

UCH-FIC
MAG-OB
M314
C.1

Efectos de la herbivoría, el microhábitat y el tamaño de las semillas en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas de la palma chilena, *Jubaea chilensis* (Mol.) Baillon

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de

**Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y
Biología Evolutiva**

Facultad de Ciencias

Por

Wara Marcelo

Junio, 2007



Director de Tesis: Dr. Ramiro O. Bustamante A.
Co-director de Tesis: Dr. Rodrigo A. Vásquez S.

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGISTER

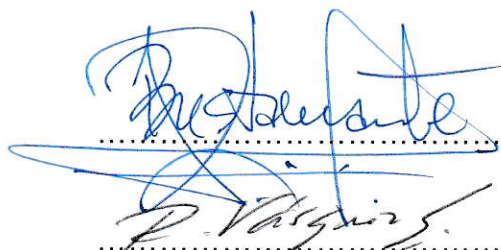
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por la candidata.

WARA MARCELO

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 5 de enero de 2007.

Directores de Tesis:

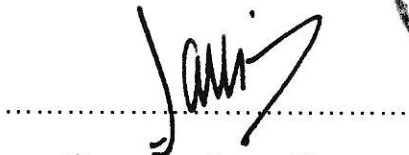
Dr. Ramiro O. Bustamante A.



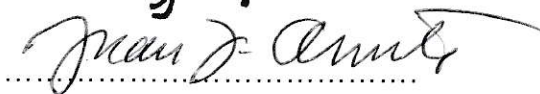
Dr. Rodrigo A. Vásquez S.

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Javier A. Simonetti



Dr. Juan J. Armesto



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que me ayudaron, de una manera u otra durante las distintas etapas de esta tesis.

A mis padres y a mis hermanos, por el apoyo constante e incondicional.

A mis tutores Ramiro Bustamante y Rodrigo Vásquez quienes me acogieron en el laboratorio de ecología terrestre y luego me apoyaron para realizar el magíster.

A los miembros de la comisión examinadora, Juan Armesto y Javier Simonetti, por sus comentarios, sugerencias y aportes que enriquecieron la versión final de esta tesis.

A todas las personas que me ayudaron y acompañaron en el trabajo, antes, durante y después de los terrenos: Rodrigo, Romina, Ronny, Yuri, Clara, Arnaud, Andrea, Silvina, Rocío, Pablo, Marcela, Tomi, Leslie, Iván, Hanne, Jonas, mi papá y mi mamá.

A mis amigos y amigas, en especial Rocío, Silvina, Juan Luis, Feña, Andrea, Adriana y Rodrigo por todo el tiempo que hemos compartido juntos. Además a todos los integrantes que están y han pasado por el Laboratorio de Ecología Terrestre, por el grato ambiente de trabajo durante estos años.

A Iván por discutir y sugerir mejoras a mi trabajo y por su calidez personal y apoyo profundo en las dimensiones humanas que trascienden la circunstancia de una tesis.



También quiero agradecer a la Reserva Oasis de La Campana por donarme las plántulas de palma chilena y facilitarme su vivero y terrenos para realizar mis experimentos, así como a CONAF y los guardaparques del Parque Nacional La Campana. Al Instituto de Ecología y Biodiversidad, que me apoyó a través de la Beca de Magíster Proyecto ICM P02-002, becas para asistencia a congresos y financiamiento parcial de los terrenos de esta tesis. A la beca PG/ /2005 del departamento de Postgrado y Postítulo de la Universidad de Chile. Al proyecto Fondecyt 1020550 otorgado a Rodrigo Vásquez y al proyecto de la Internacional Palm Society otorgado a Ramiro Bustamante por el financiamiento parcial de los terrenos de esta tesis.



ÍNDICE

	Página
LISTA DE FIGURAS.....	vi
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT.....	xi
INTRODUCCIÓN.....	1
MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
I. ESPECIE Y SITIO DE ESTUDIO.....	7
II. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	8
a) Experimentos de campo.....	8
b) Efecto de la herbivoría y el microhábitat en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas.....	11
c) Efecto del tamaño de semilla en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas.....	13
III. ANÁLISIS DE DATOS.....	14
RESULTADOS.....	16
a) Efecto de la herbivoría y el microhábitat en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas.....	16
i) Sobrevivencia.....	16
ii) Crecimiento.....	21
b) Efecto del tamaño de semilla en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas.....	22
i) Sobrevivencia.....	22
ii) Crecimiento.....	24
DISCUSIÓN.....	26
REFERENCIAS.....	36
APÉNDICES.....	42



LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Relación entre el largo total de las hojas (calculado como la sumatoria del largo de cada una de las hojas de la plántula) y la biomasa foliar seca. La línea indica la regresión lineal obtenida.	12
Figura 2. Distribución de pesos frescos de semillas de las plántulas utilizadas en los experimentos de campo. La curva representa el ajuste de la distribución normal. (N= 300 semillas)	14
Figura 3. Causas de mortalidad en los distintos tratamientos. CH= con herbívoros, SH= sin herbívoros, BD= bajo el dosel, FD= fuera el dosel. El porcentaje de mortalidad se calculó en base a N=75 plántulas por tratamiento (N total: 300 plántulas).	17
Figura 4. Porcentaje acumulado de plántulas de <i>J. chilensis</i> con daño por herbivoría, en los distintos tratamientos, entre invierno 2005 y verano 2006. CH= con herbívoros, SH= sin herbívoros, BD= bajo el dosel, FD= fuera el dosel.	18
Figura 5. Curvas de sobrevivencia de plántulas de <i>J. chilensis</i> entre invierno 2005 y verano 2006, plantadas en los cuatro tratamientos experimentales. CH= con herbívoros, SH= sin herbívoros, BD= bajo el dosel, FD= fuera el dosel. Distintas letras muestran diferencias entre las curvas de sobrevivencia (Análisis Log-Rank de sobrevivencia, $p < 0,001$). Las flechas indican el tiempo de sobrevivencia promedio en cada uno de los tratamientos.	20
Figura 6. a) Biomasa foliar seca final de las plántulas sobrevivientes en los microhábitat bajo y fuera de la cobertura arbustiva en ausencia de herbívoros. b) Número de hojas promedio de las plántulas sobrevivientes en los dos microhábitats (promedios \pm EE). No hubo diferencias significativas entre microhábitats.	22

	Página
Figura 7. Frecuencias relativas de los tamaños de semillas de las plántulas trasplantadas inicialmente (barras color negro, N= 300) y de las semillas de las plántulas sobrevivientes después de ocho meses (barras color gris, N= 90).	23
Figura 8. a) Pesos de semillas de las plántulas vivas y muertas al final del período de muestreo. b) Pesos de semillas de las plántulas vivas, muertas por desecación y por herbivoría (promedios \pm EE).	24
Figura 9. a) Correlación entre el peso de las semillas y la biomasa foliar seca de las plántulas antes del trasplante, y b) Correlación entre el peso de las semillas y la biomasa foliar seca de las plántulas sobrevivientes (Círculos: plántulas sobrevivientes bajo el dosel arbóreo/arbustivo; Triángulos: plántulas sobrevivientes fuera del dosel).	25
 <u>APÉNDICE 1</u>	
Figura 1. Cambio en el contenido de agua del suelo en los dos microhábitat entre los meses de Septiembre 2005 y Marzo 2006 (promedios \pm 1EE). Distintas letras muestran diferencias entre microhábitats (Comparación múltiple de Tukey)	42
Figura 2. Cobertura del dosel en los microhábitats bajo y fuera el dosel arbóreo/arbustivo (promedios \pm 1EE). Las barras difieren significativamente con $P < 0,0001$ (Prueba U de Mann Whitney).	42
 <u>APÉNDICE 2</u>	
Figura 1. Cobertura de dosel bajo diferentes especies nodrizas (promedios \pm 1EE). Distintas letras muestran diferencias entre especies.	44

Figura 2. Contenido de agua del suelo bajo el dosel arbóreo/arbustivo de distintas especies nodrizas, medido entre los meses de Septiembre del 2005 y Marzo del 2006 (promedios \pm 1EE). Distintas letras muestran diferencias entre especies y entre meses.

45

Figura 3. Curvas de sobrevivencia de plántulas de *J. chilensis* bajo el dosel de distintos grupos de especies nodrizas. Los triángulos rellenos indican las especies con espinas y con follaje deciduo o semideciduo (*R. trinervis* y *A. caven*), los triángulos vacíos indican las especies sin espinas y con follaje siempreverde (*L. caustica*, *Q. saponaria*, *B. linnearis*, *P. boldus* y *Azara sp.*). a) tratamiento con acceso a herbívoros b) tratamiento sin acceso a herbívoros. El asterisco indica diferencias significativas entre curvas de sobrevivencia bajo el dosel de distintas especies nodrizas.

46

Figura 4. a) Biomasa foliar seca final de las plántulas sobrevivientes bajo el dosel de distintas especies nodrizas. b) Número de hojas de las plántulas sobrevivientes bajo el dosel de distintas especies nodrizas (promedios \pm EE). No hay diferencias significativas entre especies nodriza.

48

RESUMEN

En esta tesis se analizó el efecto de tres factores, herbivoría, microhábitat y tamaño de semillas en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas de *Jubaea chilensis*; una especie de palmera endémica de Chile central, con un estado de conservación considerado como “vulnerable”. El estudio se realizó en la Reserva Ecológica privada Oasis de la Campana, en Chile central, entre Julio 2005 y Marzo 2006. En esta Reserva se realizó un experimento de campo donde se trasplantaron 300 plántulas de *J. chilensis* en los siguientes tratamientos: con y sin protección contra herbívoros y en dos tipos de microhábitats, fuera y bajo el dosel de árboles o arbustos nativos. Las plántulas usadas provenían de semillas clasificadas por sus diferentes tamaños (2,7 – 8,9 g.), colectadas *in situ*, y germinadas en condiciones de vivero. Desde Agosto 2005 hasta Marzo 2006 se midió periódicamente la sobrevivencia, herbivoría y crecimiento de las plántulas trasplantadas. Del total de plántulas trasplantadas, 90 sobrevivieron al final del período de muestreo. Los resultados indican que los herbívoros fueron el principal agente de mortalidad, ya que más del 95% de las plántulas expuestas a herbívoros, independiente del microhábitat, fueron depredadas. El dosel de los arbustos protegió a las plántulas de *J. chilensis* de la sequía de verano, ya que las plántulas protegidas de los herbívoros sobrevivieron 2 veces más bajo el dosel que fuera del dosel arbóreo/arbustivo. No hubo diferencias en el crecimiento de plántulas ubicadas en los dos microhábitats. Finalmente, el tamaño de las semillas no tuvo efecto en la

sobrevivencia o crecimiento de las plántulas. Los conejos (*Oryctolagus cuniculus*) serían los principales herbívoros y podrían estar creando un cuello de botella en esta etapa del ciclo de vida de la palma. Estos resultados explicarían la ausencia de plántulas e individuos jóvenes en las poblaciones naturales de *J. chilensis*. Para la recuperación de esta especie sería fundamental proteger las plántulas contra los herbívoros y conservar el matorral nativo que actúa como nodriza durante la sequía de verano.

Palabras claves: *Jubaea chilensis*, herbivoría, microhábitat, facilitación, tamaño de semillas, establecimiento plántulas, zona de clima mediterráneo, Chile central

ABSTRACT

This thesis analyzed the effect of three factors (herbivory, microhabitat and seed size) on the survivorship and biomass of seedlings of *Jubaea chilensis*; an endemic palm tree species of Central Chile, currently considered as a vulnerable species. The study was conducted in the private “Oasis de la Campana Ecological Reserve”, in central Chile. Between July 2005 and March 2006, 300 seedlings of *J. chilensis* were transplanted in the field on the following treatments: with/without protection against herbivores and in two microhabitats, under and outside native shrubs or tree canopy cover. Seedlings came from seeds of different weight (2.7 – 8.9 g.) collected *in situ*, grown in a greenhouse. From August 2005 to March 2006, seedlings survival, herbivore damage and seedling size were periodically measured. Only 90 of the 300 seedlings survived at the end of the experiment. Results showed that herbivores were the principal agent of mortality; over 95% of seedlings accessible to them were consumed, independently of the microhabitat treatment. The canopy cover of trees and shrubs protected the seedlings of *J. chilensis* during the summer drought. More than twice of the seedlings survived under shrubs or tree cover compared to seedling in open areas. However, no differences in foliar biomass were detected between microhabitats. Finally, seed weight showed no effect, neither survival or biomass of *J. chilensis* seedlings. The European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) could be the most important herbivore, creating a bottleneck in this stage of the life cycle of this palm tree. These results can explain the lacking of seedlings

and saplings observed in *J. chilensis* wild populations. For its recovery, it is fundamental to protect seedlings against herbivores, and to conserve the native shrubs and trees which act as nurse for seedlings during the summer drought.

