipótesis

Debido a que la evidencia empírica muestra una alta importancia de la riqueza regional y con ello de la inmigración en la estructuración de la riqueza local, las hipótesis apuntan en esa dirección:

- Regiones con una mayor riqueza regional de especies debieran presentar una mayor inmigración de especies por sitio local (Fig. 1 A)
- Si se cumple la hipótesis anterior, y si la inmigración es el proceso más importante en determinar la riqueza local de especies, regiones con mayor riqueza regional debieran presentar una mayor riqueza local de especies, es decir las dos variables debieran presentar una relación lineal positiva (Fig. 1 A).

Objetivos

Objetivo general

- Establecer la importancia de la riqueza regional e inmigración en la estructuración de la riqueza local de especies vegetales leñosas de la zona mediterránea de Chile.

Objetivos específicos

- Establecer la relación entre riqueza regional e inmigración de especies a sitios locales.
- Establecer la relación entre riqueza regional y riqueza local de especies.

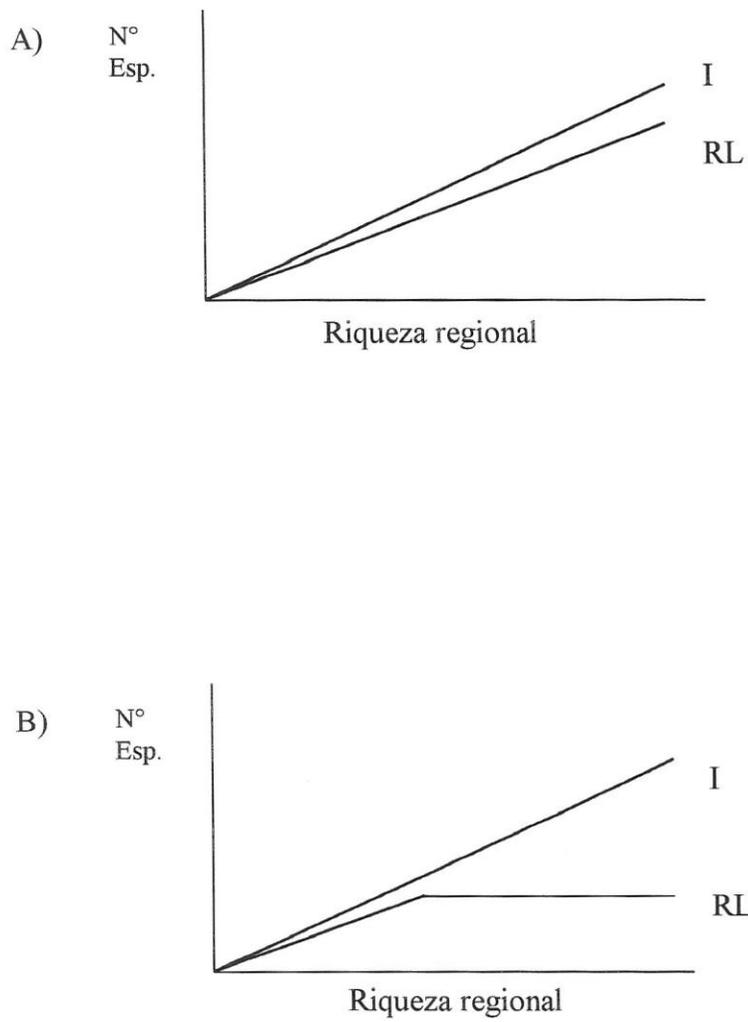


Figura 1. Relaciones entre riqueza regional y riqueza local (RL) considerando un incremento de la inmigración total (I) con la riqueza regional. A) con un incremento proporcional lineal de la riqueza local, B) con una relación asintótica entre riqueza local y regional.

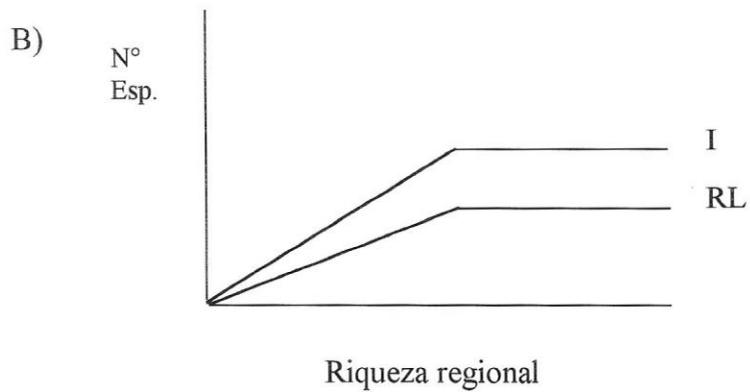
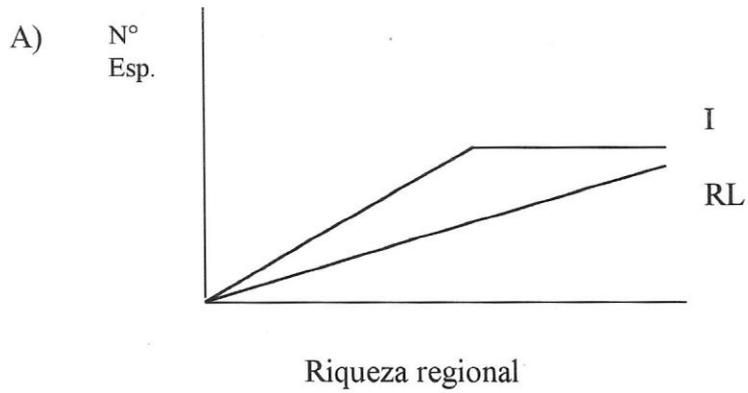


Figura 2. Relaciones entre riqueza regional y riqueza local (RL) considerando una inmigración total (I) asintótica con el aumento de la riqueza regional. A) con un incremento proporcional lineal de la riqueza local, B) con una relación asintótica entre riqueza local y regional.

MATERIAL Y METODOS

Area de estudio

El estudio se realizó en la zona de clima mediterráneo de Chile entre los 31°00' y 37°30' LS. Esta se caracteriza por una estacionalidad climática, marcada por veranos secos y cálidos e inviernos fríos en los cuales se concentra la precipitación (di Castri y Hajek 1976). No obstante, dentro de esta zona existe una importante variación climática dada principalmente por diferencias latitudinales y altitudinales. La zona que abarca este estudio involucra principalmente las subzonas mediterránea semiárida, subhúmeda y húmeda (di Castri y Hajek 1976). La primera se caracteriza por 7 meses áridos y una precipitación entre 400 y 600 mm anuales. La segunda por 5 a 6 meses áridos y una precipitación entre 600 y 900 mm. Finalmente la subzona húmeda se caracteriza por 3 a 5 meses áridos y entre 900 y 1700 mm (di Castri y Hajek 1976).

La zona de clima mediterráneo de Chile presenta una variación geográfica de la riqueza regional de especies de plantas vasculares leñosas, tanto latitudinal como entre las Cordilleras de la Costa y Andes (Arroyo y col. 1995, Villagrán 1995). Esto estaría relacionado principalmente con los cambios climáticos durante las glaciaciones del Pleistoceno (Villagrán 1995). Esta variación permitiría analizar el efecto de la riqueza regional e inmigración sobre la estructuración de la riqueza local de especies vegetales leñosas en esta zona de Chile.

Atendiendo a satisfacer el supuesto de una relativa homogeneidad abiótica interna de las regiones para aislar en cierta medida el efecto de interacciones bióticas como proceso local, las regiones estudiadas correspondieron a diferentes formaciones

vegetacionales que se presentan en esta zona de Chile (Gajardo 1993). Estas formaciones son internamente homogéneas tanto en su clima regional, fisionomía vegetacional como composición de especies dominante, por lo cual son adecuadas para este tipo de análisis. Además, el empleo de las formaciones presentes sólo en la zona mediterránea de Chile permite hasta cierto punto homogenizar el ambiente abiótico entre ellas. A pesar de esto último, las diferencias de distribución latitudinal y altitudinal de estas formaciones determinan diferencias en sus características climáticas (Gajardo 1993).

Según Gajardo (1993), la zona mediterránea presenta 17 formaciones vegetacionales, de las cuales cuatro se emplearon para todos los análisis. Estas formaciones fueron las más representativas de la vegetación mediterránea de Chile y las que presentaron sectores con menor intervención antropogénica. Estas son: Bosque Esclerófilo Andino (BEA), Matorral Esclerófilo Andino (MEA), Bosque Esclerófilo Costero (BEC) y Bosque Caducifolio Montano (BCM). La distribución geográfica de las formaciones vegetacionales se presenta en la Figura 3. La superficie y características climáticas de estas formaciones se muestran en la Tabla 1. La superficie de cada formación corresponde a aquella de tipo potencial (Gajardo 1983). Los valores de cada variable climática corresponden a promedios de curvas de isoclima que atraviesan a cada formación vegetal. Esto se determinó mediante simple observación, en donde se establecieron las curvas de isoclima georeferenciadas presentadas por Santibañez (1993) que pasan por la superficie de cada formación. Las curvas de isoclima corresponden a sectores en donde diferentes variables climáticas se comportan en forma homogénea (Santibañez 1993).

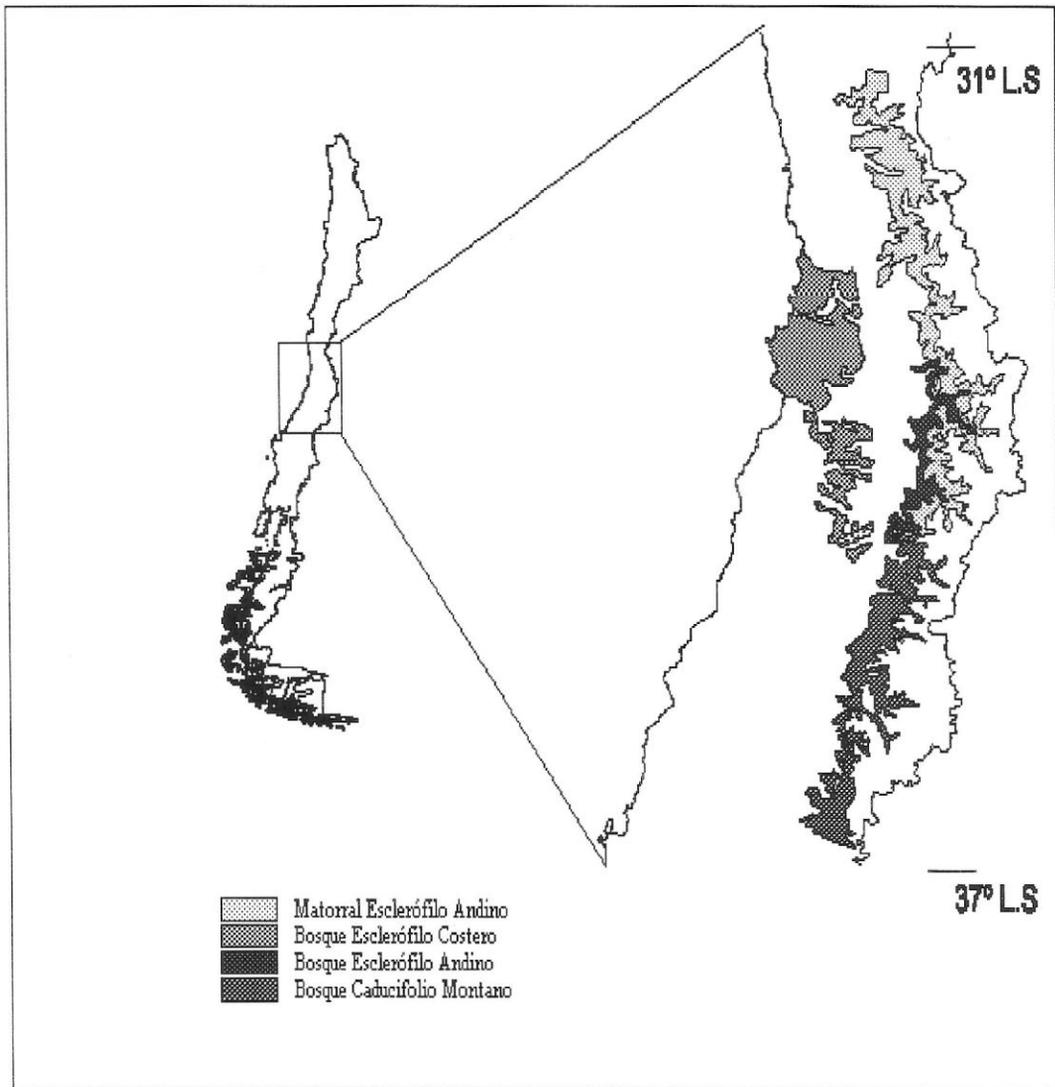


Figura 3. Distribución geográfica de las formaciones vegetacionales empleadas en el estudio dentro de la zona Mediterránea de Chile.

