Revista Chilena de Historia Natural
62: 75-84, 1989

Microclima y períodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar en los Andes de Chile central

Microclimate and flowering periods on equatorial and polar-facing slopes in the central Chilean Andes

RICARDO ROZZI[1], JUAN D. MOLINA[2] y PAMELA MIRANDA[1]

[1] Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal, Facultad de Ciencias
Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.
[2] Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas,
Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile.

RESUMEN

Las poblaciones que crecen sobre laderas de exposición ecuatorial florecen antes que las poblaciones de la misma especie que florecen sobre laderas de exposición polar. Con el objeto de estudiar estos desfasamientos fenológicos y su relación con las diferencias microclimáticas entre las laderas, se caracterizaron los períodos de floración de 44 especies y el microclima en 2 laderas de exposición ecuatorial y 2 laderas de exposición polar en los Andes de Chile central. Para investigar la relación entre las temperaturas y los desfasamientos de floración intraindividuales, se registraron la floración y las temperaturas del aire y las hojas en dos zonas del ramaje en 60 individuos de *Anarthrophyllum cumingii* (Papilioniaceae). La radiación solar directa y las temperaturas diurnas del aire fueron menores en las laderas de exposición polar. En estas laderas la cubierta de nieve se extendió en forma continua entre junio y septiembre; en cambio, las de exposición ecuatorial estuvieron descubiertas de nieve durante la mayor parte de este período. La floración de la mayoría de las especies se inició antes en las laderas de exposición ecuatorial, y la magnitud de estos defasamientos fue mayor al comienzo de la estación reproductiva cuando las diferencias microclimáticas entre las laderas son más marcadas. En los individuos de *A. cumingii* la floración comenzó antes en el sector superior este del ramaje, donde la temperatura fue entre 1°C y 6°C mayor que en el sector inferior oeste. Las relaciones entre la temperatura y la floración sugieren que los desfasamientos fenológicos entre las poblaciones que crecen en laderas con distinta exposición se deberían, al menos en parte, a las diferencias microclimáticas entre las laderas.

Palabras claves: Microclima, laderas de exposición ecuatorial y polar, flora andina, *Anarthrophyllum cumingii*, períodos de floración.

ABSTRACT

In the Andes of central Chile flowering commences earlier on equatorial facing slopes. In order to explore the relationship between microclimate and flowering phenology, we measured solar radiation, air temperature and snow cover on two equatorial-and two polar-facing slopes, and recorded the flowering periods of 44 species that occurred on these slopes. We also investigated whether temperature affects flowering patterns within individuals, by comparing anthesis patterns of *Anarthrophyllum cumingii* (Papilioniaceae) on branches located on different parts of the shrub canopy. Air temperatures during the day and solar radiation were lower on polar-facing slopes. On these slopes, snow cover was continuous from June through September, whereas on equatorial-facing slopes snow cover was present only intermittently. Flowering commenced earlier in most species on equatorial-facing slopes, and the magnitude of these phenological displacements was greater early in the reproductive season, when microclimatic differences between slopes were sharper. Air temperatures also differed between opposite zones of the shrub canopy. Flowering commenced earlier on the upper eastward-exposed branches, where temperature was between 1°C and 6°C higher than on bottom westward-exposed branches. The relationships between air temperature and the induction of flowering, suggest that phenological differences between populations occurring on equatorial –and polar– facing slopes are maintained, at least partly, due to microclimatic differences between slopes.

Key words: Microclimate, equatorial-and polar-facing slopes, Andean flora, *Anarthrophyllum cumingii*, flowering phenology.

(Recibido el 11 de enero de 1988. Aceptado el 20 de mayo de 1989).

INTRODUCCION

Los períodos de floración de poblaciones de especies cuya distribución se extiende sobre gradientes ambientales o geográficos pueden variar debido a diferencias genéticas, ambientales, o ambas (Hodgkinson & Quinn 1978). Estudios fenológicos complementados con registros de microclima han mostrado que en zonas templadas la temperatura del aire es el factor ambiental que mejor se correlaciona con las variaciones de los períodos de floración (Jackson 1966, Smithberg & Weiser 1968, Vasek & Sauer 1971, Reader 1975, 1984, Schemske *et al.* 1978). En bosques tropicales estacionales la floración es generalmente inducida por la precipitación (Opler *et al.* 1976, Rathcke & Lacey 1985) y en los desiertos por la desecación del suelo (Tevis 1958).

En los Andes de Chile central, en especies vegetales que se distribuyen sobre un gradiente altitudinal, las poblaciones que crecen a mayor altitud florecen más tardíamente (Arroyo *et al.* 1981). Estas diferencias en los períodos de floración estarían asociadas con la disminución altitudinal de la temperatura (Arroyo *et al.* 1981, 1985, Reader 1984). Análogamente, las poblaciones de una especie que crecen sobre laderas de exposición polar florecen más tardíamente que las que se encuentran sobre laderas de exposición ecuatorial (Jackson 1966, Arroyo *et al.* 1981). En la zona central de Chile estas laderas difieren marcadamente en sus condiciones microclimáticas (Armesto & Gutiérrez 1978, Armesto & Martínez 1978, Del Pozo 1985), debido a que en las latitudes intermedias se producen las mayores diferencias de radiación entre las laderas de exposición ecuatorial y polar. En las latitudes ecuatoriales la incidencia de los rayos solares es similar en laderas de distinta exposición, y en las latitudes polares el bajo ángulo del sol aumenta la proporción de radiación difusa, la que es transmitida aproximadamente con igual intensidad en todas las direcciones (Rosenberg *et al.* 1983). Las diferencias de radiación entre las laderas en los Andes chilenos serían aún más marcadas entre los 22 y 32°S, debido a que la baja nubosidad en esta área (Huber 1975) determinaría una mayor proporción de radiación directa. Los desfasamientos de los períodos de floración entre las poblaciones que crecen en laderas de exposición ecuatorial y polar podrían estar relacionados con las diferencias microclimáticas entre las laderas. Comparados con los que se producen en gradientes altitudinales o latitudinales, estos desfasamientos podrían ocurrir en áreas muy pequeñas, lo que es relevante considerando las cortas distancias de flujo génico medidas en especies vegetales (Levin & Kerster 1974, Beattie 1976, Moore 1976, Schall 1980). La segregación temporal de los períodos de floración de poblaciones e individuos de una especie afectaría la probabilidad de intercambio génico (Händel, 1983), puesto que el intercambio de polen sólo puede ocurrir entre individuos que florecen simultáneamente.

