

UCH-FC  
MAG-EDE  
0619  
C.I.



**DETERMINANTES PARA LA REGENERACIÓN DE *DRIMYS WINTERI*  
EN AMBIENTES CONTRASTANTES: EL CASO DEL BOSQUE  
MAULINO**

TESIS

ENTREGADA A LA

UNIVERSIDAD DE CHILE

EN CUMPLIMIENTO PARCIAL DE LOS REQUISITOS PARA OPTAR AL GRADO DE

**MAGISTER EN CIENCIAS BIOLÓGICAS CON MENCIÓN EM  
ECOLOGÍA Y BIOLOGÍA EVOLUTIVA**

FACULTAD DE CIENCIAS

POR

**ALEX ENRIQUE OPORTO PINO**

MARZO 2011

Director de Tesis: Dr. Ramiro Bustamante

Co-Director de Tesis: Dr. Rodrigo Medel



**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 el candidato:

**ALEX ENRIQUE OPORTO PINO**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada rendido el día 10 de Noviembre de 2010.

**Director de Tesis:**

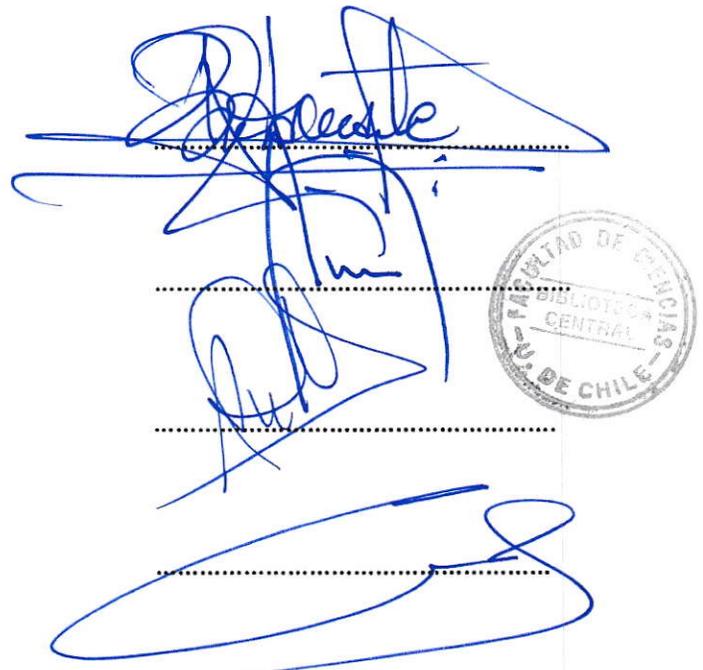
Dr. Ramiro Bustamante

Dr. Rodrigo Medel

**Comisión de Evaluación de la Tesis**

Dra. Audrey Grez

Dr. Cristian Estades



The image shows three handwritten signatures in blue ink, each written over a horizontal dotted line. The signatures are stylized and cursive. To the right of the signatures is a circular stamp with the text "FACULTAD DE CIENCIAS" at the top, "BIBLIOTECA CENTRAL" in the middle, and "U. DE CHILE" at the bottom.

## Dedicatoria

Esta tesis va dedicada en primer lugar a Paulina quien ha sido la fuente de la fuerza, la razón para crecer, y muchas veces la voz de “mi” conciencia. Dedico también este trabajo a Gabriel por darle sentido a mi vida, por ser la motivación para vivir y trabajar día a día y porque su joven sabiduría me ha enseñado lo que es realmente importante. Finalmente dedico este trabajo a mis padres como un reconocimiento a su esfuerzo, sacrificios, e inmenso amor.





## Agradecimientos

A mi tutor y co-tutor por la comprensión, ayuda y paciencia en el desarrollo de esta tesis

A los profesores de mi comisión por sus importantes aportes y comentarios.

A Ronny por ponerle el hombro al trabajo duro (de campo) de esta tesis.

A Gioconda por la compañía y la amistad que surgió en este camino.

A Antonio por la comprensión, compañía y la ayuda “estadística” al final del trabajo.

A Elida, Nicole, Felipe y Fabián por sus “incontables ayuditas”.

Al profesor Serey por su apoyo constante.

A mis compañeros por “cubrirme” cuando estaba en terreno.

A mi madre, mi padre y mi hermano por formarme y acompañarme con amor desde mi infancia y particularmente por convertirse en mano de obra en los momentos de necesidad para esta tesis... (Esto es para ustedes viejos!).

A mi mujer por darme ánimo, ideas, y apoyo en los momentos más duros, por todo el tiempo que dedicado a liberarme de otras responsabilidades y permitirme terminar esta tesis.