Key words: *Jubaea chilensis*, herbivory, microhabitat, facilitation, seed weight, seedling establishment, Mediterranean-climate region, Central Chile.

INTRODUCCIÓN

Entre las plantas leñosas, la tercera familia más importante de acuerdo al uso humano son las palmas (Haynes & McLaughlin, 2000). Algunos productos que se obtienen de las palmas son, por ejemplo, frutos, semillas, aceites, fibras, y savia, entre otros (Ratsirarson et al., 1995; O'Brien & Kinnaird, 1996; Haynes & McLaughlin, 2000; Sambou et al., 2002). Sin embargo, la alta demanda por estos productos ha llevado a la sobreexplotación y disminución considerable de varias poblaciones de palmas nativas en el Neotrópico (Haynes & McLaughlin, 2000). En Chile continental, la única especie nativa de palma es la palma chilena, *Jubaea chilensis* (Mol) Baillon (Arecaceae). La palma chilena representa un género monotípico y endémico de Chile. Esta especie está actualmente clasificada en la categoría de especie vulnerable (Benoit I., 1989), y se encuentra distribuida en pequeñas poblaciones dispersas, remanentes de una distribución original más extensa (Bordeu, 1992). Estas poblaciones están localizadas principalmente en valles y laderas de la Cordillera de la Costa entre la provincia de Coquimbo y la del Maule, en una angosta área de no más de 400 km de largo (Rundel & Weisser, 1975; Serra et al., 1986).

La palma chilena ha sido sobre-explotada desde tiempos coloniales, para la extracción de la "miel de palma", proceso que implica desarraigar el árbol para extraer su savia con la consecuente muerte de la planta (Serra et al., 1986). Además, su regeneración es afectada por la cosecha masiva de sus semillas para consumo humano, y que abarca gran parte de la producción anual

de semillas (Serra et al., 1986). El impacto de esta actividad es muy importante si se toma en cuenta que la palma chilena es una especie que no tiene reproducción vegetativa y solamente se reproduce a través de semillas.

Actualmente la gran mayoría de las poblaciones remanentes están dominadas por individuos adultos o senescentes, con una baja proporción de juveniles (Michea, 1992, González et al. 1996), sugiriendo que la etapa limitante del reclutamiento de la palma chilena ocurre en los estadíos tempranos del ciclo de vida. Sin embargo, los factores que afectan la regeneración y el establecimiento de la palma chilena en sus hábitats naturales son prácticamente desconocidos. Solamente existen algunos trabajos acerca de los factores que afectan su germinación y cultivo en vivero (Infante, 1989; Cabello, 1997; Arrué, 2000; Solari, 2002). Sólo un estudio de Serra et al. (1986), basado en observaciones realizadas en terreno, sugiere que la germinación y posterior sobrevivencia de la plántula dependerían de la existencia de un grado no determinado de cobertura vegetal. Además, otros trabajos documentan una alta depredación de semillas de palma chilena, tanto por roedores nativos (e.g. *Octodon degus*; Zunino et al., 1992; Yates et al, 1994) como introducidos (e.g. *Rattus rattus*; Calderón et al., datos no publicados). Datos no publicados de Marcelo et al. muestran hasta un 100% de depredación de las semillas de palma chilena puestas en terreno durante un período de una semana en primavera del año 2003. Esta alta depredación podría ser compensada por la alta producción de semillas de las palmas, permitiendo el escape de algunas

semillas de los depredadores. Esto explicaría la presencia esporádica de plántulas y la germinación de semillas de palma chilena observada en condiciones naturales en el valle de Ocoa (observación personal). Sin embargo, el destino de estas plántulas y los factores que afectan su desarrollo durante los estados juveniles en el campo son desconocidos.

Antecedentes en otras especies de la zona mediterránea de Chile muestran que plántulas de especies del matorral que se ubican bajo el dosel de otros arbustos, experimentan menores niveles de desecación y mayor sobrevivencia (Fuentes et al., 1986). Pero a pesar del efecto facilitador de los arbustos, las plántulas no sobreviven durante veranos muy secos (Fuentes et al., 1984). Además de la desecación durante el verano, la herbivoría por el mamífero introducido *Oryctolagus cuniculus*, es otra fuente importante de mortalidad en los microhábitats abiertos entre arbustos, tanto para plantas herbáceas (Jaksic & Fuentes, 1980; Holmgren et al., 2000a) como para la vegetación arbustiva (Fuentes et al., 1983; Fuentes et al., 1984; Holmgren et al. 2000b).

Finalmente, la probabilidad de germinación y establecimiento de las plantas también puede depender fuertemente de atributos fenotípicos como es el tamaño de las semillas, el cual usualmente es considerado un indicador de la adecuación biológica de las plantas parentales (Harper, 1977; Silvertown, 1989). A nivel intraspecífico, semillas más grandes aumentan la probabilidad

de germinación, la tasa de crecimiento, la biomasa y sobre todo la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas resultantes (Stanton, 1984; Moegenburg, 1996; Bonfil, 1998; Jakobsson & Eriksson, 2000; Chacón & Bustamante, 2001; Moles & Westoby, 2004; Green & Juniper, 2004a,b). En la palma chilena se ha documentado una alta variabilidad del peso de semillas entre y dentro de los individuos en un mismo año de fructificación, variando entre los 2 y 10 g. (Marcelo et al., datos no publicados). Esta variabilidad podría ser un factor importante en su probabilidad de establecimiento y sobrevivencia, tomando en cuenta que las semillas más grandes podrían ser atacadas por herbívoros o recolectadas con más frecuencia para el consumo humano.

A pesar de que estos distintos factores ambientales y atributos de las plantas pueden interactuar afectando el establecimiento y sobrevivencia de la regeneración, pocos estudios abordan los efectos combinados de más de un factor en la sobrevivencia durante la germinación y el establecimiento. La mayor parte de los estudios de campo consideran sólo uno o dos factores y su interacción en la sobrevivencia de plántulas (e.g. Hulme, 1994a; Bonfil, 1998; Green & Juniper, 2004b; Green et al, 2004). Sin embargo, es muy importante realizar estudios que analicen el efecto separado y combinado de los distintos factores que afectan la regeneración, tanto para entender las generalidades y particularidades de la dinámica de regeneración en condiciones naturales, como para promover la conservación y restauración de especies vegetales

amenazadas (Soulé, 1986). Tales estudios permiten mejorar los planes de manejo y preservación de las especies vulnerables, en peligro o especies claves, al interior y exterior de sus hábitats naturales (Soulé, 1986). Por lo tanto, es crucial entender el reclutamiento en todas las fases del desarrollo temprano (semillas, plántulas, juveniles) y procesos transicionales entre las etapas, como son la dispersión de semillas, germinación y el crecimiento (Harper, 1977; Gómez et al., 2003; Gómez, 2004). Particularmente, estos estadíos del ciclo de vida son los más vulnerables y frecuentemente se registran cuellos de botella en las dinámicas poblacionales (Harper, 1977; Hutchings & Booth, 1996; Jordano et al, 2004).

El objetivo general de esta investigación fue evaluar mediante un experimento de campo los efectos de la herbivoría, el microhábitat y el tamaño de las semillas en el reclutamiento temprano de plántulas de *J. chilensis* en la población de Ocoa en el matorral de Chile Central. Específicamente, evaluamos las siguientes predicciones: i) La sobrevivencia de plántulas será menor en plantas expuestas a micromamíferos herbívoros (nativos e introducidos) que en plantas inaccesibles a los micromamíferos herbívoros, ii). El crecimiento y la sobrevivencia de las plántulas serán mayores en sitios bajo la cobertura de arbustos que en sitios fuera de los arbustos, en una misma localidad, iii) Las plántulas provenientes de semillas de mayor biomasa sobrevivirán más que las plántulas provenientes de semillas más pequeñas, y iv) Existen interacciones entre estos factores, de manera que bajo condiciones más desfavorables de

establecimiento (con herbivoría y en microhábitats abiertos) el tamaño de semilla adquiere mayor importancia en la supervivencia y crecimiento de las plántulas en comparación a condiciones menos desfavorables de establecimiento (sin herbivoría y en microhábitats abiertos).

MATERIALES Y MÉTODOS

I. ESPECIE Y SITIO DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo entre Febrero del 2005 y Mayo del 2006 en la Reserva Ecológica Privada Oasis de La Campana, propiedad colindante al sector de Ocoa del Parque Nacional La Campana, V región. Este sector abarca parte de la población de palma chilena ubicada en el Valle de Ocoa, siendo éste el principal palmar del país junto con el de Cocalán ubicado en la VI región, con 65.000 y 30.000 ejemplares respectivamente (Rundel & Weisser, 1975; Bordeu 1992; Michea G. 1993). La Reserva Oasis de La Campana se ubica en la Cordillera de la Costa, en el cordón montañoso La Campana-El Roble, entre los 32° 54' y 33° 55' S, a 71° 12' W. La zona presenta un clima mediterráneo, con estación de verano seco e invierno lluvioso, característico de la zona central de Chile (Di Castri & Hajek, 1976). Las temperaturas promedio se ubican alrededor de los 18° C. y las precipitaciones no superan los 300-350 mm. anuales (Pliscoff P., 2002). El sector de Ocoa presenta vegetación del tipo bosque y matorral esclerófilo (Michea, 1988).

La palma chilena se distribuye principalmente en las quebradas con condiciones de humedad permanente, encontrándose asociada fundamentalmente a especies arbóreas y arbustivas tales como el peumo (*Cryptocarya alba*), el quillay (*Quillaja saponaria*), el litre (*Lithrea caustica*), el

boldo (*Peumus boldus*) y el tevo (*Retanilla trinervis*) (Michea, 1988). En la zona de Ocoa del Parque Nacional La Campana y en la reserva privada Oasis de la Campana, la palma chilena es una especie abundante, siendo el componente dominante en la vegetación leñosa del lugar; el promedio de distribución de la especie en esta zona es de 22 ind/ha, llegando en algunos sectores a tener 113 ind/ha (Elórtegui & Moreira, 2002)

II. DISEÑO EXPERIMENTAL

a) Experimentos de campo

Para evaluar las predicciones propuestas realizamos una serie de experimentos de campo usando 300 plántulas de *J. chilensis*, donadas por el vivero de la Reserva Ecológica Oasis de La Campana. Estas plántulas fueron obtenidas de 1000 semillas de distintos tamaños (biomasa fresca) y de la misma cosecha, provenientes de diferentes árboles parentales. Todas las semillas fueron germinadas bajo las mismas condiciones en el vivero de la Reserva Oasis de la Campana. Se midió el largo y ancho de cada semilla para estimar su biomasa mediante una relación alométrica y posteriormente analizar el efecto del tamaño de semilla sobre la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas (véase más adelante). Las 1000 semillas germinadas fueron debidamente rotuladas y se dejaron crecer en el vivero de la Reserva Oasis de La Campana por 5 meses antes de realizar los experimentos de campo.

En Julio 2005 se seleccionaron 300 plántulas al azar y se le midió a cada una el número total de hojas, y el largo y ancho de cada hoja. La última semana de Julio estas plántulas fueron trasplantadas al campo según el siguiente diseño experimental: las 300 plántulas se dividieron en cuatro grupos de 75 plántulas cada uno, donde cada grupo se asignó a uno de los siguientes tratamientos: (1) sin herbivoría / microhábitat abierto, (2) con herbivoría /microhábitat abierto, (3) sin herbivoría /microhábitat cerrado, (4) con herbivoría /microhábitat cerrado. Cada una de las plántulas al momento del trasplante tenía unido el coquito, cuyo tamaño era conocido.

Dentro de la reserva se eligieron tres sitios con presencia de palmas adultas, para realizar los trasplantes. Luego, en cada sitio se eligieron 25 arbustos/árboles, que tuvieran un dosel suficiente para cubrir y proteger las plántulas trasplantadas y de esta manera servir de plantas nodrizas durante el período experimental. En el terreno, las plántulas se trasplantaron en grupos de cuatro individuos en torno a un árbol o arbusto. De estas cuatro plántulas, dos fueron ubicadas en microhábitat cerrado; es decir bajo la cobertura arbórea/arbustiva, y otras dos en microhábitat abierto, sin cobertura arbórea/arbustiva. Para excluir los micromamíferos herbívoros, en cada microhábitat, una de las dos plántulas fue rodeada por una malla de alambre, de ½ pulgada de diámetro, de aproximadamente 70 cm de altura y enterrada 20

cm en el suelo. De este modo, alrededor de cada árbol/arbusto se ubicaron cuatro plántulas, cada una en uno de los cuatro tratamientos experimentales.