Las formaciones montañosas ocupan aproximadamente un 80% de la superficie continental de Chile (Rubio 1981), de manera que las variaciones fenológicas y microclimáticas debidas a la exposición de las laderas serían muy frecuentes. Además, en la zona andina de Chile los registros climáticos son escasos, y consisten casi exclusivamente en mediciones de temperatura y precipitación (Rubio 1981); consecuentemente, el análisis de algunas variables microclimáticas y de sus efectos en los organismos, aun por un período corto, constituye un aporte para la caracterización climática y ecológica del área.

El objetivo de este trabajo es cuantificar las diferencias microclimáticas entre laderas de exposición ecuatorial y polar en los Andes de Chile central y relacionarlas con los desfasamientos de los períodos de floración de las especies que crecen sobre ellas. Para investigar la relación entre las diferencias térmicas y de los períodos de floración se registraron además las temperaturas y los períodos de floración en dos zonas del ramaje de individuos de *Anarthrophyllum cumingii,* especie arbustiva que es abundante tanto en laderas de exposición ecuatorial como polar. Estos registros permiten investigar la relación entre la temperatura y la floración separadamente de diferencias genéticas, puesto que el genotipo en las dos zonas del ramaje de un mismo individuo es igual.

AREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en los Andes de Chile central, a 2.500 ms.n.m., entre las localidades de Farellones y La Parva (33°35'S; 70°32'W). Se eligieron cuatro laderas contiguas de exposición opuesta. Dos laderas, con

exposiciones noroeste o ecuatorial (300°) y sur o polar (180°) y pendientes de 27° y 30°, respectivamente, estaban separadas por una quebrada de aproximadamente 100 m de profundidad. Las otras laderas, con exposiciones ecuatorial (360°) y polar (180°) y pendientes de 22° y 29°, respectivamente, formaban una pequeña hondonada.

El área de estudio se caracteriza por un clima de tipo mediterráneo (di Castri & Hajek, 1976) y se encuentra cubierta de nieve durante los meses de invierno. La vegetación corresponde a la formación denominada matorral subandino (Arroyo *et al.*, 1983), que se extiende por sobre los 2.700 m s.n.m., y consiste en una asociación de arbustos bajos, a menudo espinosos, hierbas perennes, anuales y geófitas. *Anarthrophyllum cumingii* (Papilioniaceae) es una de las especies dominantes de esta formación, que a la latitud de Farellones se distribuye entre los 2.200 y 2.900 m. Posee flores amarillas, solitarias, y su polinización es estrictamente biótica (Soraru 1974, Arroyo *et al.* 1982).

MATERIALES Y METODOS

Las características macroclimáticas del área fueron estimadas a partir de las mediciones realizadas en la Estación Meteorológica del Ski Club de Chile, ubicada a 2.500 ms.n.m., distante 800 metros del sitio de estudio. Se obtuvieron los promedios de las temperaturas máxima y mínima mensuales, y las fechas y cantidades de precipitación en forma de agua o nieve. La temperatura media mensual se estimó dividiendo por dos la suma de las temperaturas máxima y mínima promedio de cada mes.

En cada una de las laderas de la quebrada se instaló una caseta meteorológica provista con un termohigrógrafo (Lambrecht). A partir del registro continuo de la temperatura se anotaron los valores cada dos horas, y los máximos y mínimos de cada día entre el 19 de diciembre de 1985 y el 27 de abril de 1986. Para evaluar las diferencias térmicas entre las laderas se dividió cada conjunto de datos en dos grupos: nocturnos (valores entre las 22 y 8 horas) y diurnos (valores entre las 10 y 20 horas). Luego se compararon los pares de mediciones simultáneas en ambas laderas, mediante el test de "signos ranqueados" de Wilcoxon (Sokal & Rohlf 1981).

La profundidad de la cubierta de nieve se midió introduciendo una barra plástica en treinta puntos distribuidos al azar en cada ladera. Las mediciones se realizaron cada 30 días en junio y julio y cada 15 días desde agosto hasta octubre.

La radiación solar total se midió con un solarímetro Moll-Gorczinsky, los días 1 y 2 de noviembre de 1985. La radiación directa se estimó suponiendo que la radiación difusa correspondía a un 10% y se calculó para cada ladera utilizando la ecuación descrita por Sarmiento (1980).

Desde el 1 de septiembre de 1985 hasta el 9 de abril de 1986 se contaron cada 15 días los individuos con una o más flores abiertas de todas las especies presentes a lo largo de transectos de 500 m en cada ladera. Para las comparaciones de los períodos de floración entre las poblaciones se consideraron sólo las especies con al menos 10 individuos en flor en cada ladera.