Tabla 1. Características ambientales de las formaciones vegetacionales empleadas en el estudio. ETA: Evapotranspiración Potencial Anual; TME: Temperatura Máxima Promedio de Enero; TNJ: Temperatura Mínima Promedio de Julio.

Formación	Superficie (ha)	Altitud (m.s.n.m.)	Precipitación Anual (mm)	ETA (mm)	TME (°C)	TNJ (°C)
BEC	1.024.506,3	0 - 800	500	1.214	26,2	5,2
MEA	799.762,5	1.400 - 2.000	745	1.025	21,0	-0,6
BEA	307.593,8	700 - 1.300	542	1.225	27,5	4,5
BCM	579.812,5	700 - 1.500	1.433	1.205	26,1	2,1

La formación del Bosque Esclerófilo Costero posee una fisionomía de bosque siempreverde dominado por las especies *Cryptocarya alba*, *Peumus boldus*, *Schinus latifolius*, *Lithrea caustica*, *Quillaja saponaria*, *Myrceugenia obtusa*, *Drimys winteri*, *Luma chequen*, *Adenopeltis serrata* y *Proustia pyrifolia* (Gajardo 1993).

La formación del Matorral Esclerófilo Andino posee una fisionomía de matorral siempreverde con parches boscosos dominado por las especies *Kageneckia angustifolia*, *K. oblonga*, *Colliguaya integerrima*, *Guindilia trinervis*, *Quillaja saponaria*, *Mulinum spinosum*, *Tetraglochin alatum* y *Schinus montanus* (Gajardo 1993).

La formación del Bosque Esclerófilo Andino posee una fisionomía de bosque siempreverde dominado por *Quillaja saponaria*, *Lithrea caustica*, *Cryptocarya alba*, *Colliguaya odorifera*, *Escallonia pulverulenta* y *Azara petiolaris* (Gajardo 1993).

La formación del Bosque Caducifolio Montano posee una fisionomía de bosque mixto dominado por la especie caducifolia *Nothofagus obliqua*, y las siempreverdes *N. dombeyi*, *Aristotelia chilensis*, *Ribes punctatum*, *Sophora macrocarpa*, *Azara petiolaris*, *Persea lingue*, *Lomatia dentata*, *L. hirsuta* y *Drimys winteri* (Gajardo 1993).

Diseño experimental y obtención de la información

El estudio corresponde a un experimento natural (sensu Diamond 1986), en el cual los tratamientos fueron las diferentes riquezas regionales de especies de las formaciones vegetacionales de la zona mediterránea de Chile. Entre estos tratamientos se comparó la inmigración y la riqueza local. En consecuencia, la información necesaria de obtener para llevar a cabo los objetivos consistió en: la riqueza regional de cada formación, la inmigración a sitios locales por formación y la riqueza local de cada formación. Todo el análisis se centró en especies leñosas nativas de la zona mediterránea de Chile.

Riqueza regional

Debido a que las formaciones vegetacionales (regiones) poseen diferentes superficies, algunas tendrían sitios locales separados por mayores distancias que otras. Esto podría afectar la probabilidad de dispersión de especies entre sitios locales sólo por la distancia entre sitios, haciéndola diferente entre regiones. Por otro lado, el número total de especies de cada región también podría aumentar producto de una fuerte relación área-especie. A medida que el tamaño de la región aumenta independiente del tamaño de las localidades, éstas últimas incorporan una proporción decreciente de especies de

regiones más grandes y más ricas (Caley & Schluter 1997). Por esto, el pool de especies regional empleado en el análisis debe corresponder al de un área equivalente entre las formaciones. Para esto, se determinó una relación área-especie para cada formación en base a la información obtenida del muestreo de riqueza local. Es decir, se cuantificó el incremento del número de especies distintas a medida que aumenta el área muestreada (número de parcelas). El modelo utilizado es $S = a + b \cdot \ln(A)$, en donde S es el número de especies, A es el área, y a y b son constantes. Según Palmer (1990) este modelo es el que mejor predice entre los modelos de área-especie, la riqueza de especies vegetales tanto en inter como extrapolaciones. Sin embargo, el orden en que son dispuestas las parcelas podría afectar esta relación, por lo cual, se realizaron 50 ordenaciones aleatorias de las parcelas obteniendo 50 valores del número acumulado de especies para cada valor de área. Finalmente se obtuvo un promedio del número acumulado de especies por cada valor de área, a partir del cual se determinó la relación área-especie. Además, a cada relación área-especie (una por formación) se le incluyó el valor de número de especies total presente en la superficie completa de cada formación. Este valor se determinó a partir de una base de datos de registros de flora georeferenciados. Estos corresponden a puntos de muestreo de flora local distribuidos a través de toda la extensión de la zona mediterránea de Chile. La correspondencia de cada punto de muestreo de flora a una formación determinada, se realizó a través de la sobreposición computacional en el Sistema de Información Geográfica (SIG) Arc-Info versión 8.0, de los puntos de muestreo georeferenciados y los bordes digitalizados de las formaciones. Las formaciones se digitalizaron a una escala de 1:50.000 obtenidas de Gajardo (1983). La base de datos total empleada para la obtención de la riqueza regional contempló

aproximadamente 14.000 registros de especies leñosas de la zona que abarca este estudio. Finalmente, la riqueza regional de cada formación correspondió a la presente en un área de 1.000 ha según la relación área-especie. Este valor se eligió arbitrariamente, pero considerando que es una cantidad suficiente de superficie como para ser considerada de escala regional.

Riqueza local

La riqueza local de las formaciones se determinó a través del muestreo de parcelas de 100 m² (10 x 10 m), en las cuales se registró la composición y número de especies de plantas vasculares leñosas (árboles, arbustos, subarbustos, trepadoras leñosas, rastreras leñosas y parásitas leñosas). En cada formación se levantaron entre 80 y 90 parcelas, las cuales se localizaron en al menos tres puntos geográficos separados por formación (zonas de muestreo) (Figura 4), incluyendo en cada uno un diferente número de parcelas. El número de zonas de muestreo dependió de la posibilidad de encontrar zonas poco alteradas antropogénicamente dentro de cada formación. La ubicación de los puntos geográficos de muestreo fue preferentemente en áreas silvestres protegidas debido a que en ellas existe una mayor probabilidad de encontrar una menor alteración antropogénica. Dentro de cada punto geográfico las parcelas se ubicaron en forma sistemática, en transectos siguiendo un nivel altitudinal, separadas 50 m entre sí. Los detalles de ubicación y número de parcelas por zona en cada formación se presentan en la Tabla 2. Todas las muestras de especies del muestreo de riqueza local se depositaron en herbarios de la U. de Concepción y Museo de Historia Natural de Santiago de Chile.

Tabla 2. Detalle del muestreo de riqueza local e inmigración. ** Zonas con muestreo de inmigración. * Datos de Casassa (1986).

FORMACION	ZONA	LATITUD	LONGITUD	Nº PARC.
Bosque Caducifolio Montano	R.N. Altos de Lircay**	35°35'51"	70°55'59"	40
	Los Queñes**	35°00'01"	70°49'03"	20
	Sierras de Bellavista*	34°52'	70°41'	9
	Termas de Chillán*	36°54'	71°31'	11
				80
Bosque Esclerófilo Andino	R.N. Río Clarillo**	33°43'05"	70°29'51"	52
	Pangal	34°14'42"	70°24'40"	12
	R.N. Río Cipreses**	34°18'24"	70°26'52"	10
		34°18'49"	70°26'37"	10
				84
Matorral Esclerófilo Andino	S.N. Yerba Loca**	33°19'48"	70°19'18"	28
	El Volcán	33°49'30"	70°06'50"	8
	Disputada	33°19'25"	70°21'43"	20
	Las Melosas**	33°52'56"	70°10'57"	24
				80
Bosque Esclerófilo Costero	Aculeo	33°51'18"	70°58'25"	25
	P.N. La Campana-Cajón Grande**	32°58'34"	71°07'29"	30
	P.N. La Campana-Ocoa	32°58'50"	70°50'23"	8
	Dormida	33°03'19"	71°02'50"	7
	Peñuelas**	33°10'26"	71°27'16"	20
				90
Número total de parcelas				334

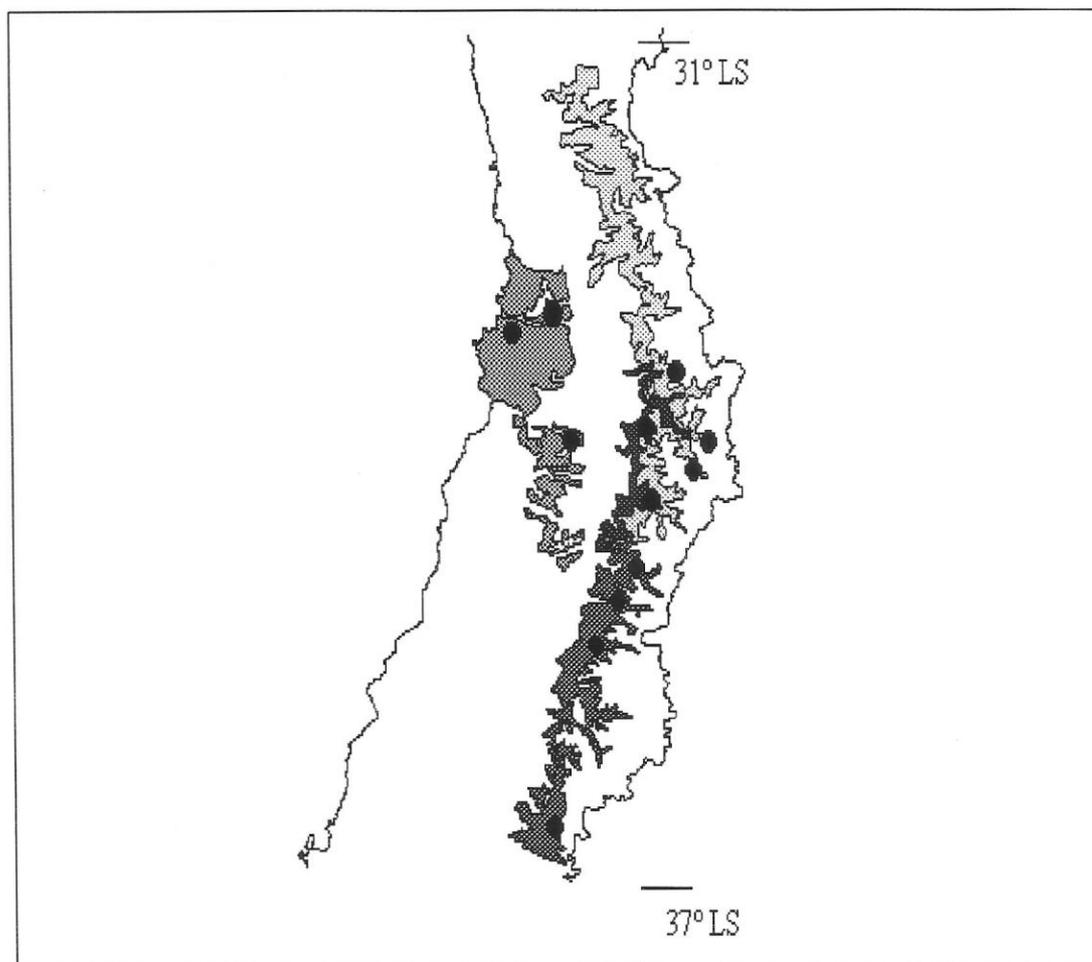


Figura 4. Ubicación de las zonas de muestreo (en puntos negros) de riqueza local en las formaciones vegetacionales.