Los microhábitats escogidos presentaban diferencias en el contenido de humedad y en la cobertura arbórea o arbustiva. Resultados obtenidos a partir de muestras colectadas durante los meses de Septiembre, Noviembre (2005), Enero y Marzo (2006) en cada uno de los micrositos donde fueron trasplantadas las plántulas muestran que la humedad del suelo de los sitios difirió significativamente entre microhábitats (ANDEVA, $F_{1,293} = 143,77$; $p < 0,0001$). Los sitios bajo cobertura arbórea/arbustiva tuvieron mayor porcentaje de humedad del suelo que los sitios sin cobertura durante los meses de septiembre y noviembre, en cambio durante los meses de verano no hubo diferencias significativas entre los microhábitats (véase Apéndice 1). El porcentaje promedio de cobertura bajo arbustos fue $63,3 \pm 1,2 \%$ ($n= 150$) mientras que en el microhábitat abierto fue $7,7 \pm 1,5 \%$ ($n= 150$; véase Apéndice 1). Finalmente, las especies arbustivas bajo las cuales se trasplantaron las plántulas de palma correspondieron a especies del matorral esclerófilo, asociadas naturalmente a *J. chilensis*, con un dosel cobertor que llegara hasta el suelo. Las especies utilizadas como nodrizas de las plántulas fueron *Acacia caven* ($n=31$), *Lithtraea caustica* ($n=22$), *Baccharis linearis* ($n=10$), *Retanilla trinervis* ($n=5$), *Quillaja saponaria* ($n=4$), *Azara sp.* ($n=2$) y *Peumus boldus* ($n=1$), en proporción a su abundancia en el área.

b) Efecto de la herbivoría y microhábitat en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas

Durante 8 meses (desde principios de Agosto de 2005 hasta fines de Marzo de 2006) se revisaron las plántulas cada 4-5 semanas, para determinar el efecto de los herbívoros y de la cobertura del microhábitat en su sobrevivencia y crecimiento. En cada uno de los muestreos mensuales se determinó cuales plántulas habían sobrevivido, y cuáles habían sufrido herbivoría. Se estimó el porcentaje de las hojas consumidas en cada una de las plántulas dañadas en los tratamientos con y sin herbívoros, tanto bajo como fuera del dosel arbóreo/arbustivo. La superficie foliar dañada se estimó como la diferencia en el largo de las hojas entre 2 mediciones consecutivas.

En cada muestreo además se midió el largo de las hojas, se contó el número total de hojas por plántula y cuando fue posible, se anotó la causa de mortalidad de las plántulas que no sobrevivieron. El largo de las hojas fue usado para obtener una estimación de la biomasa foliar mediante una relación alométrica. Finalmente, se utilizó como variables dependientes de los tratamientos experimentales la sobrevivencia de las plántulas (vivas o muertas) y la biomasa foliar de las plántulas vivas.

Estimación de biomasa de las plántulas

En Mayo de 2006, una sub-muestra de 50 plántulas adicionales mantenidas en vivero por 15 meses y provenientes del mismo grupo de plántulas utilizadas en

este estudio fue extraída de sus potes para medir el número de hojas, largo y ancho de cada hoja, y para medir la biomasa seca foliar. Con esta información se estableció una ecuación de regresión para establecer la relación alométrica entre largo total de las hojas (calculado como la sumatoria del largo de cada una de las hojas de la plántula) con la respectiva biomasa foliar seca de las plántulas. La ecuación obtenida (biomasa foliar = 0,0523 largo total de las hojas; $R^2 = 0,94$) fue utilizada posteriormente para estimar indirectamente la biomasa de las plántulas utilizadas en los experimentos de campo a partir del largo de las hojas (véase Fig. 1).

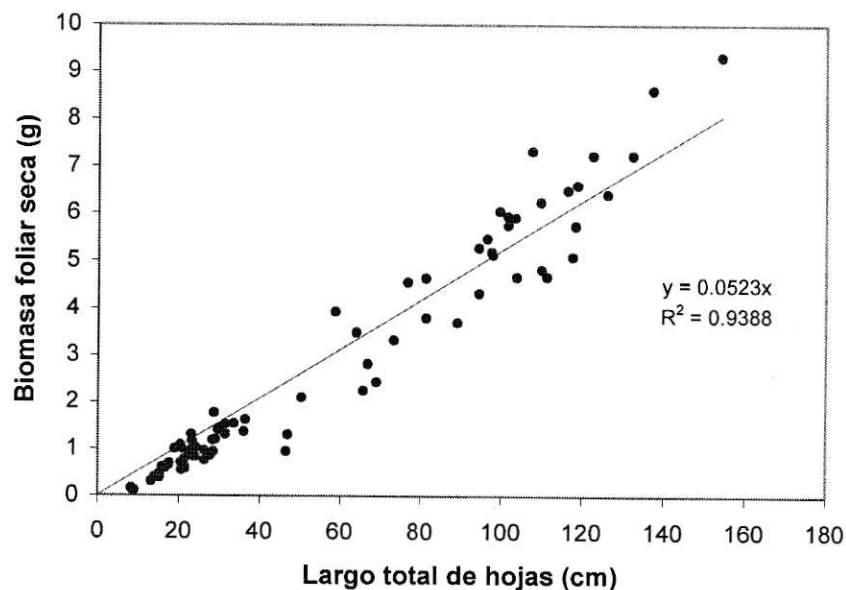


Figura 1.- Relación entre el largo total de las hojas (calculado como la sumatoria del largo de cada una de las hojas de la plántula) y la biomasa foliar seca. La línea indica la regresión lineal obtenida.

c) Efecto del tamaño de semilla en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas

Cada una de las plántulas trasplantadas procedía de semillas de un largo y ancho conocido, determinado en 2005 usando un pie de metro. Antecedentes obtenidos en 2004 de una muestra de más de 1000 semillas provenientes del Parque Nacional La Campana indican una relación positiva significativa entre la biomasa fresca de la semilla y el largo y ancho de la misma ($R^2= 0,78$; $P< 0,005$). Esta relación alométrica se utilizó para obtener una estimación de la biomasa de las semillas usadas en los experimentos. Las semillas de palma chilena presentan un pericarpo muy rígido que no se dilata ante cambios de humedad, por lo cual el largo y ancho de la semilla representa un buen indicador de su biomasa. De esta manera, se analizó la relación entre el peso de las semillas y la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas bajo los cuatro tratamientos. El peso medio de las semillas usadas en este estudio fue de $6,1 \pm 0,1$ g, con un rango entre 2,7 y 8,9 g. La distribución de los pesos frescos de semillas utilizadas en el experimento presentó una distribución normal (Prueba de Kolmogorov Smirnov, $D= 0,04$; $p< 1$; véase Fig. 2).

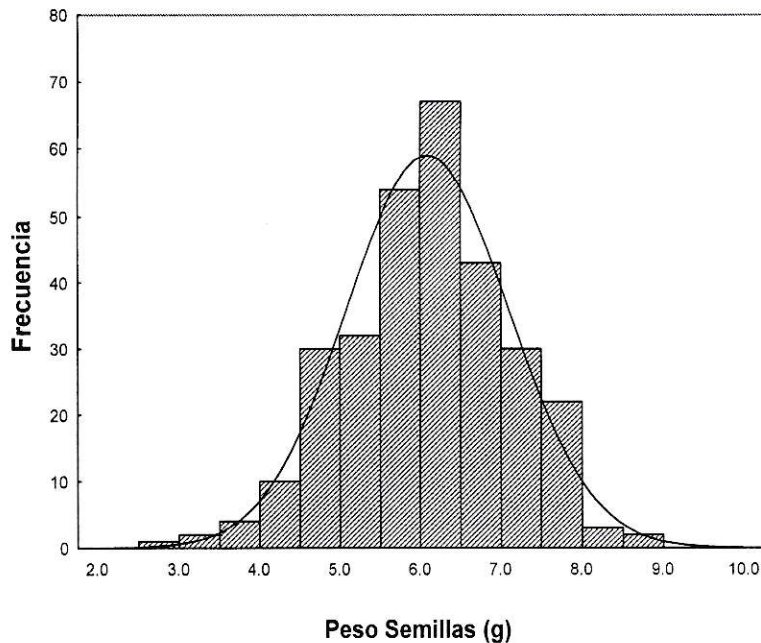


Figura 2.- Distribución de pesos frescos de semillas de las plántulas utilizadas en los experimentos de campo. La curva representa el ajuste de la distribución normal. (N= 300 semillas)

III. ANÁLISIS DE DATOS

La sobrevivencia de plántulas para cada tratamiento fue representada mediante curvas de sobrevivencia (Pyke & Thompson, 1986), las que indican la probabilidad que un individuo sobreviva al menos hasta un tiempo especificado. Los análisis de sobrevivencia fueron realizados utilizando la prueba de Mantel-Haenszel también llamado test *Log-Rank*, una prueba no paramétrica que permite emplear observaciones incompletas, es decir, datos de individuos que se pierden durante el curso del experimento o que sobreviven hasta finalizar el experimento (Pyke & Thompson, 1986; Fox, 2001). Para determinar las

diferencias entre las curvas de supervivencia, se utilizó como prueba a posteriori el test de comparaciones múltiples Holm-Sidak. Las comparaciones en el tiempo de supervivencia de las plántulas entre microhábitats y niveles de herbivoría, además de las comparaciones en tiempo de supervivencia y número de hojas final de las plántulas ubicadas bajo el dosel de diferentes especies nodrizas fueron realizadas con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. La comparación de la biomasa final de las plántulas sobrevivientes en los dos microhábitat se realizó a través de una prueba de t de Student. Para determinar si las plántulas sobrevivientes provienen de semillas más grandes o más pequeñas, se compararon las distribuciones de frecuencias de los tamaños de semillas de las plántulas iniciales (N=300) y las plántulas sobrevivientes (N=90) utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Finalmente, se realizaron correlaciones de Pearson entre el tamaño de semillas y la biomasa de plántulas al inicio del experimento, y entre el tamaño de las semillas y la biomasa de las plántulas sobrevivientes al final del experimento.

Los análisis estadísticos fueron realizados con los programa STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.) y Sigmastat 3.1 (SYSTAT Software Inc.)

RESULTADOS

a) Efecto de la herbivoría y el microhábitat en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas

i) Sobrevivencia

De las 300 plántulas trasplantadas en julio de 2005 a los distintos microhábitats, solamente un 30% estaban aún vivas ocho meses más tarde, pasado el período de sequía estival. Los resultados indican que los herbívoros serían el principal agente de mortalidad de plántulas de palma chilena. Del total de 210 plántulas muertas, el 67,6% había sido depredada por herbívoros, mientras que el 32,4% restante (sin depredación) murió por desecación durante el verano. Considerando solamente el tratamiento “accesible a los herbívoros”, más del 95% de la mortalidad se produjo por herbivoría y un pequeño porcentaje de las plántulas murieron por desecación (1,35% bajo dosel y 4,17% fuera del dosel). Por el contrario, en los tratamientos sin acceso a herbívoros la única causa de mortalidad de plántulas fue la desecación durante la época estival, tanto bajo como fuera de los arbustos (25.3% y 60% respectivamente; Fig. 3)

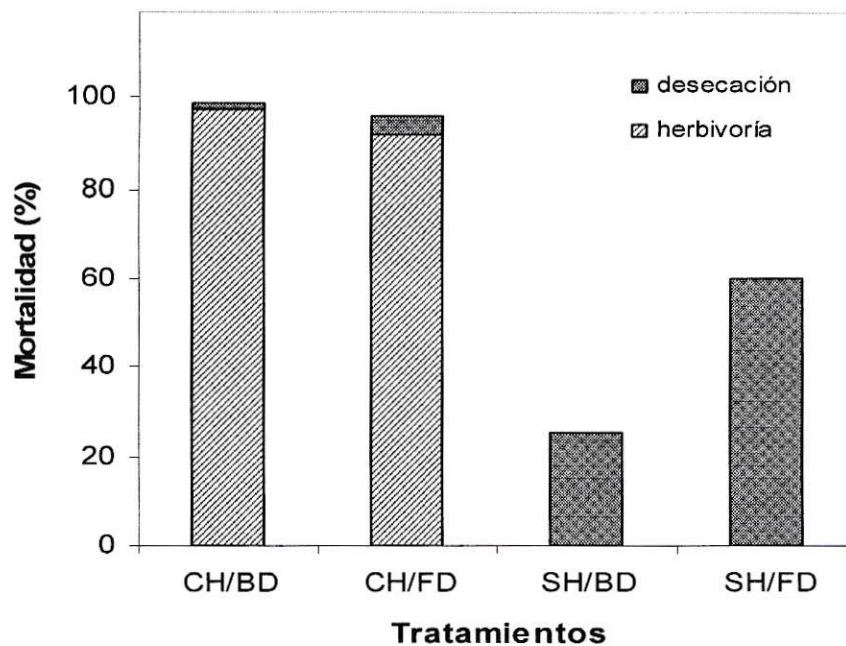


Figura 3.- Causas de mortalidad en los distintos tratamientos. CH= con herbívoros, SH= sin herbívoros, BD= bajo el dosel, FD= fuera el dosel. El porcentaje de mortalidad se calculó en base a N=75 plántulas por tratamiento (N total: 300 plántulas).