Además se registró la floración de 15 individuos de *Anarthrophyllum cumingii* en cada ladera. Los registros se realizaron cada 3 ó 4 días, y consistieron en censos de las flores abiertas en dos áreas del ramaje de 10x10 cm: una ubicada en la zona superior este y otra en la zona inferior oeste de la copa de cada arbusto. Para estimar los desfasamientos de los períodos de floración dentro de cada individuo, considerando los números de flores abiertas, se calculó el porcentaje de flores abiertas en el sector superior este (PSE) respecto a la suma de las flores abiertas en los sectores superior este (FSE) e inferior oeste (FIO) del ramaje de los individuos:

$$PSE = (FSE/(FSE+FIO))*100$$

Un PSE inferior al 50% indica que el número de flores abiertas en el sector inferior oeste es mayor que en el sector superior este.

En las mismas zonas del ramaje donde se hicieron los censos de flores se midió la temperatura del aire y de las hojas con termocuplas de cobre constantan (Tipo –T) conectadas a un microvoltímetro (Wescor My-55). Las mediciones se realizaron en 16 individuos de *Anarthrophyllum cumingii*, 4 en cada ladera, los días 2 y 3 de noviembre de 1985. Además, se midió la temperatura del suelo bajo estos arbustos, entre 0 y 10 cm, con termistores conectados a un teletermómetro (Yellow-Springs).

RESULTADOS

Clima y microclima

En el área de estudio la temperatura media anual fue de 8,9°C. El mes más cálido fue enero, que tuvo una temperatura media de 15,5°C, y el mes más frío fue julio, con una temperatura media de 2,5°C. Las mayores oscilaciones térmicas ocurrieron en mayo, y el promedio anual de las diferencias entre las temperaturas máximas y mínimas fue de 8,5°C. La precipitación acumulada en el período de registro fue de 270,6 mm y la mayor cantidad se registró entre mayo y octubre, que fueron los meses más fríos (Fig. 1).

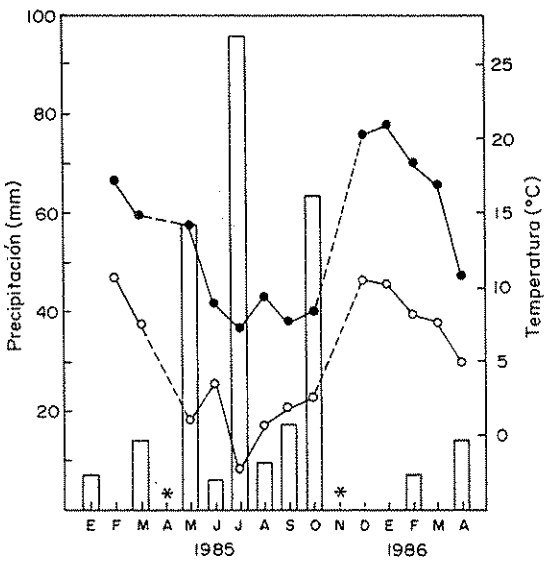

Fig. 1: Temperaturas medias máximas (•) y mínimas (○) y precipitación mensual (barras), registradas en la Estación Meteorológica del Ski Club de Chile La Parva, durante el período de estudio. Los asteriscos indican los meses en que no hubo registros.

Mean monthly maximum (•) and minimum (○) temperatures, and monthly precipitation (bars), recorded at the Ski Club de Chile La Parva Meteorological Station. Asterisks indicate months without records.

La radiación solar total medida en un plano horizontal tuvo un valor máximo de 1.200 W/m². La radiación solar directa calculada para las laderas de exposición ecuatorial tuvo un valor máximo de 1.140 W/m², y fue significativamente mayor ($T=21$; $P\leq0.001$) que la calculada para las laderas de exposición polar, donde alcanzó sólo 786 W/m² (Fig. 2). Las diferencias de radiación directa entre las laderas fueron mayores en las horas cercanas al mediodía, cuando se registraron los valores más altos.

Las caídas de nieve ocurrieron entre mayo y octubre (Fig. 3). Las laderas de exposición polar estuvieron cubiertas de nieve desde junio hasta septiembre; en cambio, las laderas de exposición ecuatorial estuvieron descubiertas la mayor parte de este período. Las diferencias en la duración y constancia de la cubierta de nieve fueron muy marcadas, y se observaron también entre otras laderas de exposición ecuatorial y polar en el área. La cubierta de nieve se extendía hasta el borde de las laderas de exposición polar y desaparecía abruptamente al cambiar la exposición (Fig. 4).

La temperatura media mensual varió entre 7°C (abril) y 14°C (enero) en la ladera de exposición ecuatorial y entre 6°C (abril) y 13°C (enero) en la de exposición polar. Durante el día la temperatura del aire fue significativamente mayor, 2°C en promedio, en la ladera de exposición ecuatorial en todos los meses de registro (Fig. 5). En cambio, durante la noche las diferencias térmicas fueron de sólo 0,3°C en promedio, y no fueron significativas en febrero y abril. En diciembre las temperaturas nocturnas fueron significativamente mayores en la ladera de exposición polar, y sólo en enero y marzo fueron significativamente mayores en la ladera de exposición ecuatorial. De manera análoga, las temperaturas máximas fueron aproximadamente 3°C mayores en la ladera de exposición ecuatorial en todos los meses de registro. En cambio, las temperaturas mínimas fueron significativamente mayores en esta ladera sólo en marzo. La oscilación térmica diaria fue, aproximadamente, de 9°C en la ladera de exposición ecuatorial y de 6°C en la ladera de exposición polar (Fig. 5).