Inmigración

Si bien el supuesto de inmigración de la relación entre riqueza regional y local indica que en regiones de mayor riqueza regional se habría producido una mayor inmigración total de especies (número total de especies que ha llegado a cada sitio local de una región) (Ricklefs 1987), es posible suponer que esta relación debiera constantemente estarse produciendo. Es decir, que en cualquier período de tiempo, regiones de mayor riqueza regional debieran presentar una mayor inmigración por sitio local. Luego, la evaluación de la tasa de inmigración permitiría examinar este supuesto. Sin embargo, se debe considerar que a medida que las parcelas poseen una mayor proporción de especies del pool regional, existe una menor cantidad de especies nuevas disponibles (potenciales inmigrantes) para acceder a cada parcela. Por ello, se debe construir un índice de tasa de inmigración (ITI), que esté conformado por el número de especies nuevas observadas por parcela, controlado por la probabilidad de inmigración ((riqueza regional - riqueza local)/riqueza regional) de cada parcela:

$$\text{ITI} = \frac{\text{N}^\circ \text{ especies nuevas observadas/ 6 meses/parcela}}{((\text{riqueza regional} - \text{riqueza local})/\text{riqueza regional})}$$

Sin embargo, el valor de probabilidad de inmigración se hace cero cuando la riqueza regional es igual a la local, indefiniendo al ITI. Una alternativa es emplear el complemento de la probabilidad de inmigración:

$$1 - \frac{(\text{riqueza regional} - \text{riqueza local})}{\text{riqueza regional}} = \frac{\text{riqueza local}}{\text{riqueza regional}}$$

No obstante, debido a que la probabilidad de inmigración por parcela está inversamente relacionada con su complemento, el número de especies nuevas observadas por parcela debe ser controlado con el complemento de la probabilidad de inmigración, de manera que ambos presenten una relación inversamente proporcional, y directamente proporcional con el ITI:

$$\text{ITI} = \text{N}^\circ \text{ especies nuevas observadas} \propto (\text{riqueza local}/\text{riqueza regional})$$

Debido a que la simple multiplicación de ambos componentes determinaría que cuando la riqueza local es cero el ITI se hace cero, se sumó una unidad a la riqueza local, quedando la siguiente y definitiva expresión del ITI:

$$\text{ITI} = \frac{\text{NSNO} * (1 + \text{RL})}{\text{RR}}$$

Donde, ITI: Índice de tasa de inmigración

NSNO: Número de especies nuevas observadas/parcela/tiempo

RL: Riqueza local

RR: Riqueza regional

Los valores del ITI varían entre 0 y 1. Cuando $RL=0$, ITI puede tomar el valor de 0 cuando $NSNO=0$, ó de 1 cuando $NSNO=RR$. Cuando $RL=RR$, no existen especies nuevas disponibles para inmigrar, por lo tanto, $NSNO=0$, luego el $ITI=0$.

El periodo del año empleado para evaluar la inmigración fue aquel que abarca desde el fin de la etapa de mayor producción de frutos y semillas, hasta la dispersión de éstas, para las especies de la zona mediterránea en Chile (entre noviembre de 1999 y abril del 2000). En cada formación se marcaron 40 parcelas, divididas en dos zonas geográficas separadas (20 parcelas en cada una). En cada parcela se instalaron dos trampas de semillas ubicadas a nivel del suelo (fuentes de $0,36 \text{ m}^2$ cada una). Si bien el número de especies inmigradas en estas trampas puede ser considerablemente menor al real que podría haber inmigrado en la superficie total de cada parcela, esta estimación permite una comparación relativa de la tasa de inmigración entre las regiones.

Análisis de relaciones entre variables

Todas las relaciones (riqueza regional-inmigración y riqueza regional-riqueza local), se analizaron a través de análisis de regresión, en el cual se ajustó un modelo de regresión lineal ($Y = aX$) y uno de regresión asintótica de tipo cuadrático ($Y = aX+bX^2$). No se incorporó un intercepto en los modelos debido a que cuando la riqueza regional es cero, tanto la inmigración como la riqueza local también debe ser cero (Caley y Schluter 1997). Para determinar el modelo con mejor ajuste se realizó una prueba de F sobre la varianza residual reducida, lo cual determina si la contribución del término cuadrático a la regresión lineal es estadísticamente significativa (Zar 1984).

Finalmente, se examinó la importancia de las diferencias climáticas entre las formaciones en los resultados de la relación entre riqueza regional y local. Estas diferencias climáticas pueden determinar variaciones en la productividad primaria y de la energía disponible en cada formación (Wright 1983). Una mayor energía disponible en un sistema podría permitir la presencia de un mayor número de organismos y por lo tanto de especies (Wright 1983, Currie y Paquin 1987, Currie 1991), aunque existen también relaciones unimodales o negativas entre estas variables (Waide y col. 1999). Según estos últimos autores la relación entre productividad y riqueza de especies de plantas terrestres en comparaciones intercomunitarias (como lo es la comparación entre formaciones) se expresa generalmente de una forma lineal positiva.

Según Currie y Paquin (1987) la evapotranspiración anual es un buen indicador de la productividad, por lo cual podría esperarse una relación positiva lineal entre evapotranspiración anual y riqueza de especies. O'Brien (1998) y O'Brien y col. (2000) relacionan también otras variables climáticas tales como precipitación anual y rango de temperaturas extremas con la riqueza de especies. En consecuencia, la variación de la riqueza regional podría estar ordenada linealmente en la misma dirección que un gradiente climático. En este caso sería difícil separar el efecto del clima y riqueza regional sobre la riqueza local. Para analizar esta posibilidad, se examinó la correlación de las distintas variables climáticas de cada formación (Tabla 1) con la riqueza regional de ellas. Por otro lado, aunque no existiera una relación significativa entre estas variables, la riqueza local también podría estar determinada por la disponibilidad de energía local. Para examinar esta posibilidad también se correlacionaron las variables climáticas de las formaciones con la riqueza local de éstas.

RESULTADOS

Riqueza regional

La riqueza regional de especies de cada formación se presenta en la Tabla 3. En ésta se muestran los modelos de área-especie por formación y el número de especies para una superficie de 1.000 ha y total de la formación. La formación vegetal de mayor riqueza en una superficie de 1.000 ha es la del Bosque Esclerófilo Costero con 137 especies y la de menor riqueza la formación del Matorral Esclerófilo Andino con 95 especies.

La composición de especies de cada formación se presenta en el Apéndice 1.

Tabla 3. Resultados de riqueza regional de especies leñosas por formación. Se muestran los resultados de regresión para la relación área-especie y la riqueza para una superficie de 1000 ha (todos los modelos son significativos con $p < 0,001$).

Formación	R ²	F	Modelo	Riqueza total	Riqueza (1000 ha)
B E C	0,96	2379,52	$S = -43,99 + 11,20 * \ln(A)$	202	137
M E A	0,97	2912,96	$S = -23,68 + 7,34 * \ln(A)$	140	95
B E A	0,94	1285,03	$S = -27,65 + 8,33 * \ln(A)$	142	107
B C M	0,98	3026,75	$S = -23,70 + 9,21 * \ln(A)$	175	124

Inmigración

Los resultados de inmigración en cada formación se presentan en la Tabla 4. La formación con mayor Índice de tasa de inmigración (ITI) es la del Bosque Esclerófilo Costero con una media de 0,038 especies distintas a las ya presentes, caídas en seis meses por parcela. La formación con menor ITI fue el Matorral Esclerófilo Andino con una media de 0,011. La Figura 5 presenta los histogramas de frecuencia del número de especies absoluto inmigrado por parcela para cada formación vegetacional.

Si bien existe una variación de la inmigración entre formaciones (Tabla 4), ésta no es estadísticamente significativa ($F=2,538$; g.l.= 3; $p=0,059$). No obstante, el valor de p obtenido es muy cercano a la significancia estadística de 0,05.

La composición de especies inmigradas por parcela en cada formación se presenta en el Apéndice 2.

Tabla 4. Inmigración en las formaciones vegetacionales. Se muestra el Índice de tasa de Inmigración y el rango del número absoluto de especies nuevas.

Formación vegetacional	N	Índice de tasa de Inmigración		Rango
		Media	D.S.	Nº especies nuevas
B E C	38	0,038	0,056	0 - 3
M E A	38	0,011	0,024	0 - 1
B E A	37	0,026	0,043	0 - 2
B C M	38	0,029	0,048	0 - 2

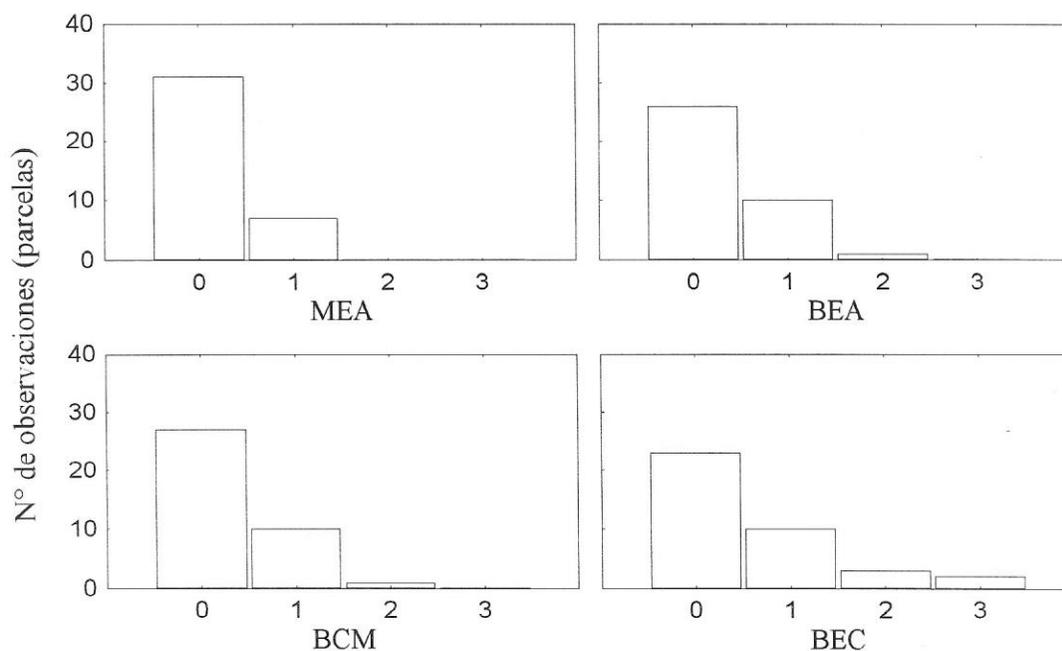


Figura 5. Histograma de frecuencia para el número absoluto de especies inmigradas por parcela para cada formación vegetal. El eje de las abscisas corresponde al número absoluto de especies nuevas en estado de semilla por parcela durante seis meses.

Riqueza local

La riqueza local de especies es mayor en la formación del Bosque Esclerófilo Costero con una media de 9,07 especies por parcela, y menor en el Matorral Esclerófilo Andino con una media de 5,91 especies por parcela (Tabla 5). La Figura 6 muestra los histogramas de frecuencia para los valores de riqueza local de cada formación vegetal.