En la gran mayoría de los casos, la magnitud del daño causado por los herbívoros fue la defoliación completa, seguida por la muerte de la plántula. De la totalidad de plántulas en el tratamiento con herbívoros, bajo o fuera del dosel arbóreo, solamente el 1,33% sobrevivió. Por otro lado, también en el tratamiento sin herbívoros se observó que el 4,67% de las plántulas sufrieron pérdidas de tejido foliar (véase Fig. 4). Se observó que estas plántulas sufrieron daño de herbivoría debido a que en algunos casos se rompió la malla protectora y en otros casos parte de la plántula se extendió fuera de la malla. Sin embargo, en ninguno de los casos este nivel de daño provocó la muerte de la plántula.

Estas plántulas no fueron consideradas en los análisis de crecimiento entre microhábitats.

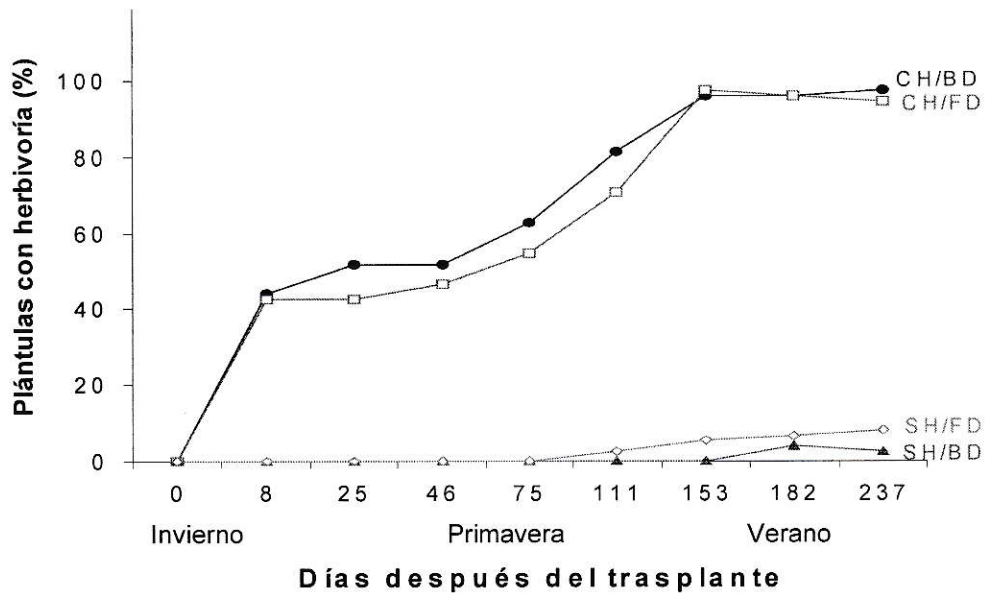


Figura 4.- Porcentaje acumulado de plántulas de *J. chilensis* con daño por herbivoría, en los distintos tratamientos, entre invierno 2005 y verano 2006. CH= con herbívoros, SH= sin herbívoros, BD= bajo el dosel, FD= fuera el dosel.

La sobrevivencia varió significativamente entre tratamientos, tanto entre microhábitats de diferente cobertura como entre condiciones con/sin herbívoros (Análisis Log-Rank de Sobrevivencia, $\chi^2 = 250,77$; gl = 3; $p < 0,001$). La mayor sobrevivencia fue registrada en el tratamiento con exclusión de herbívoros/bajo el dosel arbustivo (74,7%), seguido por el tratamiento sin herbívoros/fuera del dosel (40,0%). Los tratamientos con herbívoros bajo o fuera del dosel tuvieron valores de sobrevivencia de 4,0% y 1,3% respectivamente durante los ocho meses de monitoreo. En las plántulas expuestas a herbívoros, hubo una

mortalidad diferente en el tiempo entre los microhábitats bajo y fuera del dosel arbustivo. Durante los primeros 5 meses (Invierno y Primavera del 2005), la mortalidad de plántulas fue mayor en el microhábitat bajo dosel. Sin embargo, la mortalidad se equiparó en los dos microhábitats durante los siguientes tres meses de verano (véase Fig. 5). Por otro lado, la mortalidad de palmas en los tratamientos con exclusión de herbívoros fue prácticamente nula hasta el inicio del Verano, pero aumentó entre los meses de Enero y Marzo, principalmente en las plantas ubicadas en el microhábitat sin cobertura arbustiva (véase Fig. 5). Este resultado indica la importancia del dosel protector de los arbustos, en ausencia de herbívoros.

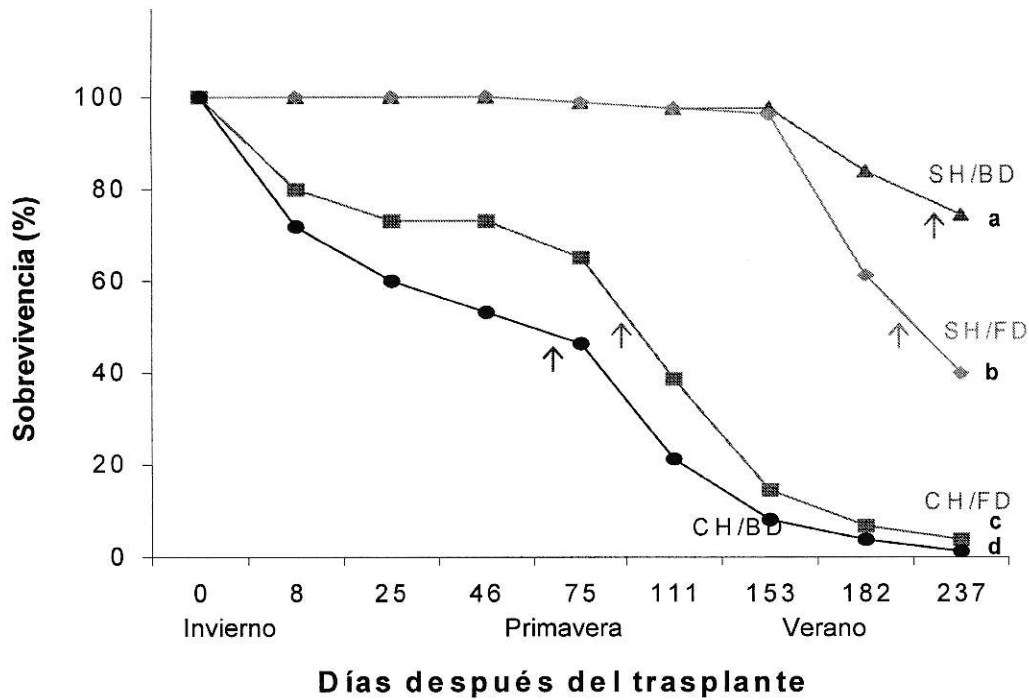


Figura 5.- Curvas de supervivencia de plántulas de *J. chilensis* entre invierno 2005 y verano 2006, plantadas en los cuatro tratamientos experimentales. CH= con herbívoros, SH= sin herbívoros, BD= bajo el dosel, FD= fuera el dosel. Distintas letras muestran diferencias entre las curvas de supervivencia (Análisis Log-Rank de supervivencia, $p < 0,001$). Las flechas indican el tiempo de supervivencia promedio en cada uno de los tratamientos.

Además existieron diferencias en el tiempo de supervivencia promedio entre los tratamientos experimentales (Kruskal-Wallis; $H_{3,300} = 196,05$, $p < 0,001$). Las principales diferencias fueron entre los tratamientos con y sin herbívoros, pues el tiempo de supervivencia promedio fue casi tres veces cuando los herbívoros fueron excluidos. El tiempo promedio de supervivencia en los tratamientos con acceso a herbívoros fue menor bajo dosel arbustivo ($9,5 \pm 1,0$ semanas) que fuera del dosel ($13,2 \pm 1,0$ semanas). En los tratamientos con exclusión de herbívoros, las plántulas bajo el dosel tuvieron en promedio mayor tiempo de

sobrevivencia ($31,4 \pm 0,6$ semanas) que las plántulas fuera del dosel ($28,7 \pm 0,6$ semanas; Fig. 5).

ii) Crecimiento

El promedio de biomasa inicial de las plántulas al ser trasplantadas fue de $0,94 \pm 0,02$ g ($n = 300$), y no hubo diferencias entre las plántulas usadas en los distintos tratamientos ($H_{3,300} = 6,35$; $p = 0,17$). Tampoco hubo diferencias iniciales entre tratamientos en el número de hojas ($H_{3,300} = 3,29$; $p = 0,35$), pues el 96 % de las plántulas al momento de trasplante tenían una sola hoja, y el restante 4 % tenía dos hojas.

Debido a la escasa sobrevivencia de las plántulas expuestas a herbívoros, se comparó el crecimiento de plántulas sobrevivientes después de ocho meses entre los microhábitat bajo y fuera la cobertura arbustiva sólo en las exclusiones de herbívoros. No hubo diferencias significativas en la biomasa foliar seca final de las plántulas entre los microhábitats con distinta cobertura arbustiva ($t = 1,37$; $p = 0,18$; Fig. 6a), ni tampoco en el número de hojas finales de las plántulas sobrevivientes ($Z = -0,11$; $p = 0,91$; Fig. 6b).

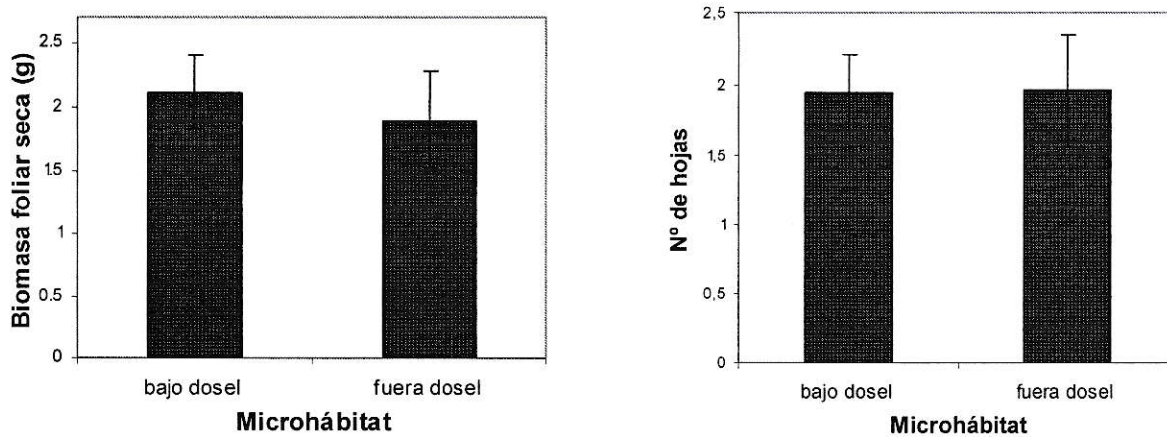


Figura 6.- a) Biomasa foliar seca final de las plántulas sobrevivientes en los microhábitat bajo y fuera de la cobertura arbustiva en ausencia de herbívoros. b) Número de hojas promedio de las plántulas sobrevivientes en los dos microhábitats (promedios \pm EE). No hubo diferencias significativas entre microhábitats.

b) Efecto del tamaño de semilla en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas

i) Sobrevivencia

Para determinar si el tamaño de la semilla tenía efecto sobre la subsiguiente sobrevivencia de las plántulas, se incorporó el peso de las semillas como variable independiente en el análisis de sobrevivencia. No hubo efecto significativo del tamaño de la semilla en la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas en ninguno de los cuatro tratamientos (Regresión Proporcional de Cox, $\chi^2 = 0,13$; gl = 1; p = 0,72).

Como otra forma de evaluar este efecto potencial, se compararon las distribuciones de tamaños de las semillas de las 300 plántulas trasplantadas inicialmente y de las 90 plántulas sobrevivientes y tampoco se observaron diferencias significativas (Kolmogorov Smirnov, $T = 17603$; $p = 0,99$; véase Fig. 7). Por lo tanto, las semillas que originaron las plántulas sobrevivientes fueron una muestra al azar del conjunto de semillas usadas en este experimento.