Las temperaturas del suelo bajo los arbustos también fueron mayores en las laderas de exposición ecuatorial durante el día ($t=5,52$; $P\leq0.01$), variando entre 5,1°C y 8,7°C en las laderas de exposición ecuatorial y entre 3,9°C y 6,6°C en las de exposición polar.

Las temperaturas del aire en el ramaje de los arbustos oscilaron entre 6°C y 22°C en el sector superior este y entre 5°C y 20°C en el sector inferior oeste (Fig. 6). En las cuatro laderas la temperatura del aire fue significativamente mayor en el sector supe-

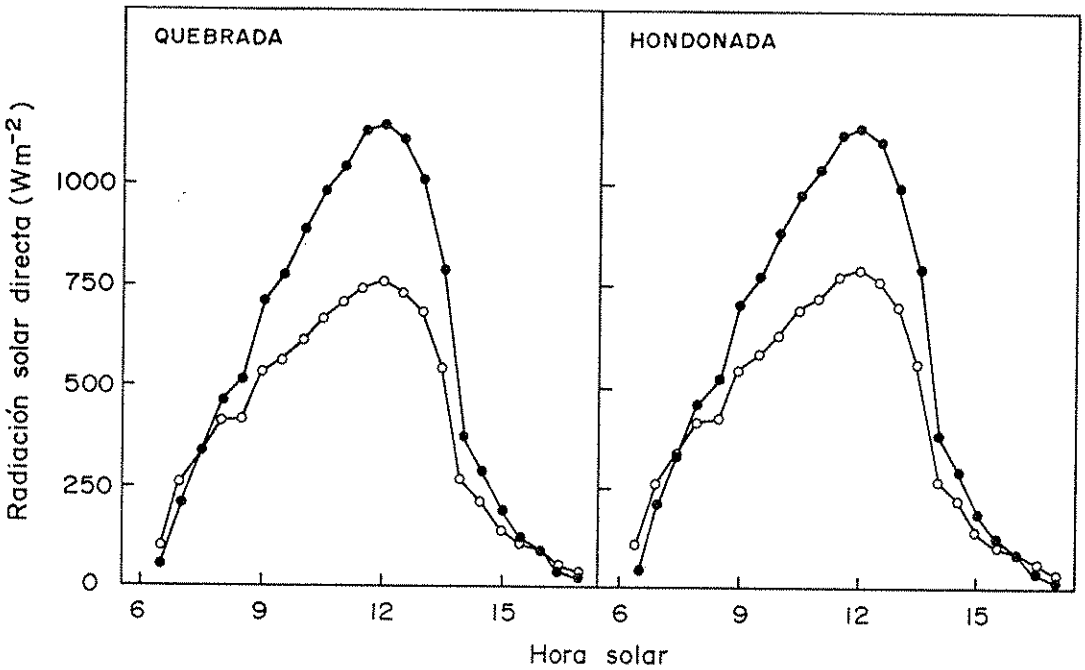

Fig. 2: Radiación solar directa en laderas de exposición ecuatorial (●) y polar (○), calculada a partir de la radiación solar total en un plano horizontal (ver texto).

Direct solar radiation on equatorial – (•) and polar – (○) facing slopes, calculated from the values of total solar radiation on an horizontal plane (see text).

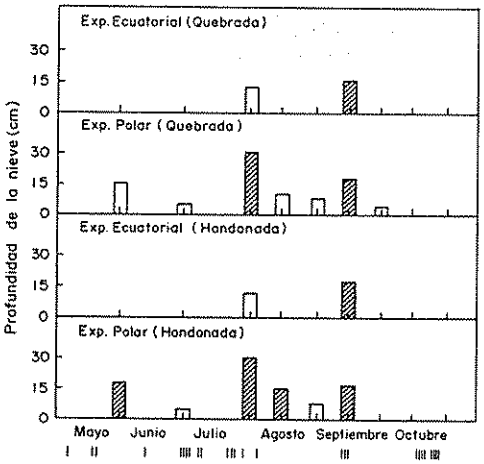

Fig. 3: Valores modales de la profundidad de la cubierta de nieve. Las fechas de muestreo están marcadas en los ejes horizontales. El achurado de las barras indica si la superficie de la ladera y la vegetación se encontraban total (□) o parcialmente (▨) cubiertas de nieve. Las líneas en el sector inferior de la figura indican las fechas de caída de nieve.

Modal values of snow depth on equatorial–and polar–facing slopes. Tick marks on the horizontal axis indicate sampling dates. Bars show whether the slope surface and the vegetation were totally (□) or partially (▨) covered by snow. The lines at the bottom of the graph indicate the dates of snowfalls.

Fig. 4: Laderas de la hondonada y vista panorámica del área de estudio, mostrando el límite abrupto de la cubierta de nieve. En el cordón montañoso se observa que las diferencias de la cubierta de nieve se repiten en otras laderas de exposición ecuatorial y polar.

General view of the study area from the polar-facing slope of the "hondonada", showing the sharp contrast in snow cover. As can be seen on the mountain chain, differences in the snow cover occurred between several pairs of equatorial–and polar facing slopes.

rior este de los arbustos (T=0; P≤0,001). Las temperaturas de las hojas se correlacionaron significativamente con las temperaturas del aire en el interior del ramaje (r=0,98; P≤0,01). Esta alta correlación podría deberse a que las hojas de *Anarthrophyllum cumingii* poseen una masa pequeña (0,0011 g peso fresco) y responderían, por lo tanto, rápidamente a los cambios de temperatura de aire. Las temperaturas de las hojas también fueron significativamente más altas en el sector superior este del ramaje de los arbustos (T=0; P≤0,001). Las medias de las diferencias térmicas entre las dos zonas del ramaje fueron de aproximadamente 4°C.