Las formaciones presentaron diferencias significativas de riqueza local ($F=39,01$; $g.l.=3$; $p<0,01$). Estas diferencias ocurrieron entre las formaciones BEC y MEA, BEC y BEA, MEA y BCM, y entre BEA y BCM (Tabla 6).

La composición de especies por parcela en cada formación vegetal se presenta en el Apéndice 3.

Tabla 5. Riqueza local de las formaciones vegetacionales empleadas en el estudio.

Formación	Riqueza local (Número de especies/parcela)			
	N	Media	D.S.	Rango
B E C	90	9,07	1,84	5 - 14
M E A	80	5,91	2,01	2 - 11
B E A	84	6,61	2,14	3 - 11
B C M	80	8,25	2,53	4 - 13

Tabla 6. Valores de F (test de Tukey HSD para diferente tamaño muestral) para las comparaciones de riqueza local entre pares de formaciones vegetacionales. (*: $p<0,05$; **: $p<0,01$)

	BEC	MEA	BEA
MEA	21,24**		
BEA	21,20**	1,92	
BCM	3,23	21,32**	20,08**

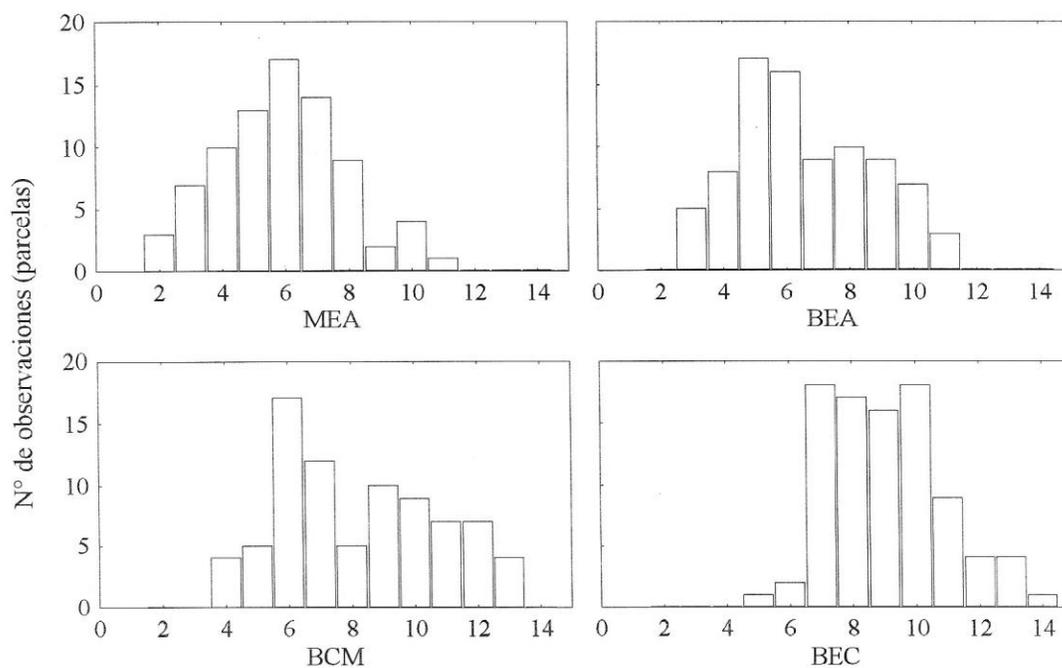


Figura 6. Histograma de frecuencia para los valores de riqueza local (N° de especies por parcela) para cada formación vegetacional. El eje de las abscisas corresponde al número de especies por parcela o riqueza local.

Relación entre riqueza regional e inmigración

Al relacionar la riqueza regional con la inmigración (Figura 7), el modelo de regresión lineal fue estadísticamente significativo ($F=54,79$; $g.l.=150$; $p<0,001$). Por su parte, el modelo cuadrático también fue estadísticamente significativo ($F=28,50$; $g.l.=150$; $p<0,001$), pero sin embargo el término cuadrático no contribuyó significativamente a la regresión lineal ($F=2,50$; $p=0,12$). La Tabla 7 muestra los parámetros de los modelos de relación entre riqueza regional e inmigración y sus niveles de ajuste.

Tabla 7. Valores de regresión para los modelos de relación entre riqueza regional e inmigración.

Modelo	Ecuación	R ²
Modelo lineal	$Y = 0,00023 X$	0,268
Modelo cuadrático	$Y = - 0,0002 X + 0,000003 X^2$	0,280

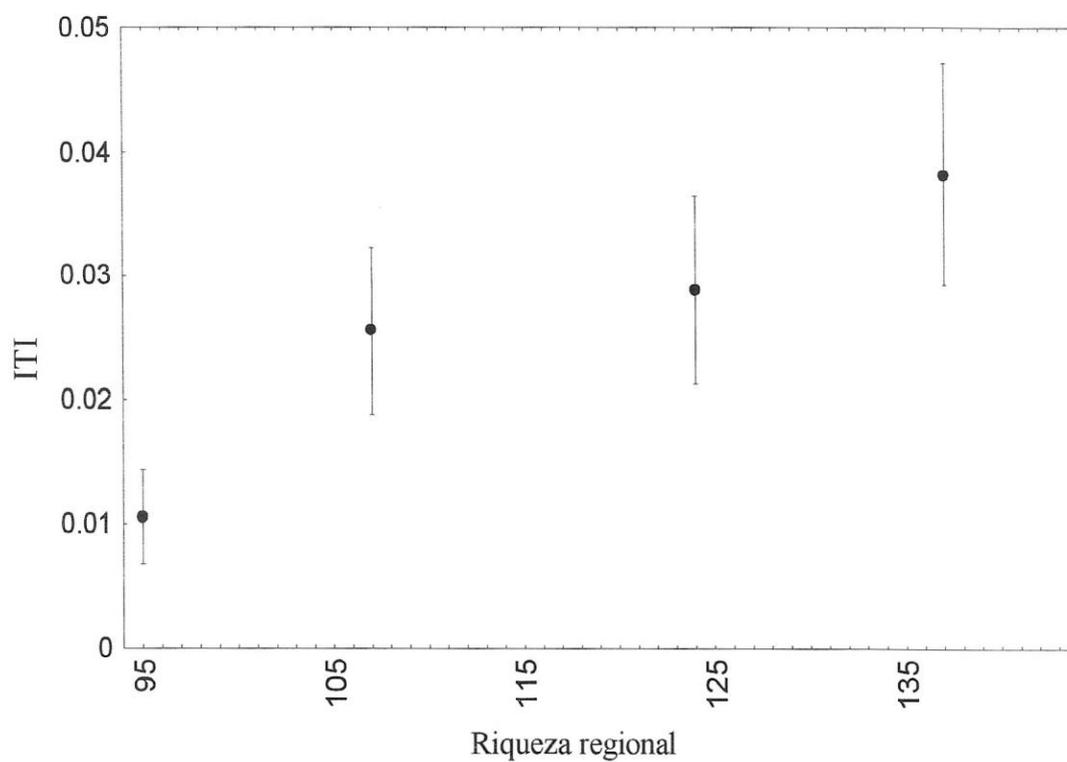


Figura 7. Relación entre riqueza regional y el Índice de tasa de Inmigración (ITI). Se muestra la media y error estándar por formación vegetacional.

Relación entre riqueza regional y riqueza local

La relación entre riqueza regional y riqueza local de especies leñosas (Figura 8) muestra un ajuste significativo a un modelo lineal ($F=4204,217$; $N=334$; $p<0,001$). Por su parte, al ajustar un modelo cuadrático, éste también es estadísticamente significativo ($F=2119,221$; $N=334$; $p<0,01$), sin embargo el término cuadrático no contribuye significativamente a la regresión ($F=3,407$; $p=0,066$). En consecuencia, la relación entre riqueza regional y local se ajusta mejor a un modelo lineal que a uno cuadrático. Los modelos y niveles de ajuste se presentan en la Tabla 8.

Tabla 8. Valores de regresión para los modelos de relación entre riqueza regional y local.

Modelo	Ecuación	R ²
Lineal	$Y = 0,065 X$	0,927
Cuadrático	$Y = 0,05 X - 0,00012 X^2$	0,927

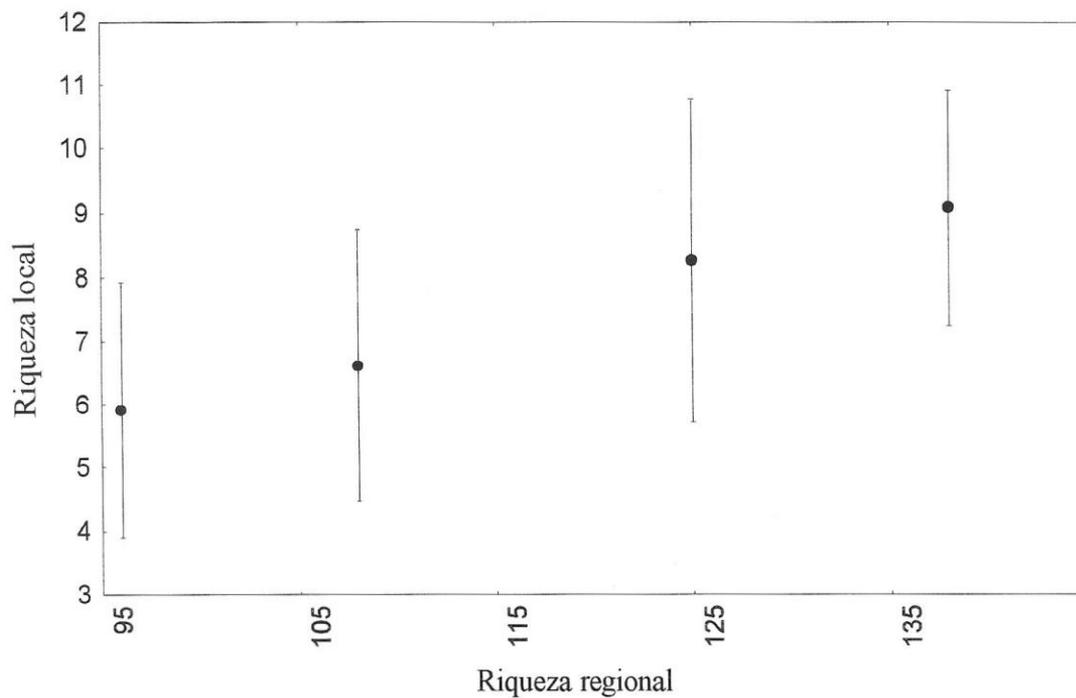


Figura 8. Relación entre riqueza regional y local de especies vasculares leñosas en la vegetación mediterránea de Chile. Se muestran la media y desviación estándar por formación vegetacional.

Relación entre clima y riqueza regional y local.

No se observó ninguna correlación significativa de tipo lineal entre las variables climáticas y las riqueza regional y local (Tabla 9). Si bien algunos valores del coeficiente de correlación son altos, ninguno es estadísticamente significativo.

Tabla 9. Coeficientes de correlación y valores de p entre las variables climáticas y las riquezas regional y local de las formaciones vegetacionales (Pp: precipitación anual media, ETA: Evapotranspiración potencial, TME: Temperatura media máxima de enero, TMJ: Temperatura media mínima de julio).