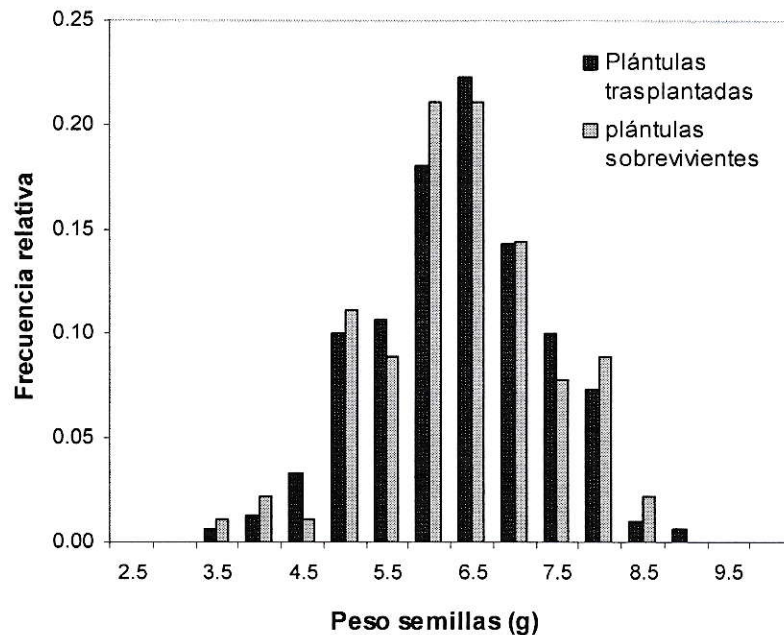


Figura 7.- Frecuencias relativas de los tamaños de semillas de las plántulas trasplantadas inicialmente (barras color negro, $N = 300$) y de las semillas de las plántulas sobrevivientes después de ocho meses (barras color gris, $N = 90$).

Comparando los pesos de las semillas de las plántulas muertas y sobrevivientes, no hubo diferencias significativas ($F_{1,298} = 0,25$; $p = 0,62$; Fig.

8a), y tampoco hubo diferencias entre las plántulas muertas por desecación y por herbivoría ($F_{2,297} = 0,16$; $p = 0,89$; Fig. 8b)

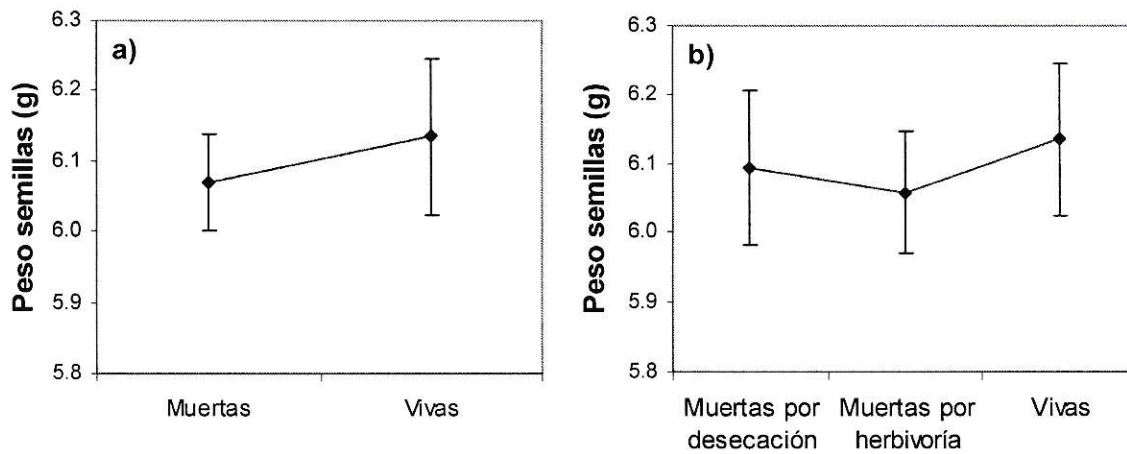


Figura 8.- a) Pesos de semillas de las plántulas vivas y muertas al final del período de muestreo. b) Pesos de semillas de las plántulas vivas, muertas por desecación y por herbivoría (promedios \pm EE).

ii) Crecimiento

Se encontró una leve correlación positiva entre el peso de la semilla y la biomasa inicial de plántulas, al momento del trasplante (Pearson $R = 0,12$; $p = 0,03$; Fig. 9a), pero no hubo un efecto del peso de las semillas sobre la biomasa foliar de las plántulas sobrevivientes, tanto bajo (Pearson $R = 0,20$; $p = 0,15$) como fuera del dosel arbustivo (Pearson $R = 0,008$; $p = 0,97$; Fig. 9b).

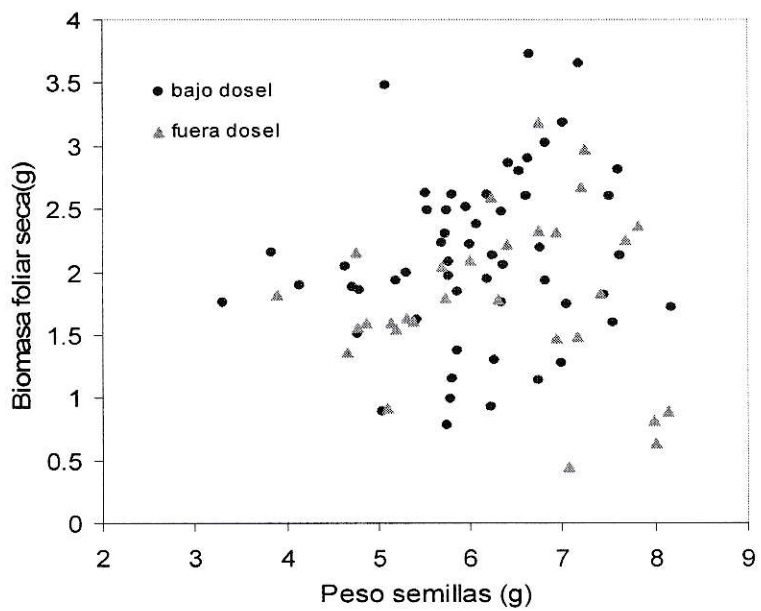
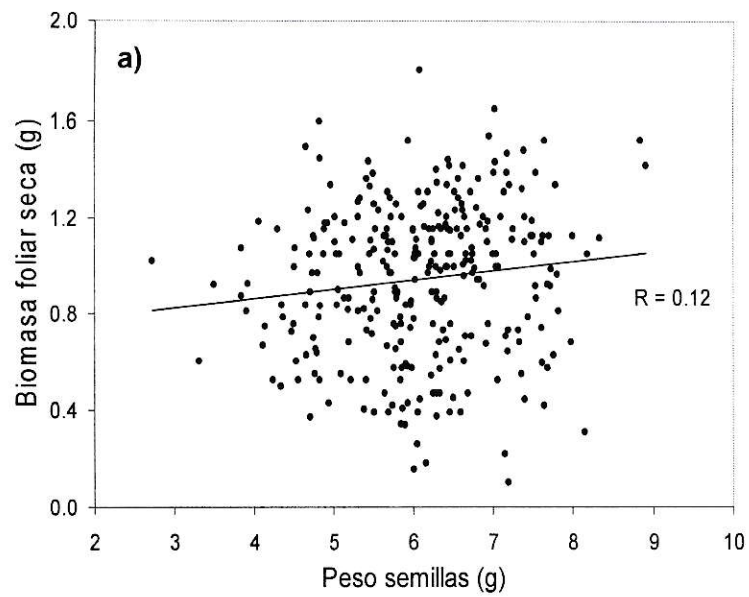


Figura 9.- a) Correlación entre el peso de las semillas y la biomasa foliar seca de las plántulas antes del trasplante, y b) Correlación entre el peso de las semillas y la biomasa foliar seca de las plántulas sobrevivientes (Círculos: plántulas sobrevivientes bajo el dosel arbóreo/arbustivo; Triángulos: plántulas sobrevivientes fuera del dosel).

DISCUSIÓN

El objetivo general de esta tesis fue evaluar el rol de los herbívoros, del microhábitat y del tamaño de semilla en la dinámica de regeneración de la palma chilena, *Jubaea chilensis*, una especie amenazada por la destrucción de su hábitat y la colecta de sus semillas, cuyas plántulas son escasas en el matorral de Chile central, incluso en áreas donde existen grandes poblaciones de adultos. Los resultados sugieren que el principal factor que limita la sobrevivencia de las plántulas de esta especie, en un período de una estación de crecimiento (invierno 2005 – verano 2006), es la herbivoría. El microhábitat bajo el dosel arbustivo facilita la sobrevivencia de las plántulas durante la sequía de verano, pero estos efectos positivos del microhábitat estarían subordinados a los fuertes efectos negativos de los herbívoros, mientras que el tamaño de las semillas no tendría ningún efecto durante esta etapa del ciclo de vida de *J. chilensis*.

La herbivoría por vertebrados constituyó casi el 70% de la mortalidad de plántulas de palma en este período. Este efecto negativo fue mayor en los microhábitats bajo el dosel arbustivo al inicio del experimento, pero luego, durante la sequía de verano los herbívoros también consumieron las plántulas presentes en sitios abiertos, por lo que no habría microhábitats seguros contra herbívoros para plántulas de palma chilena en este sitio de estudio, donde la cobertura arbustiva es espacialmente heterogénea.

El principal herbívoro causante de la mortalidad de plántulas de palma chilena sería el conejo introducido, *O. cuniculus*. Durante los muestreos en terreno, se observaron abundantes fecas de *O. cuniculus* junto a varias de las plántulas dañadas. Además, en varias plántulas se encontró el tallo cortado, con las hojas cortadas a un lado del tallo, pero sin haber sido consumidas. Este patrón de daño en el tallo sin consumo de hojas es muy similar al descrito por Gillman & Orden (2003), en referencia al daño por *O. cuniculus* sobre varias especies de plántulas leñosas en bosques de Nueva Zelanda.

En el matorral de Chile central, se ha descrito que *O. cuniculus* es una causa importante de mortalidad de especies herbáceas y de plántulas de arbustos nativos, en muchos hábitats, especialmente en los lugares abiertos fuera del dosel arbustivo continuo, ya que *O. cuniculus* forrajearía más frecuentemente en estos sitios (Jaksic & Fuentes, 1980; Fuentes et al., 1983; Fuentes et al., 1984; Holmgren et al., 2000b). Sin embargo, Simonetti (1989) propone que *O. cuniculus* usaría de igual manera las áreas bajo arbustos que entre arbustos en lugares con cobertura heterogénea. Esto explicaría la alta herbivoría bajo el dosel arbustivo al principio del muestreo

En las etapas de desarrollo subsecuentes, cuando las plántulas crecen, otros herbívoros, como por ejemplo, el ganado consumen ejemplares mayores de *J. chilensis* (observación personal) y podrían ser agentes importantes de mortalidad de juveniles. En el valle de Ocoa (Parque Nacional La Campana y sus alrededores) el ganado también es un factor importante de mortalidad de

plántulas de *Beilschmiedia miersii*, otro árbol endémico de Chile en peligro de extinción (Henríquez & Simonetti, 2001).

Los resultados indican que la probabilidad de muerte de palmas por desecación es significativamente menor bajo el dosel de otras especies arbustivas ya establecidas que en lugares abiertos sin un dosel protector. La sobrevivencia de plántulas fue hasta dos veces mayor en los sitios bajo el dosel durante los meses de verano del período de estudio. Tomando en cuenta sólo las plántulas protegidas contra los herbívoros, la sobrevivencia fue similar bajo las distintas especies de arbustos nodrizas en el sitio de estudio (Apéndice 2). Sin embargo, no todas las especies arbóreas o arbustivas tuvieron efecto facilitador de la misma magnitud sobre las plántulas de palma no protegidas contra herbívoros. Las plántulas ubicadas bajo *A. caven* y *R. trinervis* fueron depredadas antes que las plántulas bajo otras especies de arbustos. *A. caven* y *R. trinervis* podrían ofrecer refugio a algunos micromamíferos bajo su dosel espinoso, aumentando de esta manera la herbivoría bajo su follaje.

Posibles mecanismos que darían cuenta de la mayor sobrevivencia de plántulas de palma bajo dosel son consecuencia del sombreado y una mayor humedad del suelo bajo árboles y arbustos, especialmente durante los meses de verano (Gómez-Aparicio et al. 2005). Nuestros datos muestran que durante los meses de sequía el contenido de humedad del suelo no difirió entre microhábitats. Por lo tanto, las diferencias en sobrevivencia de plántulas entre los microhábitats se deberían a menor pérdida de agua por transpiración debido

a una reducción de la temperatura en la sombra. Gómez-Aparicio et al. (2005) al comparar los “efectos de suelo” y los “efectos de sombra” en el mecanismo de facilitación en los ecosistemas mediterráneos montanos de España, encuentra que si bien ambos efectos benefician el desempeño de plántulas de *Quercus* y *Pinus*, el efecto de sombreamiento por el dosel también fue el más importante.