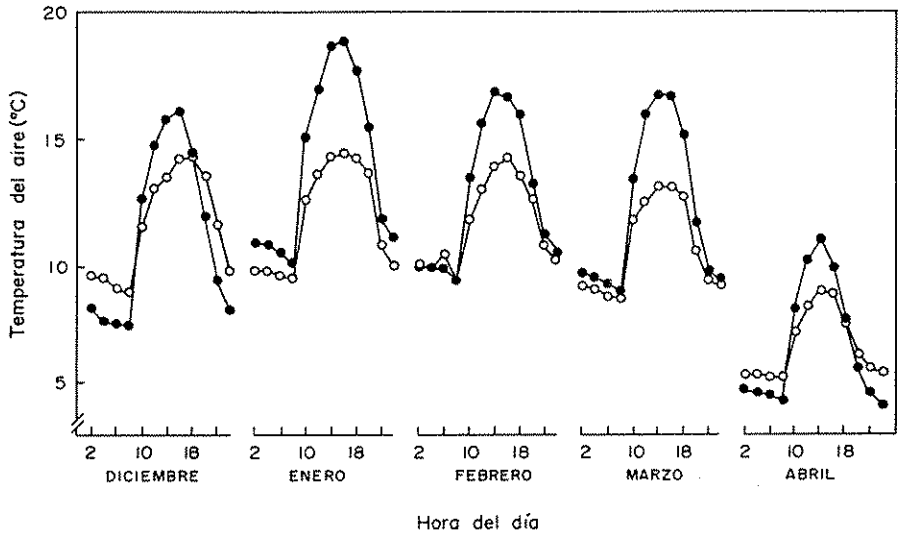

Fig. 5: Promedios mensuales de la temperatura del aire a distintas horas del día, en las laderas de exposición ecuatorial (●) y polar (○).

Daily course of air temperatures during different months on equatorial – (•) and polar – (○) facing slopes. Each point represents a monthly average.

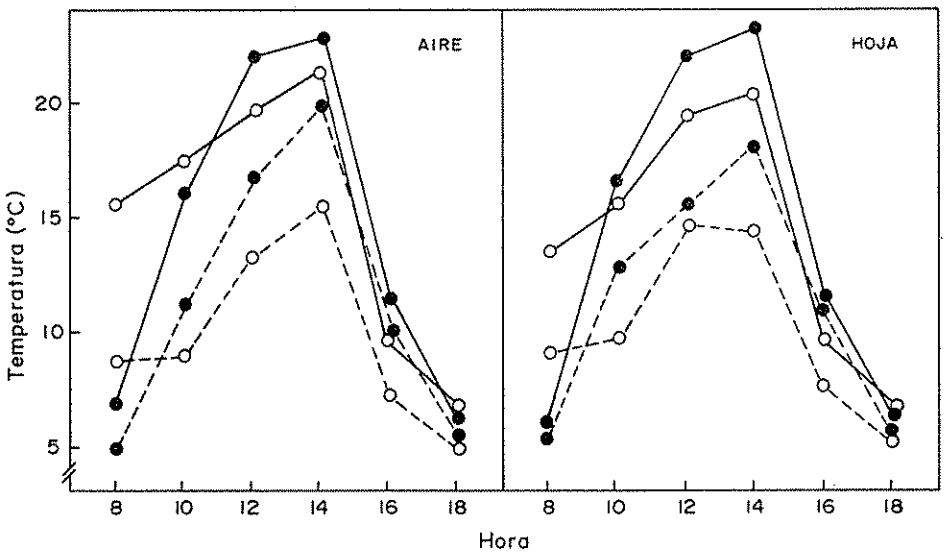

Fig. 6: Temperatura promedio del aire y de las hojas en las zonas superior este (línea continua) e inferior oeste (línea discontinua) del ramaje de individuos de *Anarthrophyllum cumingii* en las laderas de exposición ecuatorial (●) y polar (○).

Mean air and leaf temperature in the upper-east (continuous line) and lower-west (interrupted line) zones of the canopy of individuals of *Anarthrophyllum cumingii*, on equatorial – (•) and polar – (○) facing slopes.

Floración

En el sit
cies, per
individuc
23 espec
tre pobla
exposició
res al co
(Fig. 7).
especies
laderas d
su flora
laderas
las lader
mismo p
máximo
exposició
simultáne
traste, en
parte de
simultáne
porcione
sus máx
laderas d

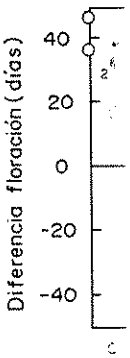

Fig. 7: D
máximo
laderas de
día de in
exposición
floración
manera q
que la flor
exposición
del gráfic
especies.
Differences
peak (○) of
polar–facin
rial–facing s
on the pola
zero indicat
Figures nea
species with

Floración

En el sitio de estudio florecieron 44 especies, pero sólo 23 presentaron 10 o más individuos en flor en cada ladera. En estas 23 especies las diferencias fenológicas entre poblaciones que crecen en las laderas de exposición ecuatorial y polar fueron mayores al comienzo de la estación reproductiva (Fig. 7). En los tres primeros meses 10 especies iniciaron su floración antes en las laderas de exposición ecuatorial, 2 iniciaron su floración simultáneamente en ambas laderas y sólo 1 especie floreció antes en las laderas de exposición polar. En el mismo período 11 especies presentaron su máximo de floración antes en las laderas de exposición ecuatorial y 2 lo hicieron simultáneamente en ambas laderas. En contraste, en los tres meses siguientes la mayor parte de las especies inició su floración simultáneamente en ambas laderas, y proporciones similares de especies presentaron sus máximos de floración antes en las laderas de exposición ecuatorial o polar.