Variables climáticas	Riqueza de especies			
	Regional		Local	
	r	p	r	p
Pp	0,10	0,91	0,17	0,82
ETA	0,71	0,29	0,67	0,33
TME	0,60	0,40	0,56	0,45
TMJ	0,69	0,31	0,62	0,38

DISCUSION

La variación espacial de la riqueza de especies vegetales leñosas de sitios locales en la zona mediterránea de Chile está positiva y linealmente relacionada con la riqueza de especies total que se presenta en la región a la cual los sitios pertenecen. La débil pero significativa relación positiva lineal entre riqueza regional e inmigración indica que la relación entre riqueza regional y local estaría dada por la mayor inmigración que se produce en los sitios locales de regiones de mayor riqueza regional. En consecuencia, los resultados sugieren que la inmigración de especies sería un proceso limitante para la riqueza local, en donde, una mayor inmigración llevaría a un incremento significativo de la riqueza local. Esto implicaría que el proceso de inmigración sería más importante respecto al de extinción/mantención, para la estructuración de la riqueza local, y por lo tanto, que los ensamblajes locales de especies leñosas de la vegetación mediterránea de Chile están insaturados.

Estas últimas conclusiones son válidas para el rango de variación de la riqueza regional empleado. Es decir, es posible que valores más altos de riqueza regional no conlleven un incremento proporcional de la riqueza local. Esto requeriría un análisis adicional, incorporando regiones de la zona mediterránea de Chile que posean una aún mayor riqueza regional. No obstante, es necesario determinar primero si éstas existen. Sin embargo, al menos para el rango de riqueza regional estudiado, los ensamblajes locales estarían principalmente controlados por la inmigración e insaturados. Por otro lado, el rango de riqueza regional empleado también podría haber sido pequeño como para determinar diferencias significativas de inmigración entre regiones, a pesar de la

significativa relación positiva lineal con la riqueza regional. No obstante, la ausencia de diferencias de inmigración entre regiones también puede deberse al bajo número de especies inmigradas encontradas en general en todas las regiones, como consecuencia ya sea del reducido tiempo de muestreo de la inmigración, y/o de un bajo número de trampas de semillas por parcela dispuesto para captar la inmigración en este período de tiempo. A pesar de esto, la metodología empleada fue suficientemente robusta para corroborar el supuesto del incremento de la inmigración con el aumento de la riqueza regional. Esto además indica que la relación entre riqueza regional y local es una metodología eficiente para simular, a través de un experimento natural, la adición de nuevas especies a sitios locales y con ello diferentes tratamientos de inmigración total. Esto en definitiva permite, con un buen nivel de certeza, evaluar la importancia de la inmigración en la estructuración de la riqueza local y la saturación de ensambles locales de plantas, especialmente cuando son controladas la heterogeneidad ambiental intra e interregional. Respecto a esto último, la homogeneidad ambiental interna de las regiones fue en cierta medida controlada a través del empleo de formaciones vegetacionales homogéneas como regiones. La variación ambiental interna sería baja y similar entre las formaciones. Además se examinó la relación entre la variación climática entre formaciones y la riqueza regional y local, no encontrándose ninguna correlación lineal significativa. Esto podría deberse a la baja variación de las distintas variables climáticas analizadas entre las formaciones. Sólo la precipitación presentó una importante variación, siendo considerablemente mayor en la formación del Bosque Caducifolio Montano. En consecuencia, las diferencias de distribución y clima entre las formaciones no son relevantes para la variación de la riqueza regional y local entre ellas. Latham y

Ricklefs (1993) tampoco encuentran relación entre disponibilidad de energía, evaluada a través de la evapotranspiración, y riqueza regional de especies arbóreas en comparaciones intercontinentales y latitudinales, proponiendo que la disponibilidad de energía y productividad serían más importantes en la estructuración de la variación de la riqueza local.

Otra variable que podría haber afectado la relación entre riqueza regional y local es el impacto antropogénico de las regiones (Aschmann y Bahre 1977). Una correlación entre alteración de la vegetación por impacto humano y la riqueza regional entre formaciones podría hacer difícil distinguir el efecto de estas variables sobre la riqueza local. Sin embargo, la elección de las zonas de muestreo dentro de cada formación fue tal de considerar aquellas visualmente menos intervenidas. En consecuencia, es probable que el impacto humano de las zonas de muestreo sea bajo, sin variación significativa entre regiones, y menos aún que exista un gradiente de impacto antrópico en el mismo sentido que la variación de la riqueza regional y local. Por lo tanto, este factor no sería importante en las diferencias de riqueza local entre las formaciones.

En consecuencia, la ausencia de una relación importante entre riqueza regional, variación climática e impacto humano, permite aislar en cierta medida el efecto de la riqueza regional e inmigración sobre la variación de la riqueza local.

La mayoría de los trabajos que relacionan la riqueza regional y local han encontrado una relación lineal entre ellas. Sin embargo, se ha postulado que taxa carnívoros, frugívoros, y de niveles tróficos productores debieran competir más fuertemente que por ejemplo taxa herbívoros (Slobodkin y col. 1967). Por lo tanto, si los patrones de saturación de comunidades son principalmente consecuencia de exclusión

competitiva, taxa más competitivos debieran presentar una relación asintótica entre riqueza regional y local. Esto en general ha sido observado en diferentes grupos taxonómicos, aunque con excepciones (Cornell y Karlson 1997). Sin embargo, muy pocos trabajos de este tipo han sido realizados en plantas vasculares. Sólo los trabajos de Partel y col. (1996) y Caley y Schluter (1997) analizan la relación entre riqueza regional y local en plantas vasculares, encontrando en ambos una relación lineal. En consecuencia, esta tesis aporta un nuevo caso donde la riqueza local de taxa supuestamente fuertemente competitivos, se encontraría insaturada y por lo tanto donde la competencia y otras interacciones bióticas serían menos relevantes en la estructuración de la riqueza local.

Ya varios trabajos han propuesto teóricamente la importancia de la inmigración en la estructuración de la riqueza local (MacArthur y Wilson 1967, Horn y MacArthur 1972, Eriksson 1993, Tilman 1994, Palmer y col. 1996, Zobel 1997,), mientras que otros, si bien no analizando la relación riqueza regional-local, han demostrado empíricamente la alta importancia de este proceso en la estructuración de la riqueza local en plantas (e.g. Gross y Werner 1982, Matlack 1994, Robinson y col. 1995, Tilman 1997, Hubbell y col. 1999, ver Turnbull y col. 2000 para revisión). No obstante, Tilman (1997) determinó que la competencia, si bien no es la principal limitante de la riqueza local, siempre puede jugar algún rol en la estructuración de ensamblajes locales.

Otros resultados relevantes observados, son, por un lado, que los sitios locales de todas las formaciones vegetacionales analizadas poseen una riqueza menor a la presente en el pool regional de cada formación. Esto se expresa en que la pendiente de la relación entre riqueza regional y local sea menor a uno (0,065). Por otro lado, se observó una

variación de la riqueza local que no es explicada por la riqueza regional (7,3%), estando parte de ésta determinada por la variación intraregional de la riqueza local. Estos patrones podrían ser generados tanto por restricciones de inmigración intraregional como por extinción local. La variación intrarregional de la inmigración observada, sugiere la existencia de restricciones de dispersión y/o reproducción determinando la limitación de la inmigración de algunas especies a una proporción de sitios locales por región. Sin embargo, otro factor afectando la inmigración podría ser la escala local utilizada. Una menor escala local respecto de la regional reduce la probabilidad de inmigración de cada especie a sitios locales. Por otra parte, la menor riqueza local respecto de la potencial regional y variación no explicada de la riqueza local también pueden ser consecuencia de procesos de extinción local. Esta podría estar dada tanto por restricciones de condiciones abióticas, como por interacciones bióticas. Si bien cada región posee una extensión latitudinal y altitudinal, la homogeneidad vegetacional de éstas, tanto fisionómica como composicional, permite suponer una alta homogeneidad climática interna, al menos respecto a patrones generales de precipitación y temperatura. En consecuencia, el efecto de condiciones físicas abióticas sobre la variación intrarregional de la riqueza local debiera ser bajo. Luego, de existir extinción local, estaría determinada principalmente por interacciones bióticas (Cornell 1993, Caley y Schluter 1997). Es conocido que en esta zona de Chile existen fuertes diferencias vegetacionales producto de una alta variación espacial de la disponibilidad de agua en el suelo, ya sea como consecuencia de la distancia a cursos de agua, o por efecto de la exposición a los rayos solares (Armesto y Martínez 1978). También son frecuentes extensivos períodos de sequía (Santibañez 1993). En consecuencia, el agua podría ser un

importante recurso limitante para la vegetación en esta zona y así la competencia por este recurso podría estar determinando alguna reducción o extinción de parte del total de especies que inmigra por sitio local. En otros sistemas, la disponibilidad de agua también ha demostrado jugar un importante rol en la estructuración de la riqueza local de especies (e.g. Tilman y El Haddi 1992). Finalmente, cabe mencionar que no es posible descartar probables extinciones locales producto de condiciones abióticas, productividad local y alteraciones antrópicas, pudiendo éstas influir en la variación no explicada de la riqueza local.

La ocurrencia de extinción local por interacciones bióticas sugeriría que los ensambles locales de plantas leñosas de esta zona de Chile podrían pertenecer a comunidades interactivas, por lo cual la estructuración de la riqueza local podría ajustarse a un modelo de heterogeneidad espacio-temporal según la clasificación de Cornell y Lawton (1992) y Cornell (1993), específicamente a un modelo de "lotería" (Sale 1977) o a uno de "camino azaroso" (Hubbell 1979). Esto implicaría que la riqueza de los ensambles locales estaría principalmente determinada por la inmigración, y que la composición y abundancia relativa de las especies serían inestables y estocásticas. Los límites para la riqueza local estarían determinados principalmente por el número de individuos que espacialmente pueden sostener los sitios locales, en este caso una superficie de 100 m² (Cornell y Lawton 1992).

Por otro lado, si bien el análisis de la relación entre riqueza regional y local puede ser considerado como una metodología para evaluar la importancia de la inmigración en la estructuración de la riqueza local (Cornell y Lawton 1992, Cornell 1993), también indica que si la variación geográfica de la riqueza local está relacionada

con la riqueza regional, entonces los procesos determinantes de ésta última están afectando indirectamente a la riqueza local (Ricklefs 1987). La variación de la riqueza regional, al igual que la riqueza local está controlada tanto por procesos determinantes de la inmigración como de extinción a escala regional (Rosenzweig 1995). En esta mayor escala espacial, diferencias de inmigración pueden estar dadas tanto por diferentes tasas de especiación como de dispersión biogeográfica interregional (Ricklefs 1987, Cornell y Lawton 1992, Cornell 1993, Zobel 1992, Rosenzweig 1995, Whittaker y Field 2000). La mantención de una especie a una escala regional estaría principalmente dada por la disponibilidad de energía y por lo tanto condiciones climáticas más que por interacciones bióticas (Cornell y Lawton 1992, Cornell 1993).