A pesar de que existen diferencias en la sobrevivencia de plántulas bajo y fuera del arbóreo/arbustivo, no hubo diferencias en la biomasa de las plantas sobrevivientes en ambos microhábitats. Estas similitudes en la biomasa sugieren que las plántulas en ambos microhábitats no estarían limitadas por recursos, o estarían usando reservas acumuladas durante la estación húmeda. También es posible que plántulas a esa edad todavía puedan usar reservas del endosperma de la semilla. Al inicio de este experimento de campo, en invierno de 2005, todas las plántulas conservaban su cotiledón, el cual podría representar una reserva de nutrientes importante durante la época seca subsiguiente. Si éste fuera el caso, al perderse el cotiledón, el microhábitat adquiriría mayor importancia en el crecimiento de las plántulas. Estas hipótesis podrían ser abordadas en futuros estudios por períodos más largos.

En resumen, la magnitud del efecto nodriza de los árboles y arbustos estaría determinado por una cierta estructura del dosel del matorral cobertor, más que por la identidad de las especies que componen este dosel (Apéndice 2). Si bien, una cierta cobertura favorece la sobrevivencia de plántulas, podría

haber una interacción entre efectos positivos y negativos de los arbustos. Bajo algunas especies de arbustos (*A. caven* y *R. trinervis*) las palmas sufrieron mayor herbivoría al ser trasplantadas en invierno, aunque durante el verano su dosel las protege contra la desecación. Sin embargo, bajo el escenario actual y la heterogeneidad de cobertura arbustiva en el área de estudio, la facilitación provista por los arbustos no compensa los efectos de la herbivoría, por lo que este último proceso constituye el principal cuello de botella de la regeneración entre las fases de semilla y plántula.

Paralelamente, en las últimas décadas en Chile Central ha incrementado significativamente la frecuencia de incendios resultado de actividades antrópicas (Montenegro et al. 2004). Al parecer los individuos adultos de palma chilena serían bastante resistentes al fuego y existiría baja mortalidad debido a los incendios (González & Vita.1987). Sin embargo, este aumento en el régimen de incendios si podría afectar la sobrevivencia y el establecimiento de nuevas plántulas que logren escapar a la herbivoría, además de afectar y disminuir la cubierta vegetal acompañante que facilita el establecimiento de plántulas en la época estival.

Escenario actual vs. escenario histórico en la regeneración de J. chilensis

Observaciones de terreno muestran que existen muy pocos juveniles en poblaciones naturales. Sin embargo, el escenario actual donde se desarrolla la palma no necesariamente es un reflejo del escenario histórico que experimentaba *J. chilensis*. Desde la colonización europea, la zona central de Chile ha sido permanentemente deforestada para suplir de leña y carbón a la creciente población, para mantener actividades mineras y crear campos agrícolas y praderas para el pastoreo del ganado. Charles Darwin, durante su visita al cerro La Campana en 1830, describe la presencia de actividades mineras y ganaderas en el sector, lo cual implica la deforestación de los bosques originales para solventar estas actividades (Rundel & Weisser, 1975). En otras zonas del centro y centro-norte del país, relatos de Claude Gay y Benjamín Vicuña Mackenna, alrededor de los años 1830 – 1870, describen frondosos bosques, que fueron arrasados para obtener madera, leña y carbón (Elizalde 1970). Por ejemplo, C. Gay culpa directamente a las ordenanzas de minería que autorizaban la corta de los bosques como causa de la aridez de la zona de Coquimbo. Análisis polínicos de Villa-Martínez et al. (2003) muestran cambios desde una vegetación más hidrófila a una más xérica en la laguna de Aculeo, al suroeste de Santiago durante los últimos 200 años, lo que coincide con la colonización de esta zona y con un brusco aumento en la cantidad de cenizas producto de incendios de origen antrópico. Actualmente, la mayor parte

de las especies leñosas presentes en toda la región mediterránea, incluida la zona de estudio, corresponden a renovales a partir de tocones de los árboles más antiguos. En todo Chile central es frecuente observar restos de hornos para la elaboración de carbón. En base a estos antecedentes, es posible pensar que los sitios bajo dosel, donde regeneraba *J. chilensis* eran dominados por un dosel arbóreo continuo, menos heterogéneo que el observado actualmente, en forma de parches interrumpidos por áreas abiertas (Fuentes et al. 1984). Asimismo, el principal herbívoro actual, *O. cuniculus*, introducido durante el siglo XIX, ha incrementado el efecto de la herbivoría en la etapa de regeneración de *J. chilensis*

Para entender la demografía de especies longevas, es importante combinar los experimentos de campo, de corto plazo, con datos históricos de regeneración (Hulme 1994). Por lo tanto, a pesar de la escasez de información, es importante integrar los resultados de los experimentos de campo de esta tesis con datos históricos de regeneración *J. chilensis*. Lamentablemente, los antecedentes son escasos, pero estos permiten hipotetizar que en condiciones pre-colonización europea, el efecto facilitador del dosel arbóreo fue más importante y el efecto de la herbivoría menos importante que hoy en día, donde el principal herbívoro es *O. cuniculus*.

Aplicación de los resultados obtenidos en la conservación de la palma

La información sobre los factores que influyen en los aspectos demográficos de especies vulnerables es clave en el diseño de planes de conservación y de restauración de especies en ecosistemas mediterráneos (Jordano et al., 2004). En particular, la identificación de cuellos de botella demográficos puede ser directamente aplicable en los esfuerzos de reforestación en aquellos microhábitats identificados como “favorables” para el reclutamiento. Así, es posible diseñar ensayos de repoblación con máxima probabilidad de establecimiento (Jordano et al., 2004; Gómez-Aparicio et al., 2004). En este estudio, se analizaron tres factores, entre los cuales la herbivoría es el principal responsable del cuello de botella en la regeneración de la palma chilena en el área de estudio, pero a su vez también demuestra que otros efectos, como el efecto facilitador del dosel arbustivo tendría un impacto positivo cuando el efecto de los herbívoros es removido. Otros factores propios de la especie, como la variación del tamaño de las semillas no presentaron efectos significativos. Es importante notar que los factores que limitan la regeneración de esta especie pueden cambiar en una escala de tiempo mayor, considerando otras fases del desarrollo, y pueden haber cambiado en el pasado como consecuencia de la actividad antrópica que ha alterado la estructura espacial y vertical del matorral. Las actividades humanas no sólo cambian la composición de especies, sino que también cambian las interacciones entre organismos,

como por ejemplo, a través de la introducción de un herbívoro exótico de amplia distribución (e.g. Henríquez & Simonetti, 2001; Gutiérrez et al., 2007). Si los efectos actuales de las interacciones entre factores que determinan o limitan la regeneración de la palma chilena se analizan en función de la historia del lugar, se puede comprender mejor los patrones observados.

En consecuencia, para el caso particular de los esfuerzos por la conservación de *J. chilensis*, parece necesario disminuir de la presión de herbivoría en las distintas poblaciones. A diferencia de otras especies que sufren de altos niveles de herbivoría, la palma chilena no se reproduce en forma asexual, ni rebrota después de la pérdida de hojas o ramas (e.g. Gómez et al. 2003). Por lo tanto, la regeneración depende de la germinación de semillas y sobrevivencia en las etapas iniciales post-germinación. Además de la herbivoría, esta especie sufre una alta pérdida de semillas por el consumo de las poblaciones humanas, lo que reduce su germinación en condiciones naturales. Las palmas que logren establecerse sufren alto riesgo de depredación por *O. cuniculus*, por ganado y riesgo creciente de muerte por incendios periódicos en las etapas juveniles y de desarrollo más avanzadas. Bajo las condiciones actuales del matorral costero, con abundancia de conejos y estructura de parches abiertos y con cobertura heterogénea, sujetos a una alta probabilidad de incendios, la palma chilena no se estaría regenerando naturalmente, por lo que la persistencia de sus poblaciones requiere necesariamente de acciones concretas de conservación y reforestación.

En este plan de conservación de la palma, es fundamental prevenir primeramente la herbivoría para permitir el establecimiento y sobrevivencia de plántulas, única forma en la cual esta especie puede persistir en su ambiente natural. Sin embargo, es necesario analizar también el efecto de herbívoros en estadios mas avanzados de crecimiento, y a más largo plazo, controlar la frecuencia de los incendios en áreas de conservación o restauración.

REFERENCIAS

- Arrué K. 2000. Ensayo de germinación de Palma chilena (*Jubaea chilensis* (Mol.) Baillon) con fines de propagación masiva. Memoria de título Ingeniero Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile.
- Benoit I (ed). 1989. Libro rojo de la flora terrestre de Chile. Corporación Nacional Forestal. Santiago. 157 pp.
- Bonfil C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* **85**: 79-87.
- Bordeu A. 1992. Visión del Estado sobre la Palma Chilena (*Jubaea chilensis* (Mol) Baillon): su conservación y potencial productivo. Corporación Nacional Forestal, artículo de Simposio "La Palma Chilena, un recurso forestal: estado actual del conocimiento". Documento Multigrafiado.
- Bozinovic F & Medel RG.1988. Body size, energetic and foraging of raptors in central Chile - an inference. *Oecologia* **75**: 456-458.
- Cabello A. 1997. Notas del centro productor de semillas de árboles forestales. [en línea]. Determinación del contenido de humedad y de la germinación de semillas de *Jubaea chilensis* en el vivero, en el laboratorio y de embriones extirpados cultivados *in vitro*. <http://www.uchile.cl/facultades/sc_forestales/Publicaciones/cesaf/n11/2.htm> [consulta: mayo 2005].
- Calderón L.L. Efectos de la presencia de roedores introducidos (*Rattus rattus*) en la depredación de semillas en *Jubaea chilensis* (Mol) Baillon (Arecacea) en el Parque Nacional La Campana. Tesis de Licenciatura en Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile (en preparación).
- Chacón P. & Bustamante R.O. 2001. The effects of seed size and pericarp on seedling recruitment and biomass in *Cryptocarya alba* (Lauraceae) under two contrasting moisture regimes. *Plant Ecology* **152**: 137-144.
- Di Castri F. & Hajek E.R. 1976. Bioclimatología de Chile. Imprenta-Editorial de la Universidad Católica de Chile. Santiago. 129 pp.
- Elizalde R. 1970. La sobrevivencia de Chile. Ministerio de Agricultura, Servicio Agrícola y Ganadero (Chile). El Escudo Impresores, Santiago. 492 pp.

Fox G.A. 2001. Failure time analysis: Studying times to events and rates at which events occur. Págs 235-267 en S.M Scheiner and J. Gurevitch, editores. Designs and analysis of ecological experiments. Chapman and Hall, New York.

Fuentes E.R., Jaksic F.M & Simonetti J.A. 1983. European rabbits versus native rodents in central Chile: effects on shrub seedlings. *Oecologia* **58**: 411-414.

Fuentes E.R., Otaiza R.D., Alliende M.C., Hoffmann A.J. & Poiani A. 1984. Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* **62**: 405-411.

Fuentes E.R., Hoffmann A.J., Poiani A. & Alliende M.C. 1986. Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia* **68**: 358-366.

Gay C. 2001. Sobre las causas de la disminución de los montes en la provincial de Coquimbo. Págs. 281-286 en Squeo F., Arancio G. & Gutiérrez J. R. editores. Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

Gillman L.N. & Ogden J. 2003. Seedling mortality and damage due non-trophic animal interactions in a northern New Zealand forest. *Austral Ecology* **28**: 45-52.

Gómez J.M., García D., Zamora R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* **180**: 125-134.

Gómez J.M. 2004. Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology* **172**: 287-297.

Gómez-Aparicio L., Zamora R., Gómez J.M., Hodar J.A., Castro J. & Baraza E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* **14**: 1128-1138.

Gómez-Aparicio L., Gómez J.M., Zamora R. & Boettinger J.L. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* **16**: 191-198.

González L.A., Garfias R., Reyes R., Rodríguez M., Villablanca C. 1996. Catastro de palma chilena, *Jubaea chilensis* (Mol.) Baillon, en la ex hacienda Las Siete Hermanas, V región, Valparaíso, Chile. Universidad de Chile, informe interno.

González L.A. & Vita A. 1987. Palma: uso, regeneración y tratamientos. *Revista del Campo* **11**(569): 14-15.

Green P.T. & Juniper P.A. 2004a. Seed-seedling allometry in tropical rain forest trees: seed mass-related patterns of resource allocation and the "reserve effect". *Journal of Ecology* **92**: 397-408.

Green P.T. & Juniper P.A. 2004b. Seed mass, seedling herbivory and the reserve effect in tropical rainforest seedlings. *Functional Ecology* **18**: 539- 547.