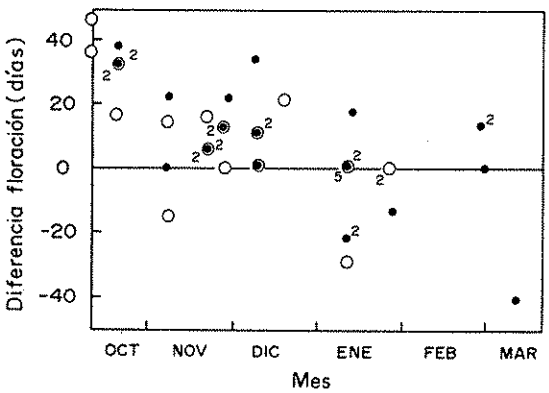

Fig. 7: Diferencia (en días) entre el inicio (•) y máximo (○) de la floración de cada especie en las laderas de exposición ecuatorial y polar. Se restó el día de inicio o máxima floración en la ladera de exposición ecuatorial al día de inicio o máxima floración en la ladera de exposición polar, de manera que los valores mayores que cero indican que la floración fue más temprana en las laderas de exposición ecuatorial. Los números en el interior del gráfico indican datos coincidentes para varias especies.

Differences (in days) between the dates of initiation (•) and peak (○) of flowering for each species on equatorial–and polar–facing slopes. Initiation and peak dates on equatorial–facing slopes– were substracted from the same dates on the polar–facing slopes; this way, values higher than zero indicate earlier flowering on equatorial facing slopes. Figures near the data points indicate the numbers of species with coincident data.

La floración de los individuos de *Anarthrophyllum cumingii* se inició alrededor de 20 días antes en las laderas de exposición ecuatorial (Tabla 1). Las diferencias en las fechas de inicio y máximo de floración fueron todas significativas entre las poblaciones de laderas de exposición opuesta; en cambio, no se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones de las dos laderas de exposición polar. La población de la ladera de exposición ecuatorial de la hondonada se omitió en el análisis, debido a que una fuerte depredación a las flores ejercida por larvas de un lepidóptero nocturno dificultó los censos de flores.

En los individuos de *Anarthrophyllum cumingii* la apertura de las flores se inició aproximadamente 15 días antes en el sector superior este que en el sector inferior oeste del ramaje ($T=18$; $P\leqslant 0{,}01$; Tabla 1). En todos los individuos que produjeron flores en ambas zonas del ramaje ($n=38$), el PSE (ver métodos) fue mayor que 50 al comienzo del período de floración. Valores de PSE menores que 50 se registraron, en promedio, 32 y 12 días después de iniciada la floración, en las poblaciones de las laderas de exposición ecuatorial y polar, respectivamente.

Los individuos que presentaron las mayores diferencias fenológicas entre sus dos zonas del ramaje presentaron también las mayores diferencias térmicas entre ellas. La magnitud de las diferencias entre las fechas en que ocurrieron los máximos de floración en ambas zonas del ramaje se correlacionó significativamente con la magnitud de las diferencias entre las temperaturas del aire ($rs= 0{,}78$; $P\leqslant 0{,}05$) y de las hojas ($rs= 0{,}80$; $P\leqslant 0{,}05$) en estas zonas del ramaje.

DISCUSION

Las precipitaciones se concentraron en la estación fría, lo que caracteriza al clima de esta zona como tipo mediterráneo (Arroyo *et al.* 1981). Sin embargo, la presencia de precipitaciones estivales sugiere una influencia continental. Se consideran continentales las regiones que presentan valores del índice de fertilidad térmica (cuociente entre la latitud y la amplitud térmica anual) inferiores a 1,5 (Euvert 1959, en di Castri & Hajek 1976). Para el período de estudio el valor de este índice fue de 2,58. A pesar de que este valor es superior a 1,5, corresponde a uno de los doce valores más bajos

del índice de fertilidad descritos para Chile (di Castri & Hajek, 1976). La amplitud térmica anual fue de 13°C, de manera que el área de Farellones tampoco podría ser considerada como continental de acuerdo al criterio que considera continentales a las zonas con amplitudes térmicas anuales superior a los 20°C (di Castri & Hajek, 1976). Estos resultados apoyan la caracterización del clima de la Cordillera de los Andes de la zona central de Chile como una mezcla de influencias mediterráneas y continentales, con predominio de las mediterráneas (di Castri & Hajek, 1976).

Las diferencias en la profundidad y duración de la cubierta de nieve entre las laderas se deberían a la mayor temperatura del aire, que determinaría una mayor tasa de derretimiento en las laderas de exposición ecuatorial. Cuando la profundidad de la cubierta se midió uno o dos días después de una nevada no se registraron diferencias entre las laderas. Las mayores temperaturas máximas en las laderas de exposición ecuatorial se deberían, a su vez, a la mayor radiación solar directa que incide sobre estas laderas. En zonas más bajas de los Andes de Chile central se ha encontrado que las mayores temperaturas máximas se alcanzan en las laderas de exposición polar, debido probablemente a la disminución de la velocidad del viento provocada por la mayor cobertura vegetal en esas laderas (del Pozo 1985). En el área de Farellones, en cambio, los arbustos son bajos y las velocidades del viento son similares en laderas de exposición ecuatorial y polar (Rozzi, datos no publicados).