En los últimos años se ha generado una importante discusión respecto a si la riqueza regional es determinada más por las condiciones climáticas actuales (Currie & Paquin 1987, Currie 1991, Francis & Currie 1998) o por eventos históricos (Latham & Ricklefs 1993, Ricklefs et al. 1999). Los primeros aluden principalmente a una mayor importancia de la mantención y extinción regional, determinada por las condiciones del clima actual. La segunda visión incorporaría un efecto tanto de la historia de inmigración (por especiación o dispersión) como de extinción regional generada por el clima pasado. La distribución de la flora de esta zona de Chile corresponde a aquella resultante de la dispersión post-glacial, ajustada a la variación temporal del clima, y cuya estructuración espacial definitiva no se extiende más allá de mediados del Holoceno (Villagrán 1995). Estos importantes procesos ocurridos en los últimos 15.000 años sugieren que eventos históricos podrían ser los principales determinantes de la variación de la riqueza regional. Sin embargo, es posible que en algunos casos, diferencias de las

condiciones climáticas actuales sean las responsables de las variaciones de riqueza regional. Por ejemplo, la menor riqueza regional de la formación del Matorral Esclerófilo Andino respecto de todas las demás formaciones, se debería principalmente a las fuertes restricciones climáticas actuales de esa formación dadas por su distribución en elevadas altitudes, que no permiten la sobrevivencia de muchas especies esclerófilas leñosas de los pisos altitudinales inferiores (Bosque Esclerófilo Andino). Es ampliamente aceptado que ambientes de gran altitud son en general restrictivos para especies de formas de vida arbórea y arbustiva (Stephenson 1990). Además, es poco probable que restricciones de dispersión entre esta formación y las de pisos altitudinales inferiores sean determinantes de sus diferencias de riqueza regional por ser aledañas espacialmente. En este caso, la menor riqueza regional de la formación de mayor altitud se debería más a condiciones del clima actual. Por otra parte, la mayor riqueza regional del Bosque Esclerófilo Costero que el Bosque Esclerófilo Andino podría deberse a que muchas especies costeras no han alcanzado la zona andina posterior al retiro glacial por restricciones de dispersión biogeográfica histórica. Además, las similares condiciones climáticas de ambas formaciones (Tabla 1) sugieren que restricciones climáticas actuales no serían relevantes en sus diferencias de riqueza regional. La mayor riqueza del Bosque Caducifolio Montano respecto las formaciones del Bosque y Matorral Esclerófilo Andino se debería principalmente al aumento latitudinal de la humedad que permitiría la presencia de especies afines a los bosques templados del sur de Chile, además de algunas especies esclerófilas tolerantes a ambientes más fríos. Finalmente, la mayor riqueza regional del Bosque Esclerófilo Costero que el Bosque Caducifolio Montano, podría deberse a una mayor tasa de especiación de la flora esclerófila (Arroyo y col.

1995). En conclusión, es difícil generalizar respecto de la importancia de factores históricos y presentes en la estructuración de la riqueza regional actual. En esta tesis se postula que sólo analizando comparaciones particulares de regiones se podría llegar a establecer la importancia de ambos tipos de procesos en la estructuración de la riqueza regional y con ello de la riqueza local de especies.

CONCLUSIONES

La relación entre riqueza regional e inmigración observada indica que esta metodología es eficiente para evaluar la importancia de la inmigración y la saturación de comunidades locales, especialmente cuando existe una homogeneidad ambiental intra e interregional.

Los resultados encontrados sugieren que los ensambles locales de especies leñosas de la zona mediterránea de Chile están principalmente controlados por la inmigración total que ha ocurrido en cada sitio local, y que éstos se encuentran insaturados de especies, al menos para el rango de riqueza regional analizado.

BIBLIOGRAFIA

- Armesto, J. y J. Martínez. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66:881-889.
- Arroyo, M.T.K., L. Cavieres, C. Marticorena y M. Muñoz. 1995. Convergence in the Mediterranean Floras in Central Chile and California: Insights from Comparative Biogeography. En Arroyo, M., P. Zedler, M. Fox, eds. *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia*. Springer-Verlag, New York.
- Aschmann, H. y C. Bahre. 1977. Man's impact on the wild landscape. En: Mooney, H., ed. *Convergent Evolution in Chile and California: Mediterranean Climate Ecosystems*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg.
- Auerbach, M. y A. Shmida. 1987. Spatial scale and the determinants of plant species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 2:238-242.
- Caley, M. y D. Schluter. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78:70-80.
- Connell, J. 1983. On the prevalence and relative importance of interespecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, 122:661-696.
- Cornell, H. 1985. Species assemblages of cynipid gall wasps are not saturated. *American Naturalist*, 126:565-569.
- Cornell, H. 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. En: Ricklefs R., D. Schluter eds.

- Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. University of Chicago Press, USA.
- Cornell, H. y J. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61:1-12.
- Cornell, H. y R. Karlson. 1996. Species richness of reef-building corals determined by local and regional processes. *Journal of Animal Ecology*, 65:233-241.
- Currie, D. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist* 137:27-49.
- Currie, D. y V. Paquin. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329: 326-327.
- Denslow, J. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- Diamond, J. 1986. Overview laboratory experiments, field experiments and natural experiments. En: Diamond, J & T. Case eds. *Community Ecology*. Harper & Row, Publ. New York.
- Eriksson, O. 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos* 68:371-374.
- Gajardo, R. 1983. *Sistema Básico de Clasificación de la Vegetación Nativa de Chile*. Facultad de Ciencias Agrarias, Veterinarias y Forestales, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Gajardo, R. 1993. *La Vegetación Natural de Chile. Clasificación y Distribución Geográfica*. Editorial Universitaria, Chile.

- Griffiths, D. 1997. Local and regional species richness in North American lacustrine fish. *Journal of Animal Ecology*, 66:49-56.
- Gross, K. y P. Werner. 1982. Colonizing abilities of biennial plant species in relation to ground cover: implications for their distribution in a successional sere. *Ecology*, 63:921-931.
- Horn, H. y R. MacArthur. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology*, 53:749-752.
- Hubbell, S. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.
- Hubbell, S., R., Foster y S. Obrien. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554-557.
- Hugueny, B. y D. Paugy. 1995. Unsaturated fish communities in African rivers. *American Naturalist* 146:162-169.
- Hugueny, B. y H. Cornell. 2000. Predicting the relationship between local and regional species richness from a patch occupancy dynamics model. *Journal of Animal Ecology* 69: 194-200.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113:81-101.
- Latham, R. y R. Ricklefs. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forest: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos* 67:325-333.
- Levin, S. y R. Paine. 1974. Disturbance, patch formation and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 71:2744-2747.

- MacArthur, R. y E. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Matlack, G. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology*, 75:1491-1502.
- O'Brien, E. 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25:379-398.
- O'Brien, E., R. Field y R. Whittaker. 2000. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos* 89:588-600.
- Palmer, M. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71:1195-1198.
- Palmer, M., J. Allan y C. Butman. 1996. Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, 11:322-326.
- Pärtel, M., M. Zobel y E. van der Maarel. 1996. The species pool and its relation to species richness – evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, 75:111-117.
- Petraitis, P., R. Latham y R. Niesenbaum. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology*, 64:393-418.
- Pimm, S. 1991. *The balance of nature?* University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Ricklefs, R. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235:337-359.

- Robinson G., J. Quinn y M. Stanton. 1995. Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology*, 76:786-794.
- Rosenzweig, M. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Sale, P. 1977. Maintenance of high diversity in a coral reef fish communities. *American Naturalist* 111:337-359.
- Santibañez, F. 1993. *Atlas Agroclimático de Chile*. Ministerio de Agricultura, Fondo de Investigación Agraria, CORFO.
- Schluter, D. y R. Ricklefs. 1993. *Species Diversity: An Introduction to the Problem*. En: Ricklefs R. y D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, USA.
- Shmida A. y M. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12:1-20.
- Stephenson, N. 1990. Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *American Naturalist* 135:649-670.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, USA.
- Tilman, D. y A. El Haddi. 1992. Drought and biodiversity in grasslands. *Oecologia* 89: 257-264.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75:2-16.
- Tilman, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78:81-92.

- Terborgh J. y J. Faaborg. 1980. Saturation of bird communities in the west indies. *American Naturalist*, 116:178-195.
- Turnbull, L., M. Crawley y M. Rees. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88:225-238.
- Villagrán, C. 1995. Quaternary History of the Mediterranean Vegetation of Chile. En Arroyo M.,P. Zedler, M. Fox, eds. *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia*. Springer-Verlag, New York.
- Waide, R., M. Willing, C. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S. Dodson, G. Juday y R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematic* 30:257-300.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21:213-251.
- Whittaker, R. J. y R. Field. 2000. Tree species richness modelling: an approach of global applicability?. *Oikos* 89:399-402.
- Wright, D. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41:496-506.
- Zar, J. 1984. *Biostatistical Analysis*. Second Edition, Prentice-Hall, INC. New Jersey, USA.
- Zobel, M. 1992. Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, 65:314-320.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence?. *Trends in Ecology and Evolution*, 12:266-269.

Apéndice 1. Composición total de especies por formación vegetacional para el área completa de éstas.

ESPECIE	MEA	BEA	BEC	BCM
ACACIA CAVEN		1	1	
ACRISIONE CYMOSA			1	
ACRISIONE DENTICULATA		1	1	1
ADENOPELTIS SERRATA			1	
ADESMIA AEGICERAS	1		1	
ADESMIA BALSAMICA			1	
ADESMIA BRACTEATA	1			
ADESMIA COLINENSIS	1			
ADESMIA CONCINNA				1
ADESMIA CONFUSA	1	1	1	
ADESMIA DESSAUERI	1			
ADESMIA GRACILIS	1	1		
ADESMIA HIRSUTA				1
ADESMIA HORRIDA	1			
ADESMIA LOUDONIA			1	
ADESMIA MICROPHYLLA			1	
ADESMIA PEDICELLATA	1			
ADESMIA PHYLLOIDEA	1		1	
ADESMIA PINIFOLIA	1			
ADESMIA PIRIONII			1	
ADESMIA RENJIFOANA	1			
ADESMIA TRIJUGA	1			
ADESMIA USPALLATENSIS	1			
ADESMIA VISCOSA	1		1	
ADESMIA ZOELLNERI			1	
AEXTOXICON PUNCTATUM				1
AGERATINA GLECHONOPHYLLA		1	1	
ANARTHROPHYLLUM ANDICOLA				1
ANARTHROPHYLLUM CUMINGII	1	1		1
ANARTHROPHYLLUM GAYANUM	1	1		
ANISOMERIA LITTORALIS	1		1	
ARISTEGUIETIA SALVIA		1	1	
ARISTOTELIA CHILENSIS	1	1	1	1
ATRIPLEX REPANDA	1			
AUSTROCEDRUS CHILENSIS		1		1
AVELLANTA BUSTILLOSII			1	
AZARA ALPINA				1
AZARA CELASTRINA			1	1
AZARA DENTATA	1	1	1	1
AZARA INTEGRIFOLIA			1	1
AZARA PETIOLARIS	1	1	1	1
AZARA SERRATA		1	1	1
BACCHARIS CONCAVA			1	
BACCHARIS CONFERTIFOLIA			1	
BACCHARIS GAYANA			1	
BACCHARIS LINEARIS	1	1	1	
BACCHARIS MACRAEI		1	1	
BACCHARIS MAGELLANICA				1
BACCHARIS NEAEI		1		1
BACCHARIS OBOVATA	1	1	1	1
BACCHARIS PANICULATA	1	1	1	
BACCHARIS PILCENSIS				1
BACCHARIS POEPPIGIANA	1			1
BACCHARIS RACEMOSA		1	1	
BACCHARIS RHOMBOIDALIS	1	1	1	1
BACCHARIS SAGITTALIS	1	1	1	1
BACCHARIS SALICIFOLIA	1	1	1	1
BACCHARIS VERNALIS		1	1	
BAHIA AMBROSIOIDES			1	
BEILSCHMIEDIA BERTEROANA			1	
BEILSCHMIEDIA MIERSII		1	1	
BERBERIS ACTINACANTHA	1	1	1	1
BERBERIS CHILENSIS	1	1	1	1
BERBERIS CONGESTIFLORA				1