Green P.T., Lake P.S. & O'Dowd D.J. 2004. Resistance of island rainforest to invasion by alien plants: influence of microhabitat and herbivory on seedling performance. *Biological Invasions* **6**: 1-9.

Gutiérrez J.R., Holmgren M., Manrique R., Squeo F.A. 2007. Reduced herbivore pressure under rainy ENSO conditions could facilitate dryland reforestation. *Journal of Arid Environments* **68**: 322-330.

Harper J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York.

Haynes J. & McLaughlin J. 2000. *Edible Palms and their uses*. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida.

Henríquez C.A. & Simonetti J.A. 2001. The effect of introduced herbivores upon an endangered tree (*Beilschmiedia miersii*, Lauraceae). *Biological Conservation* **98**: 69-76.

Holmgren M., Avilés R., Sierralta L, Segura A.M. & Fuentes E.R. 2000a. Why have European herbs so successfully invaded the Chilean matorral? Effects of herbivory, soil nutrients, and fire. *Journal of Arid Environments* **44**: 197-211.

Holmgren M., Segura A.M. & Fuentes E.R. 2000b. Limiting mechanisms in the regeneration of the Chilean matorral - Experiments on seedling establishment in burns and cleared mesic sites. *Plant Ecology* **147**: 49-57.

Hulme P.E. 1994. Natural regeneration of yew (*Taxus baccata* L.): microsite, seed or herbivore limitation? *Journal of Ecology* **84**: 853-861.

Hutchings M.J. & Booth K.D. 1996. Studies of the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. 2. Germination and early survivorship of seedling under different management regimes. *Journal of Applied Ecology* **33**: 1182-1190.

- Ibañez I. & Schupp E.W. 2001. Positive and negative interactions between environmental conditions affecting *Cercocarpus ledifolius* seedling survival. *Oecologia* **129**: 543-550.
- Infante L. 1989. Estudio de germinación de Palma chilena (*Jubaea chilensis*). Memoria de título Ingeniero Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile.
- Jakobsson A. & Eriksson O. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* **88**: 494-502.
- Jaksic F.M., Fuentes E.R. & Yañez J.L. 1979. Spatial distribution of the old world rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile. *Journal of Mammalogy* **60**: 207-209.
- Jaksic F.M. & Fuentes E.R. 1980. Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing?. *Journal of Ecology* **68**: 665-669
- Jordano P., Pulido F., Arroyo J., García-Castaño J.L. & García-Fayos P. 2004. Procesos de limitación demográfica. Págs. 229-248 en Valladares F. editor. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio del Medio Ambiente, Madrid, España.
- Elórtegui S. & Moreira A. 2002. Re.verde.siendo: el estrato vegetal. Págs 93-111 en Elórtegui & Moreira editores. *Parque Nacional La Campana, origen de una Reserva de la Biósfera en Chile Central*. Taller La Era, Santiago, Chile.
- Michea G. 1988. Estudio poblacional de Palma chilena (*Jubaea chilensis*) en el sector de Ocoa, Parque Nacional La Campana. *Medio Ambiente* **9**: 124- 130.
- Michea G. 1992. Antecedentes técnicos y caracterización de los principales palmares de la V región. Corporación Nacional Forestal, Santiago, Chile.
- Michea G. 1993. Las palmeras chilenas: historia de sobrevivencia. *Revista Chile Forestal* **204**:32-33.
- Moegenburg S.M. 1996. *Sabal palmetto* seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia* **106**: 539-543
- Moles A.T.& Westoby M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* **92**: 372-383.

- Montenegro G., Ginocchio R., Segura A., Keely J.E., Gómez M. 2004. FIRE regimes and vegetation responses in two Mediterranean-climate regions. *Revista Chilena de Historia Natural* **77**: 455-464.
- O'Brien T.G. & Kinnaird M.F. 1996. Effect of harvest on leaf development of the asian palm *Livistona rotundifolia*. *Conservation Biology* **10**: 53-58.
- Pliscoff P. 2002. Climatología del Parque Nacional La Campana. Págs. 22-26 en Elórtegui & Moreira editores. Parque Nacional La Campana, origen de una Reserva de la Biosfera en Chile Central. Taller La Era, Santiago, Chile.
- Pyke D.A. & Thompson J.N. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* **67**: 240-245.
- Ratsirarson J., Silander J.A., Richard A.F. 1996. Conservation and management of a threatened Madagascar palm species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Conservation Biology* **10**: 40-52.
- Rundel P.W. & Weisser P.J. 1975. La Campana, a new national park in central Chile. *Biological Conservation* **8**: 35-46
- Sambou B., Goudiaby A., Ervik F., Diallo D., Camara M.C. 2002. Palm wine harvesting by the Bassari threatens *Borassus aethiopum* populations in north-western Guinea. *Biodiversity and Conservation* **11**: 1149-1161.
- Serra M.T., Gajardo R., Cabello A. 1986. *Jubaea chilensis* (Mol.) Baillon. "Palma chilena" (Palmaceae). Ficha técnica de especies amenazadas: especies vulnerables. Programa de protección y recuperación de la flora nativa de Chile. Corporación Nacional Forestal, Santiago, Chile.
- Silvertown J.W. 1989. The paradox of seed size and adaptation. *Trends in Ecology and Evolution* **4**: 24-26.
- Solari R. 2002. Viverización de palma chilena (*Jubaea chilensis* (Mol.) Baillon) bajo diferentes tratamientos de intensidad de luz, sustratos y fertilización. Memoria de título Ingeniero Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile.
- Soulé M.E., editor. 1986. *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Stanton M.L. 1984. Seed size variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* **65**: 1105-1112.

Villa-Martínez R., Villagrán C. & Jenny B. 2003. The last 7500 cal yr B.P. of westerly rainfall in Central Chile inferred from a high-resolution pollen record from Laguna Aculeo (34° S). *Quaternary Research* **60**: 284-293.

Yates L.R., Saiz F. & Zunino S. 1994. *Octodon degus* nutritional value and food preference in the Ocoa palmar, La Campana National Park, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **67**: 89-99.

Zunino S., Saiz F. & Yates L.R. 1992. Habitat use, density of *Octodon degus* and resource availability in Ocoa, La Campana National Park, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **65**: 343-355.

APÉNDICE 1

Humedad del suelo y cobertura arbustiva en los distintos microhábitats

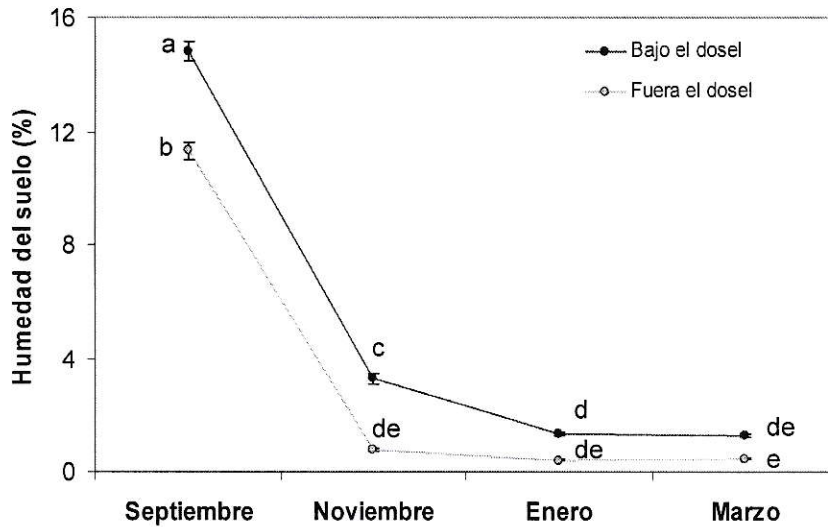


Figura 1- Cambio en el contenido de agua del suelo en los dos microhábitat entre los meses de Septiembre 2005 y Marzo 2006 (promedios \pm 1EE). Distintas letras muestran diferencias entre microhábitats (Comparación múltiple de Tukey).

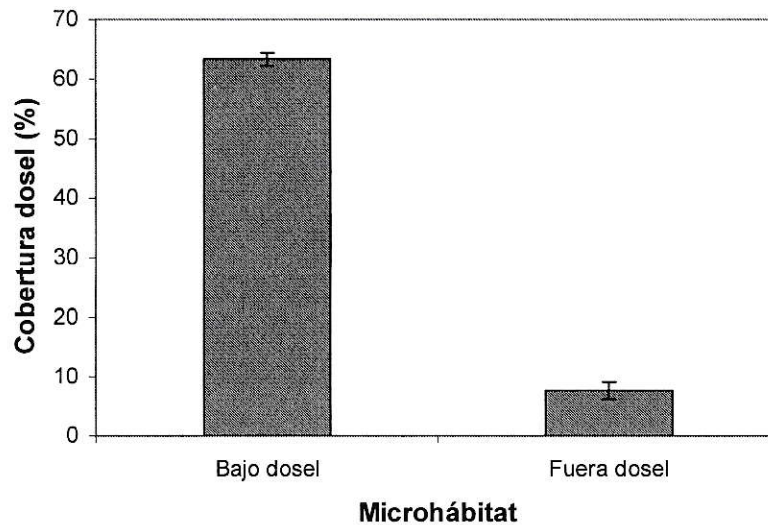


Figura 2.- Cobertura del dosel en los microhábitats bajo y fuera el dosel arbóreo/arbustivo (promedios \pm 1EE). Las barras difieren significativamente con $P < 0,0001$ (Prueba U de Mann Whitney).

APÉNDICE 2

Efecto de las especies arbustivas nodrizas sobre la sobrevivencia de plántulas de *J. chilensis*

En esta tesis se realizaron los experimentos de campo bajo el dosel de distintas especies arbóreas o arbustivas. En este apéndice en particular, se muestran resultados sobre los efectos de estas especies nodrizas en la sobrevivencia de plántulas de *J. chilensis*. Para ello, primero se caracterizaron las condiciones de cobertura del dosel y humedad del suelo bajo cada especie nodriza usada, luego se determinó si existen diferencias en la sobrevivencia de plántulas, y se analizaron los posibles efectos de las especie facilitadoras en plántulas con y sin herbivoría.

a) Caracterización de las condiciones de cobertura y humedad bajo distintas especies nodriza

Considerando cada especie nodriza por separado, se observó que existen diferencias significativas tanto en la disponibilidad de luz (Kruskall Wallis, $H_{6,147} = 51,19$, $p < 0,0001$) como en la humedad de suelo (ANDEVA $F_{5,139} = 5,48$, $p = 0,0001$). Las plántulas de *J. chilensis* ubicadas bajo el dosel de *P. boldus* y *Azara sp* presentaron menor disponibilidad de luz, mientras que las que estaban ubicadas bajo el dosel *B. linearis* tenían mayor disponibilidad de luz (véase Fig. 12). Respecto a la humedad del suelo, ésta varió entre especies y entre meses ($F_{15,417} = 2,35$, $p = 0,003$). En Invierno (Septiembre) no hubieron diferencias

significativas de humedad del suelo, bajo el dosel de las diferentes especies nodrizas, pero en Primavera y Verano (Noviembre, Enero y Marzo), la humedad del suelo fue menor bajo las especies *B. linearis* y *R. trinervis* (Fig. 13).

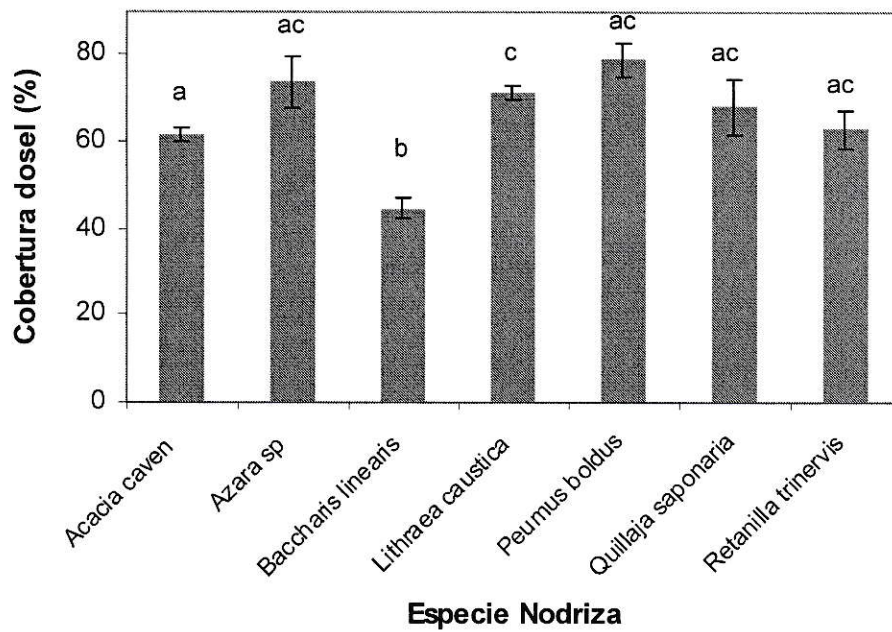


Figura 1.- Cobertura de dosel bajo diferentes especies nodrizas (promedios \pm 1EE). Distintas letras muestran diferencias entre especies.