Las diferencias en la radiación solar directa entre laderas de exposición ecuatorial y polar no son constantes a lo largo del año, debido a los cambios de la declinación solar y el ángulo de incidencia de los rayos solares (Reifsnyder & Lull 1965). La mayor diferencia en la radiación directa potencial entre las laderas se presenta en el solsticio de invierno (Tabla 2), aunque la magnitud de esta diferencia podría disminuir debido a la mayor nubosidad invernal (Huber 1975). Los mayores desfasamientos fenológicos entre las poblaciones de distintas laderas registrados al comienzo de la estación de floración podrían estar relacionados con las mayores diferencias de radiación y temperatura entre las laderas en este período. Además, en agosto y septiembre la cubierta de nieve se extendió sólo sobre las laderas de exposición polar; consecuentemente, los individuos que crecen sobre las laderas de exposición ecuatorial podrían haber alcanzado antes las temperaturas de inducción del desarrollo de las yemas florales.

Si los desfasamientos fenológicos entre las poblaciones que crecen en laderas de exposición ecuatorial y polar están determinados por la temperatura, se esperaría que poblaciones que crecen en una misma ladera separadas por 400 m de altitud muestren desfasamientos similares a los encontrados

TABLA 1

Día promedio (± DE) en que ocurrieron el inicio y máximo de la floración en los sectores superior este (Sup. Este) e inferior oeste (Inf. Oeste) del ramaje de los individuos de *Anarthrophyllum cumingii*. Se consideró como día cero, al día en que se observó la primera flor abierta de *A. cumingii*. En cada columna las cifras antecedidas por letras iguales no difieren significativamente, de acuerdo al test "a posteriori" de Tukey (Sokal & Rohlf 1981)

Average day (± SD) of the beginning and peak of flowering on upper eastward-exposed (Sup. Este), and bottom westward-exposed (Inf. Oeste) branches of *Anarthrophyllum cumingii* bushes. The day when the first flower of *A. cumingii* opened, was taken as day zero. In each column, figures preceeded by the same letter are not significantly different, by Tukey's "a posteriori" test (Sokal & Rohlf 1981).

Ladera	Inicio floración		Máximo floración	
	Sup. Este	Inf. Oeste	Sup. Este	Inf. Oeste
Exposición ecuatorial Quebrada (n=15)	A 10,5 ± 12.7	A 29,4 ± 18.5	A 20,8 ± 13.2	A 31,9 ± 16.6
Exposición polar Quebrada (n=14)	B 37,8 ± 13.0	B 45,7 ± 2.9	B 41,9 ± 11.6	B 48,8 ± 5.2
Exposición polar Hondonada (n=12)	B 45,1 ± 11.4	B 52,2 ± 8.1	B 46,4 ± 10.1	B 52,7 ± 7.8

en este estudio, puesto que una diferencia térmica de aproximadamente 2°C se produce en esa variación altitudinal (Barry 1981). La floración de 8 especies incluidas en este estudio fue registrada en el área de Farellones por Arroyo *et al.* (1981) en poblaciones que crecían en laderas de exposición oeste a 2.320 y 2.700 metros de altitud. El promedio de las diferencias en los máximos de floración entre las poblaciones que crecen a 2.320 y 2.700 metros fue de 17,6 días, y no difirió significativamente del registrado en este estudio entre las poblaciones de las laderas de exposición ecuatorial y polar (x = 14,6 días) (U= 5; n.s.). La relación encontrada entre las diferencias térmicas y fenológicas en poblaciones y zonas del ramaje de un mismo individuo sugiere que los desfasamientos de los períodos de floración entre las poblaciones que crecen sobre laderas de exposición ecuatorial y polar se deberían, al menos en parte, a factores ambientales físicos.

TABLA 2

Radiación solar directa potencial en laderas de exposición ecuatorial y polar con 28° de pendiente en la cuenca de San Francisco (33°S; 70°W) a 2.500 m s.n.m. (estimadas a partir de Rubio 1981).

Direct potential solar radiation on 28° equatorial and polar facing slopes in the San Francisco valley (33°S; 70°W) at 2.500 m of altitude (calculated after Rubio 1981)

Fecha	Radiación solar Exp. Ecuatorial	(cal/cm² día) Exp. Polar
Solsticio verano	772,7	802,4
Equinoccio otoño	789,7	310,6
Solsticio invierno	620,1	21,2
Equinoccio primavera	789,7	310,6

La relación entre las diferencias fenológicas y microclimáticas otorgaría una generalidad temporal y espacial a las diferencias de floración descritas, puesto que si se conserva la topografía se mantendrían las diferencias microclimáticas que determinan las diferencias fenológicas. En apoyo a esta generalización, los desfasamientos registrados entre las poblaciones de exposición ecuatorial y polar en este estudio ocurrieron en el mismo sentido y tuvieron una magnitud similar a los registrados por Arroyo *et al.* (1981).

Las diferencias fenológicas entre las poblaciones de laderas de exposición ecuatorial y polar se produjeron entre individuos separados por cortas distancias, que permitirían el flujo de polen entre ellos (Rozzi, datos no publicados) y determinarían una reducción de los tamaños efectivos de las poblaciones y del flujo génico entre ellas, principalmente en especies como *Anarthrophyllum cumingii,* cuyas semillas tienen baja capacidad de dispersión (Rozzi, datos no publicados). La mantención temporal de estos desfasamientos, junto a diferencias ambientales entre las laderas que podrían determinar variaciones en las "presiones selectivas" (Nevo *et al.*, 1982), aumentaría la probabilidad de diferenciación genética entre las poblaciones que crecen sobre laderas de distinta exposición, y podría explicar en parte la alta diversidad de especies vegetales en los Andes de Chile (Arroyo *et al.* 1984).