BERBERIS DARWINII				1
BERBERIS EMPETRIFOLIA	1	1		1
BERBERIS GLOMERATA	1			1
BERBERIS HORRIDA		1	1	1
BERBERIS MICROPHYLLA				1
BERBERIS MONTANA	1		1	1
BERBERIS ROTUNDIFOLIA				1
BERBERIS VALDIVIANA				1
BLEPHAROCALYX CRUCKSHANKSI			1	1
BRIDGESIA INCISIFOLIA		1	1	
BUDDLEJA GLOBOSA	1	1	1	1
CAESALPINIA SPINOSA			1	
CALCEOLARIA AMBIGUA		1		
CALCEOLARIA ANDINA	1	1	1	
CALCEOLARIA DENTATA		1		1
CALCEOLARIA GLABRATA	1	1	1	1
CALCEOLARIA HYPERICINA	1	1	1	1
CALCEOLARIA INTEGRIFOLIA				1
CALCEOLARIA PUBESCENS			1	
CALCEOLARIA RUPICOLA		1		
CALCEOLARIA SEGETHII	1	1		
CALCEOLARIA SESSILIS			1	
CALCEOLARIA THYRSIFLORA	1	1	1	1
CARICA CHILENSIS			1	
CESTRUM PARQUI		1	1	1
CHAETANTHERA GLANDULOSA	1	1	1	
CHILIOTRICHUM ROSMARINIFOLIUM				1
CHUQUIRAGA OPPOSITIFOLIA	1	1	1	1
CHUQUIRAGA ULICINA	1			
CHUSQUEA COLEU				1
CHUSQUEA CUMINGII		1	1	1
CHUSQUEA MACROSTACHYA		1		
CHUSQUEA PARVIFLORA			1	
CHUSQUEA QUILA				1
CISSAROBRIION ELEGANS	1			
CISSUS STRIATA		1	1	1
CITRONELLA MUCRONATA		1	1	1
COLLETIA HYSTRIX	1	1	1	1
COLLETIA SPINOSA	1	1	1	
COLLETIA ULICINA			1	1
COLLIGUAJA DOMBEYANA	1	1		1
COLLIGUAJA INTEGERRIMA	1			1
COLLIGUAJA ODORIFERA		1	1	
COLLIGUAJA SALICIFOLIA	1	1		
CORDIA DECANDRA	1			
CORIARIA RUSCIFOLIA			1	1
CORYNABUTILON CERATOCARPUM	1	1		
CORYNABUTILON VITIFOLIUM			1	1
CRINODENDRON PATAGUA		1	1	
CRYPTOCARYA ALBA		1	1	1
DASYPHYLLUM EXCELSUM			1	
DESFONTAINIA SPINOSA			1	
DESMARIA MUTABILIS				1
DIOSTEA JUNCEA	1	1		1
DIPLOLEPIS MENZIESII			1	1
DISCARIA ARTICULATA			1	
DISCARIA CHACAYE	1		1	1
DISCARIA NANA	1		1	1
DISCARIA TRINERVIS	1	1		1
DRIMYS WINTERI		1	1	1
ELYTROPUS CHILENSIS				1
EMPETRUM RUBRUM	1			
EPHEDRA CHILENSIS	1	1	1	1
ERCILLA VOLUBILIS			1	
ESCALLONIA ALPINA	1	1		1
ESCALLONIA ILLINITA	1	1	1	1
ESCALLONIA MYRTOIDEA	1	1		1
ESCALLONIA PULVERULENTA		1	1	1

ESCALLONIA REVOLUTA			1	1
ESCALLONIA ROSEA				1
ESCALLONIA RUBRA			1	1
EUCRYPHIA GLUTINOSA				1
FABIANA IMBRICATA	1	1	1	1
FABIANA VISCOSA	1			
FLOURENSIA THURIFERA			1	
FRANKENIA SALINA			1	
FUCHSIA LYCIOIDES			1	
FUCHSIA MAGELLANICA		1	1	1
GALIAM PHILIPPANUM	1	1		
GAULTHERIA PHILLYREIFOLIA				1
GAULTHERIA PUMILA				1
GEVUINA AVELLANA				1
GOCHNATIA FOLIOLOSA	1	1	1	1
GUINDILIA TRINERVIS	1		1	1
GUTIERREZIA RESINOSA				1
GYMNOPHYTON ISATIDICARPUM	1	1	1	
HAPLOPAPPUS ANTHYLLOIDES	1	1		1
HAPLOPAPPUS CANESCENS	1	1	1	
HAPLOPAPPUS CHRYSANTHEMIFOLIUS	1	1	1	1
HAPLOPAPPUS DONIANUS				1
HAPLOPAPPUS FOLIOSUS			1	
HAPLOPAPPUS GLUTINOSUS				1
HAPLOPAPPUS ILLINITUS		1	1	1
HAPLOPAPPUS INTEGERRIMUS	1	1		1
HAPLOPAPPUS MULTIFOLIUS	1	1		
HAPLOPAPPUS OCHAGAVIANUS			1	
HAPLOPAPPUS PEDUNCULOSUS			1	
HAPLOPAPPUS PINEA	1			
HAPLOPAPPUS PINNATIFIDUS	1			1
HAPLOPAPPUS POEPPIGIANUS		1		
HAPLOPAPPUS PULCHELLUS	1	1	1	1
HAPLOPAPPUS REICHEANUS	1			
HAPLOPAPPUS REMYANUS			1	
HAPLOPAPPUS ROTUNDIFOLIUS	1			
HAPLOPAPPUS SCHUMANNII	1	1		
HAPLOPAPPUS SCROBICULATUS	1			
HAPLOPAPPUS TAEDA		1		1
HAPLOPAPPUS UNCINATUS	1	1		
HAPLOPAPPUS VELUTINUS	1	1	1	1
HELIOTROPIMUM STENOPHYLLUM				1
HYDRANGEA SERRATIFOLIA			1	1
JOVELLANA PUNCTATA	1		1	
JUBAEA CHILENSIS			1	
JUNELLIA LAVANDULIFOLIA	1			1
JUNELLIA SCOPARIA	1		1	1
JUNELLIA SELAGINOIDES	1			
JUNELLIA SPATHULATA	1		1	
JUNELLIA TRIFURCATA	1			
JUNELLIA UNIFLORA	1			
KAGENECKIA ANGUSTIFOLIA	1			1
KAGENECKIA OBLONGA	1	1	1	1
KRAMERIA CISTOIDEA			1	
LAPAGERIA ROSEA			1	
LARDIZABALA BITERNATA			1	1
LARREA DIVARICATA	1			
LARREA NITIDA	1			
LAURELIA SEMPERVIRENS				1
LEGRANDIA CONCINNA				1
LEUNISIA LAETA			1	
LIGARIA CUNEIFOLIA	1		1	
LITHREA CAUSTICA	1	1	1	1
LLAGUNOA GLANDULOSA		1	1	
LOBELIA EXCELSA			1	
LOBELIA POLYPHYLLA			1	
LOMATIA DENTATA				1
LOMATIA HIRSUTA			1	1

LUCILIA ERIOPHORA			1	
LUMA APICULATA		1	1	1
LUMA CHEQUEN		1	1	1
LUZURIAGA POLYPHYLLA				1
LYCIUM CHILENSE	1		1	
MARGYRICARPUS PINNATUS	1	1	1	1
MARTICORENIA FOLIOSA	1			
MAYTENUS BOARIA	1	1	1	1
MAYTENUS CHUBUTENSIS				1
MISODENDRUM LINEARIFOLIUM				1
MISODENDRUM OBLONGIFOLIUM				1
MISODENDRUM PUNCTULATUM				1
MUEHLENBECKIA HASTULATA		1	1	1
MULNUM SPINOSUM	1	1	1	1
MUTISIA ACEROSA	1	1	1	1
MUTISIA ACUMINATA			1	
MUTISIA CANA	1			
MUTISIA DECURRENS				1
MUTISIA ILICIFOLIA	1	1	1	1
MUTISIA LATIFOLIA	1	1	1	
MUTISIA LINEARIFOLIA				1
MUTISIA ROSEA	1	1	1	
MUTISIA SINUATA	1	1	1	
MUTISIA SPINOSA		1	1	1
MUTISIA SUBULATA	1	1	1	1
MYOSCHILOS OBLONGUM		1	1	1
MYRCEUGENIA COLCHAGUENSIS				1
MYRCEUGENIA CORREIFOLIA			1	
MYRCEUGENIA EXSUCCA			1	1
MYRCEUGENIA LANCEOLATA			1	1
MYRCEUGENIA OBTUSA			1	1
MYRCEUGENIA OVATA				1
MYRCEUGENIA RUFIA			1	
MYRCIANTHES COQUIMBENSIS			1	
NARDOPHYLLUM CHILIOTRICHOIDES	1	1		
NARDOPHYLLUM GENISTOIDES	1			
NARDOPHYLLUM LANATUM	1	1	1	1
NARDOPHYLLUM SCOPARIUM	1			
NASSAUVIA ACULEATA	1	1		1
NASSAUVIA AXILLARIS	1			
NICOTIANA GLAUCA		1	1	
NOTANTHERA HETEROPHYLLA			1	1
NOTHOFAGUS ALPINA				1
NOTHOFAGUS DOMBEYI				1
NOTHOFAGUS OBLIQUA				1
OPHRYOSPORUS PARADOXUS		1	1	
ORITES MYRTOIDEA				1
OTHOLOBIUM GLANDULOSUM		1	1	1
OVIDIA ANDINA				1
PASSIFLORA PINNATISTIPULA			1	
PERNETTYA POEPIGII				1
PERSEA LINGUE				1
PERSEA MEYENIANA		1	1	
PEUMUS BOLDUS		1	1	1
PLEUROPHORA PUNGENS	1	1		
PODANTHUS MITIQUI		1	1	1
PODANTHUS OVATIFOLIUS			1	
PODOCARPUS SALIGNA				1
POLYGALA GNIODES		1		
PORLIERIA CHILENSIS	1	1	1	
POUTERIA SPLENDENS			1	
PROUSTIA CUNEIFOLIA	1	1	1	1
PROUSTIA ILICIFOLIA	1	1	1	
PROUSTIA PYRIFOLIA		1	1	1
PRUMNOPITYS SPICATA				1
PSEUDOPANAX LAETEVIRENS				1
QUILLAJA SAPONARIA	1	1	1	1
RETANILLA EPHEDRA	1	1	1	1

RETANILLA STRICTA	1	1	1
RETANILLA TRINERVA	1	1	
RHAPHITHAMNUS SPINOSUS		1	1
RIBES CUCULLATUM			1
RIBES GAYANUM	1	1	1
RIBES MAGELLANICUM			1
RIBES NUBIGENUM	1		
RIBES POLYANTHES		1	
RIBES PUNCTATUM			1
RIBES TRILOBUM			1
SALIX HUMBOLDTIANA			1
SATUREJA GILLIESII	1	1	1
SCHINUS KAUSELII	1		1
SCHINUS LATIFOLIA		1	1
SCHINUS MOLLE		1	1
SCHINUS MONTANA	1	1	1
SCHINUS PATAGONICA			1
SCHINUS POLYGAMA	1	1	1
SCHINUS VELUTINA			1
SENECIO ANTHEMIDIPHYLLUS	1	1	1
SENECIO BAHIOIDES			1
SENECIO BRACTEOLATUS			1
SENECIO FRANCISCI	1		1
SENECIO GUNCKELII		1	1
SENECIO HIRSUTULUS			1
SENECIO MICROPIFOLIUS		1	
SENECIO MICROPHYLLUS	1	1	1
SENECIO MONTTIANUS	1	1	
SENECIO PLANIFLORUS			1
SENECIO PROTEUS	1		
SENECIO SINUATILOBUS	1		1
SENECIO TRIODON			1
SENECIO TRISTIS			1
SENNA ARNOTTIANA	1	1	1
SENNA CANDOLLEANA		1	1
SENNA CRUCKSHANKSII			1
SENNA CUMINGII	1		1
SENNA STIPULACEA			1
SOLANUM CRISPUM		1	1
SOLANUM CYRTOPODIUM			1
SOLANUM LIGUSTRINUM	1	1	1
SOPHORA MACROCARPA		1	1
SPHACELE CHAMAEDRYOIDES			1
SPHACELE SALVIAE			1
SPHACELE SUBHASTATA			1
SPHAERALCEA OBTUSILOBA	1	1	1
SPHAERALCEA VELUTINA			1
TESSARIA ABSINTHIOIDES		1	1
TETRAGLOCHIN ALATUM	1	1	1
TEUCRIUM BICOLOR		1	1
TREVOA QUINQUENERVIA		1	1
TRISTERIX APHYLLUS	1	1	1
TRISTERIX CORYMBOSUS	1	1	1
TRISTERIX VERTICILLATUS	1	1	1
UGNI MOLINAE			1
VALERIANA GRACILICEPS	1	1	
VALERIANA STRICTA	1		
VESTIA FOETIDA			1
VIOLA CAPILLARIS			1
VIOLA PORTALESIA			1
VIVIANIA MARIFOLIA	1	1	1
WENDTIA GRACILIS	1	1	1

Apéndice 2. Inmigración en la formación del Bosque Esclerófilo Andino. Los números de parcelas corresponden a los del análisis de riqueza local.(no: muestra perdida).