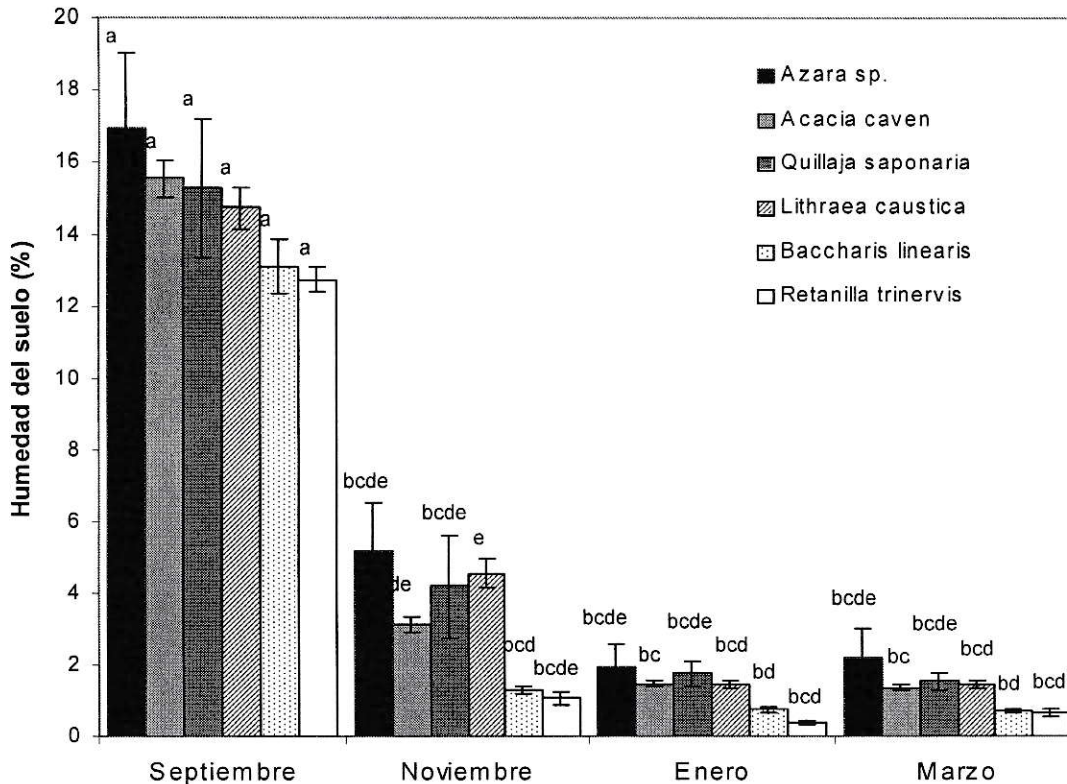
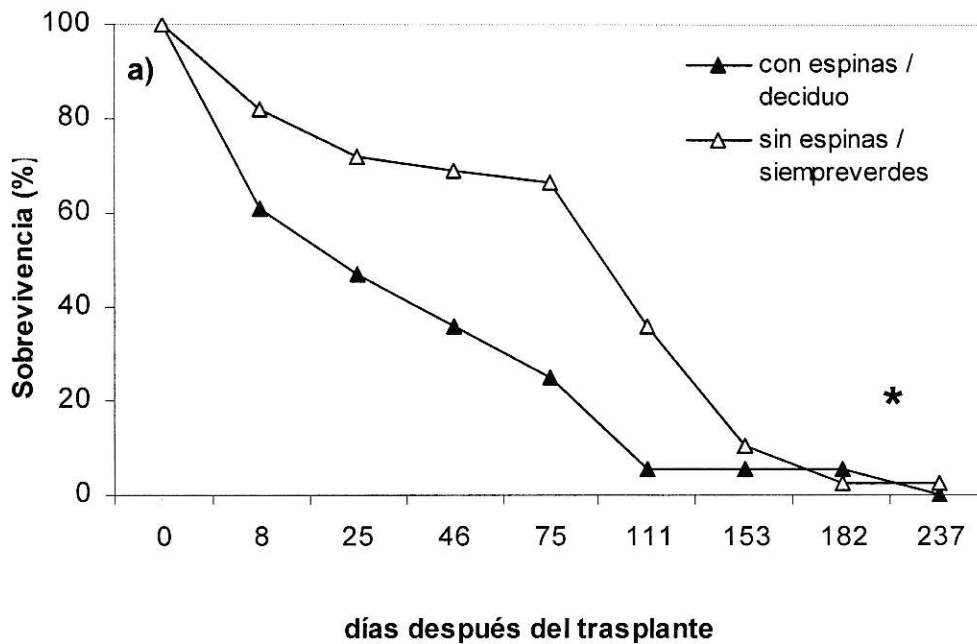


Figura 2.- Contenido de agua del suelo bajo el dosel arbóreo/arbustivo de distintas especies nodrizas, medido entre los meses de Septiembre del 2005 y Marzo del 2006 (promedios \pm 1EE). Distintas letras muestran diferencias entre especies y entre meses.

b) sobrevivencia y crecimiento de plántulas bajo distintas especies nodrizas.

Se determinó si habían especies de plantas que facilitaban en mayor o menor grado el establecimiento de plántulas de *J. chilensis* bajo sus dosel. Para esto las diferentes especies nodrizas se agruparon en dos grupos de acuerdo a sus características fisionómicas; el primero se caracterizó por abundancia de espinas y follaje semidecuido y deciduo (*A. caven* y *R. trinervis*; N=36) y el segundo grupo se caracterizó por la ausencia de espinas y follaje siempreverde (*L. caustica*, *Q. saponaria*, *Azara sp.*, *P. boldus* y *B. linearis*; N=39). En las plántulas con acceso a herbívoros, hubieron diferencias en las curvas de

sobrevivencia entre ambos grupos de especies nodrizas (Análisis Log-Rank de Sobrevivencia, $\chi^2 = 10,24$; g.l.= 1; $p = 0,001$). La sobrevivencia de plántulas en general fue menor bajo el grupo de especies espinosas/deciduos que en el grupo de especies no espinosas/siempreverdes (Fig. 14a). Por el contrario, en las plántulas protegidas contra herbívoros no hubieron diferencias significativas en la sobrevivencia bajo las distintas especies de arbustos nodriza (Análisis Log-Rank de Sobrevivencia, $\chi^2 = 3,12$; g.l.= 1; $p = 0,077$; véase Fig. 14b).



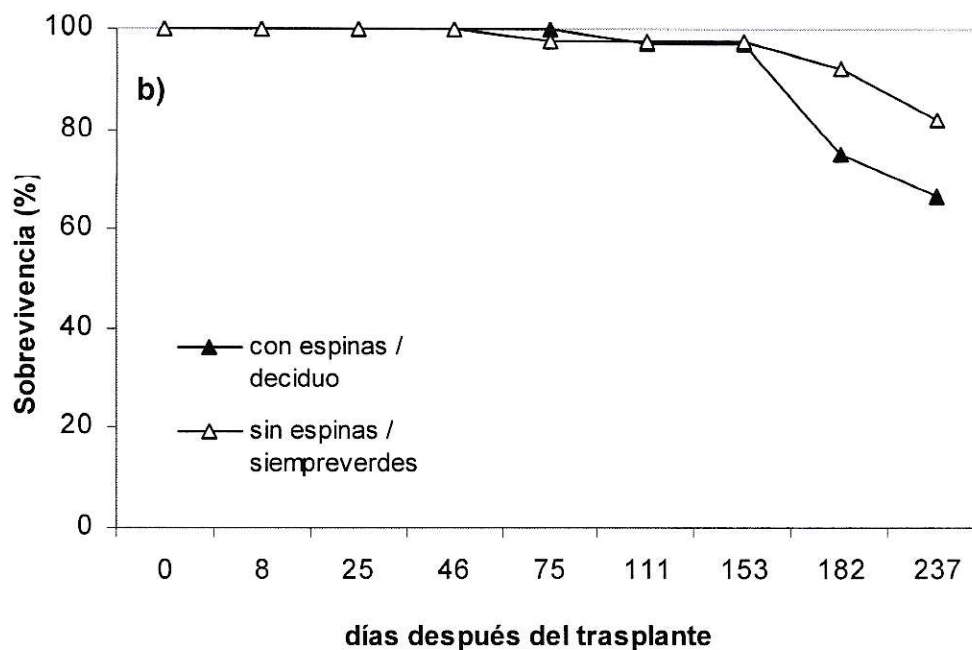


Figura 3- Curvas de sobrevivencia de plántulas de *J. chilensis* bajo el dosel de distintos grupos de especies nodrizas. Los triángulos rellenos indican las especies con espinas y con follaje deciduo o semideciduo (*R. trinervis* y *A. caven*), los triángulos vacíos indican las especies sin espinas y con follaje siempreverde (*L. caustica*, *Q. saponaria*, *B. linearis*, *P. boldus* y *Azara sp.*) a) tratamiento con acceso a herbívoros b) tratamiento sin acceso a herbívoros. El asterisco indica diferencias significativas entre curvas de sobrevivencia bajo el dosel de distintas especies nodrizas.

Analizando la sobrevivencia de las plántulas en función del porcentaje de cobertura del dosel de las distintas especies nodrizas, no se observaron diferencias significativas, tanto cuando se considera en conjunto la cobertura de todas las especies nodrizas (Regresión Logística, $X^2 = 0,30$; $p = 0,59$) como cuando se analiza la cobertura del dosel de las distintas especies nodriza por separado (Regresión Logística, *A. caven* $X^2 = 0.09$, $p = 0.76$; *L. caustica* $X^2 = 0.03$, $p = 0.86$; *B. linearis* $X^2 = 0.09$, $p = 0.76$). De esta manera se puede decir que arriba de un valor umbral de cobertura arbórea o arbustiva hay un efecto

positivo en la sobrevivencia de plántulas de *J. chilensis*, siendo esto más importante que las diferencias en el grado de cobertura entre las distintas especies nodriza.

Finalmente, para analizar si la especie nodriza tiene algún efecto en el crecimiento de las plántulas, se comparó la biomasa y el número de hojas final de las plántulas sobrevivientes bajo la cobertura de las diferentes especies nodrizas. No se encontraron diferencias tanto en la biomasa final ($F_{3,52} = 1,95$; $p = 0,13$; véase Fig. 15a) como en el número de hojas final de las plántulas ($H_{3,52} = 6,51$; $p = 0,09$; véase Fig. 15b).

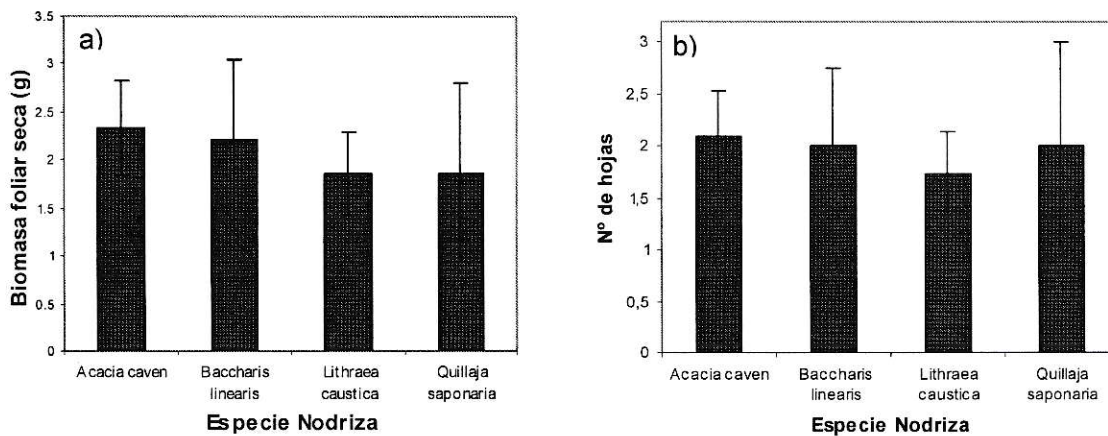


Figura 4.- a) Biomasa foliar seca final de las plántulas sobrevivientes bajo el dosel de distintas especies nodrizas. b) Número de hojas de las plántulas sobrevivientes bajo el dosel de distintas especies nodrizas (promedios \pm EE). No hay diferencias significativas entre especies nodriza.