AGRADECIMIENTOS

Mary Kalin Arroyo, Juan J. Armesto, Ernst Hajek y Patricio Sánchez hicieron valiosas sugerencias para el desarrollo de este trabajo. Mauricio Muñoz nos facilitó la literatura para el cálculo de las radiaciones directas. Sebastián Teillier determinó las especies vegetales. El Club Deportivo de la Universidad de Chile nos facilitó el refugio de Farellones. Las mediciones de temperatura y radiación solar fueron realizadas durante el curso de Ecología Vegetal de la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, dictado por el Dr. Juan Armesto. Este trabajo ha sido financiado por una beca de tesista otorgada a R. Rozzi por la Facultad de Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Católica de Chile y por el proyecto FONDECYT 881177. Dedicamos este trabajo a nuestro amigo de Farellones don Manuel Vera.

LITERATURA CITADA

ARMESTO JJ & JR GUTIERREZ (1978) Una hipótesis sobre la diversidad de especies arbustivas en la región mediterránea de Chile. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso, Chile 11: 49-54.

ARMESTO JJ & JA MARTINEZ (1978) Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. Journal of Ecology 66: 881-889.

ARROYO MTK, JJ ARMESTO & C VILLAGRAN (1981) Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of Central Chile. Journal of Ecology 69: 205-223.

ARROYO MTK, R PRIMACK & JJ ARMESTO (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanism and altitudinal variation. American Journal of Botany 69: 82-97.

ARROYO MTK, JJ ARMESTO & R PRIMACK (1983) Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamérica. Revista Chilena de Historia Natural 56: 159-180.

ARROYO MTK, C MARTICORENA & C VILLAGRAN (1984) La flora de la Cordillera de los Andes en el área de Laguna Grande y Laguna Chica, III Región, Chile. Gayana, Bot. 41 (1-2): 3-46.

ARROYO MTK, JJ ARMESTO & R PRIMACK (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. Plant Systematics and Evolution 149: 187-203.

BARRY RG (1981) Mountain weather and climate. Methuen and Co., New York.

BEATTIE AJ (1976) Plant dispersion, pollination and gene flow in *Viola*. Oecologia 25: 291-300.

DEL POZO A (1985) Zonación microclimática del matorral: Efecto de los manchones de arbustos. Tesis de Magister Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

DI CASTRI F & ER HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Edit. Universidad Católica de Chile, Santiago.

HAENDEL S (1983) Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. En "Pollination Biology": 163-211. L. Real (ed.). Academic Press, Orlando, Florida.

HODGKINSON KC & JA QUINN (1978) Environmental and genetic control of reproduction in *Danthonia caespitosa* populations. Australian Journal of Botany 26: 351-364.

HUBER A (1975) Beitrag zur Klimatologie und Klimaökologie von Chile. Tesis, Universidad de München, Alemania Federal.

JACKSON MT (1966) Effects of microclimate on spring flowering phenology. Ecology 47: 407-415.

LEVIN DA & H KERSTER (1974) Gene flow in seed plants. Evolutionary Biology 7: 139-220.

MOORE P (1976) How far does pollen travel? Nature 260: 388-389.

NEVO EC, C BAR-EL A BEILES & Y YOM-TOV (1982) Adaptative microgeographic differentiation of allozyme polymorphism in landsnails. Genetica 59: 61-67.

OPLER PA, GW FRANKIE & HG BAKER (1976) Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. Journal of Biogeography 3: 231-236.

RATHCKE B & EP LACEY (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematics 16: 179-214.

READER RJ (1975) Effect of air temperature on the flowering date of dogwood *(Cornus florida)*. Canadian Journal of Botany 53: 1523-1534.

READER RJ (1984) Comparison of the annual flowering schedules for Scottish heathland and mediterranean-type shrublands. Oikos 43: 1-8.

REIFSNYDER WE & HW LULL (1965) Radiant energy in relation to forest. US Department of Agriculture. Technical Bulletin Nº 1344.

ROSENBERG NJ, BL BLAD & SB VERMA (1983) Microclimate. The biological environment. Second edition. John Wiley and Sons, New York.

RUBIO P (1981) Caracterización macroclimática y zonificación topoclimática de la cuenca intermontana del río San Francisco. Tesis. Instituto de Geografía, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago.

SARMIENTO P (1980) Energía solar. Ediciones Universitarias de Valparaíso.

SCHALL B (1980) Measurement of gene flow in *Lupinus texensis*. Nature 284: 450-451.

SCHEMSKE DW, MF WILLSON, MN MELAMPY, LJ MILLER, L VIRNER, KM SCHEMSKE & LB BEST (1978) Flowering ecology of some woodland herbs. Ecology 59: 326-351.

SMITHBERG MH & CJ WEISER (1968) Patterns of variation among climatic races of red-osier dogwood. Ecology 49: 495-505.

SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) Biometry. Second edition. W.H. Freeman and Company, New York.

SORARU SB (1974) Revisión de *Anarthrophyllum* género argentino-chileno de leguminosas. Darwiniana 18 (3-4): 453-488.

TEVIS L (1958) Germination and growth of ephemerals induced by sprinkling a sandy desert. Ecology 39: 681-688.

VASEK FC & RH SAUER (1971) Seasonal progression of flowering in Clarkia. Ecology 53: 1038-1045.