El valor de 1 indica presencia de al menos una semilla de la especie en la parcela.

Muestra	Especie	Parcelas																																												
		8	10	11	16	21	31	32	33	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84					
Trampa 1	<i>Lithraea caustica</i>	1		1	1	1	1		1		1	1		1	no	1	1		1		1		1				1	1	1	1		1	1	1	1		1	1	1	1						
	<i>Colliguaya odorifera</i>						1																																							
	<i>Gochmatia foliolosa</i>																													1								1								
	<i>Retanilla ephedra</i>										1							1								1																1				
	<i>Persea meyeniana</i>																																										1			
	<i>Drimys winteri</i>																																										1			
	<i>Kageneckia oblonga</i>													1				1					1																							
	<i>Baccharis linearis</i>												1	1		1	1			1	1							1	1																	
	<i>Maytenus boaria</i>																1																													
Trampa 2	<i>Lithraea caustica</i>	1			1		1	1		no	no			no	1	1		1				1	1				1	1		1			1		1		1					1				
	<i>Cryptocarya alba</i>	1																																												
	<i>Colliguaya odorifera</i>						1																																							
	<i>Baccharis paniculata</i>												1		1							1		1		1		1		1																
	<i>Escallonia pulverulenta</i>																																												1	
	<i>Quillaja saponaria</i>				1	1							1		1		1																												1	
	<i>Retanilla ephedra</i>										1																	1	1															1		1
N° esp. nuevas/parcela		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	no	no	0	1	no	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0		

Apéndice 3. Composición y riqueza local de la formación del Bosque Caducifolio Montano. El valor de 1 indica presencia de la especie en la parcela.

Especies	Parcelas																																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38		
<i>Adesmia concinna</i>																																								
<i>Aextoxicon punctatum</i>																																								
<i>Aristolelia chilensis</i>					1	1	1			1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1		1	1		
<i>Austrocedrus chilensis</i>					1																																			
<i>Azara dentata</i>																																			1		1			
<i>Azara petiolaris</i>	1		1	1	1	1	1	1							1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						1	1	1	
<i>Baccharis rhomboidalis</i>	1			1		1		1							1						1					1	1	1	1											
<i>Berberis actinacantha</i>																																								
<i>Berberis congestiflora</i>																																								
<i>Berberis microphylla</i>					1				1								1	1															1		1	1	1	1		
<i>Berberis valdiviana</i>									1		1		1	1			1						1	1	1	1	1	1	1	1								1	1	
<i>Calceolaria integrifolia</i>																											1													1
<i>Chusquea coleou</i>			1		1	1				1	1	1	1	1	1		1								1								1	1	1	1	1			
<i>Cissus striata</i>																																								
<i>Citronella mucronata</i>																																								
<i>Colletia hystrix</i>																																								
<i>Corynabutilon vitifolium</i>																																								
<i>Cryptocarya alba</i>																																								
<i>Diostea juncea</i>																																								
<i>Discaria trinervis</i>	1																																							
<i>Drimys winteri</i>		1									1	1																									1	1	1	1
<i>Elytropus chilensis</i>										1	1	1					1	1							1		1													
<i>Fabiana imbricata</i>	1																																							
<i>Fuchsia magellanica</i>															1																						1		1	
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>											1	1	1	1		1																						1	1	
<i>Gochnatia foliolosa</i>	1		1	1				1	1																															
<i>Hydrangea serratifolia</i>														1	1																									
<i>Lardizabala biternata</i>																																								
<i>Laurelia sempervirens</i>																																								
<i>Lithrea caustica</i>																																								
<i>Lomatia dentata</i>											1	1	1		1		1	1	1	1	1						1												1	
<i>Lomatia hirsuta</i>					1	1									1						1	1	1						1								1	1	1	
<i>Luma apiculata</i>			1				1																															1		
<i>Luma chequen</i>																																								
<i>Maytenus boaria</i>	1		1						1	1					1																								1	
<i>Maytenus chubutensis</i>											1	1																											1	
<i>Misodendrum sp.</i>																																								
<i>Mutisia decurrens</i>																																								
<i>Mutisia spinosa</i>	1			1																																				
<i>Nothofagus dombeyi</i>												1	1	1	1	1																								
<i>Nothofagus obliqua</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Pernettya poepigii</i>																																								
<i>Persea lingue</i>																																								
<i>Peumus boldus</i>																																								
<i>Proustia cuneifolia</i>																																								
<i>Proustia pyrifolia</i>																																								
<i>Pseudopanax laetevirens</i>																																								
<i>Quillaja saponaria</i>																																								
<i>Ribes magellanicum</i>																																								
<i>Ribes punctatum</i>																																								
<i>Ribes trilobum</i>																																								
<i>Schimus montana</i>																																								
<i>Schimus patagonica</i>																																								
<i>Schimus polygama</i>	1	1																																						
<i>Solanum cyrtopodium</i>																																								
<i>Solanum ligustrinum</i>																																								
<i>Sophora macrocarpa</i>																																								
<i>Tristerix tetrandrus</i>	1	1																																						
Riqueza/parcela	10	6	6	7	10	7	5	7	5	9	10	9	6	9	8	7	7	10	7	6	6	6	6	6	6	8	11	6	9	8	7	10	8	13	11	11	6	6	10	

Apéndice 3. Composición y riqueza local de la formación del Bosque Esclerófilo Andino. El valor de 1 indica presencia de la especie en la parcela.

Especies	Parcelas																																								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39		
<i>Acacia caven</i>													1																												
<i>Adesmia confusa</i>																												1												1	
<i>Ageratina glechnophylla</i>																						1	1																		
<i>Aristotelia chilensis</i>									1																																
<i>Azara petiolaris</i>										1	1	1									1	1	1			1	1			1					1	1					
<i>Baccharis linearis</i>																													1		1										1
<i>Baccharis rhomboidalis</i>	1				1	1			1				1	1	1					1	1	1	1						1					1	1						
<i>Berberis actinacantha</i>																																									
<i>Berberis chilensis</i>																																									
<i>Calceolaria thyrsiflora</i>																																									
<i>Chusquea cumingii</i>																																									
<i>Cissus striata</i>																																									1
<i>Citronella mucronata</i>																																									
<i>Colletia spinosissima</i>																																									
<i>Colliguaya odorifera</i>	1	1	1			1		1	1				1	1		1	1	1	1	1		1					1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Colliguaya salicifolia</i>																																									
<i>Cryptocarya alba</i>	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1							1			1	1	1	1	1	1										1	1	1	1	
<i>Drimys winteri</i>																																									1
<i>Ephedra chilensis</i>									1													1																			
<i>Escallonia myrtoidea</i>																																									1
<i>Escallonia pulverulenta</i>	1				1	1			1	1	1	1			1					1	1	1	1					1	1					1	1		1			1	
<i>Gochmatia foliolosa</i>					1	1		1													1		1			1										1				1	
<i>Haplopappus canescens</i>																																									
<i>Kageneckia oblonga</i>					1																	1																			
<i>Lithrea caustica</i>	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Luma chequen</i>																																									1
<i>Margyricarpus pinnatus</i>																																									1
<i>Maytenus boaria</i>	1				1	1				1	1				1						1	1		1	1														1		
<i>Muelenbeckia hastulata</i>																																									
<i>Mutisia spinosa</i>																																									
<i>Mutisia subulata</i>	1		1																																						
<i>Myoschilos oblongum</i>																																									
<i>Otholobium glandulosum</i>																																									
<i>Persea meyeniana</i>																																									1
<i>Podanthus mitiqui</i>					1	1	1	1						1	1	1	1					1							1										1		
<i>Polygala gnidioides</i>																																									
<i>Proustia cunetifolia</i>																																									
<i>Quillaja saponaria</i>					1		1	1	1						1						1	1	1	1															1		
<i>Retanilla ephedra</i>					1									1	1														1	1										1	
<i>Retanilla trinervia</i>																																									
<i>Satureja gilliesii</i>																																									
<i>Schinus montana</i>																																									
<i>Schinus polygama</i>																																									
<i>Senecio micropifolius</i>																																									
<i>Senecio yegua</i>																																									
<i>Solanum crispum</i>																																									
<i>Tetraglochin atatum</i>																																									
<i>Teucrium bicolor</i>																																									
<i>Tristerix corymbosus</i>	1					1	1																																		
Riqueza/parcela	8	5	4	8	10	11	6	5	5	5	5	5	5	6	5	3	3	5	10	6	9	9	4	4	6	7	3	4	5	6	7	3	8	10	8	10	3	4	7		

Apéndice 3. Composición y riqueza local de la formación del Matorral Esclerófilo Andino. El valor de 1 indica presencia de la especie en la parcela.

Especies	Parcelas																																													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37									
<i>Adesmia confusa</i>													1																																	
<i>Azara petiolaris</i>		1								1		1																																		
<i>Baccharis paniculata</i>																																														
<i>Baccharis linearis</i>										1		1	1	1	1	1	1	1	1																		1	1	1	1	1	1				
<i>Baccharis rhomboidalis</i>									1	1																																				
<i>Calceolaria hypericina</i>																																														
<i>Calceolaria thyrsoflora</i>										1	1	1	1																																	
<i>Chuquiraga oppositifolia</i>																																							1							
<i>Chuquiraga ulicina</i>																																								1						
<i>Cissarobryon elegans</i>																																														
<i>Colletia spinosissima</i>										1		1																																		
<i>Colliguaya integerrima</i>	1	1	1	1	1	1		1	1			1	1						1			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							
<i>Colliguaya salicifolia</i>																																							1	1		1	1			
<i>Corynabutilon ceratocarpum</i>																																														
<i>Ephedra chilensis</i>				1	1	1	1	1	1						1											1															1					
<i>Escallonia alpina</i>			1																																											
<i>Escallonia illimita</i>																																														
<i>Guindilia trinervis</i>	1											1	1	1	1	1		1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							
<i>Gymnophyton isatidicarpum</i>										1																																				
<i>Haplopappus canescens</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1	1	1																								1	1	1	1	1	1	
<i>Haplopappus integerrimus</i>																																														
<i>Haplopappus multifolius</i>										1																																				
<i>Junellia scoparia</i>																																														
<i>Junellia spathulata</i>																																														
<i>Kageneckia angustifolia</i>	1			1	1															1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1					
<i>Kageneckia oblonga</i>												1	1	1	1	1				1	1																				1	1	1	1	1	1
<i>Lithrea caustica</i>										1																																		1		
<i>Maytenus boaria</i>																																														
<i>Mulinum spinosum</i>				1	1	1	1					1																																		
<i>Mutisia acerosa</i>																																														
<i>Mutisia subulata</i>												1	1	1						1	1																									
<i>Porlieria chilensis</i>																																														
<i>Proustia cuneifolia</i>																																														
<i>Quillaja saponaria</i>											1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1																	1	1	1	1	1	1
<i>Ribes gayanum</i>																																														
<i>Schinus montana</i>				1	1	1	1				1	1	1	1	1					1																						1		1		
<i>Schinus polygama</i>											1																																			
<i>Solanum ligustrinum</i>				1																																								1	1	
<i>Tetraglochin alatum</i>																																														
<i>Tristerix verticillatus</i>																																														
<i>Valeriana stricta</i>																																														
Riqueza/parcela	4	6	5	6	7	5	7	6	6	11	10	5	7	3	4	5	8	4	4	7	8	7	5	7	3	5	3	5	7	6	6	8	7	5	6	3										