A mi hijo por existir y alentarme a terminar esta tesis.

... Gracias a Dios.

Esta tesis fue realizada gracias al financiamiento del proyecto Anillo ACT34/2006.



## Índice de Materias

Introducción .....	1
Hipótesis.....	5
Objetivos. ....	5
Objetivo general .....	5
Objetivos específicos.....	6
Métodología .....	7
Sitio de estudio .....	7
Especie de estudio .....	8
Caracterización abiótica .....	9
Caracterización poblacional .....	10
Procesos demográficos.....	10
Tasa de crecimiento poblacional .....	12
Resultados .....	16
Caracterización abiótica .....	16
Patrones poblacionales .....	19
Procesos demográficos.....	22
Tasa de crecimiento poblacional .....	28
Discusión.....	30
Referencias .....	36



## Índice de Figuras

Figura 1. Disposición espacial de las quebradas usadas en el estudio. En rojo se muestran los límites de la Reserva Nacional Los Ruiles; en contorno verde las quebradas inmersas en bosque nativo; en contorno amarillo las quebradas inmersas en plantaciones de <i>P. radiata</i> .....	8
Figura 2. Esquema del ciclo de vida simplificado de <i>D. winteri</i> .....	12
Figura 3. Porcentaje de agua de las muestras de suelo extraídas de los parches de <i>D. winteri</i> de ambas condiciones (rodeados por plantación de <i>P. radiata</i> o bosque nativo) durante Octubre de 2008 a Marzo de 2009. ....	17
Figura 4. Contrastes en Humedad del suelo entre el interior de los parches de <i>D. winteri</i> y el bosque nativo (izquierda) y entre los parches de <i>D. winteri</i> y la plantación de <i>P. radiata</i> (derecha). ....	18
Figura 5. Radiación fotosintéticamente activa (PAR) medida en los parches de <i>D. winteri</i> medida durante el Octubre de 2008 a Febrero de 2009, como estimador de la luminosidad registrada al interior de las poblaciones de <i>D. winteri</i> de ambas condiciones ambientales (rodeados por plantaciones de <i>P. radiata</i> o bosque nativo).. ....	18
Figura 6. Contrastes en luminosidad entre el interior de los parches de <i>D. winteri</i> y el bosque nativo (izquierda) y entre los parches de <i>D. winteri</i> y la plantación de <i>P. radiata</i> (derecha).....	19
Figura 7. Estructura de tamaños de los parches de <i>D. winteri</i> . Se presenta el número de individuos (por cada 1000 m <sup>2</sup> ) registrado en cada categoría de edad establecida, en poblaciones rodeadas por plantación de <i>P. radiata</i> o rodeados por bosque nativo. ....	21

Figura 8. Densidad de plántulas en las poblaciones de <i>D. winteri</i> rodeadas por plantación de <i>P. radiata</i> o rodeada por bosque nativo.....	22
Figura 9. Número de semillas promedio por trampa en parches de <i>D. winteri</i> rodeado de plantación de <i>P. radiata</i> o rodeada de bosque nativo. ....	24
Figura 10. Número de frutos promedio por trampa en parches de <i>D. winteri</i> rodeados por plantación de <i>P. radiata</i> o rodeada por bosque nativo.....	24
Figura 11. Porcentaje de semillas germinadas de <i>D. winteri</i> en poblaciones rodeadas por plantación de <i>P. radiata</i> o rodeados por bosque nativo. Se presentan los resultados los grupos de semillas control y con exclusión de depredadores.....	26
Figura 12. Proporción de plántulas sobrevivientes de <i>D. winteri</i> para cada tipo de población (rodeada de plantación de <i>P. radiata</i> o rodeada de bosque nativo).....	26
Figura 13. Porcentaje de individuos adultos muertos de <i>D. winteri</i> por transecto en poblaciones rodeadas por plantación de <i>P. radiata</i> o por bosque nativo).....	27
Figura 14. Relación entre la cantidad (promedio) de individuos de <i>P. radiata</i> caídos y la cantidad (promedio) de individuos de <i>D. winteri</i> muertos por transecto en poblaciones rodeadas por plantación de <i>P. radiata</i> .....	27
Figura 15. Contribución de cada parámetro a la diferencia en el valor de $\lambda$ en poblaciones de <i>D. winteri</i> insertos en bosque nativo y poblaciones de <i>D. winteri</i> rodeados por plantaciones de <i>P. radiata</i> ).....	29



## Índice de Tablas

Tabla 1. Valores de parámetros poblacionales promedio por parche. Los valores de los parches insertos en bosque nativo son QB1, QB2 y QB3; los valores de los parches dentro de plantaciones de <i>P. radiata</i> son QP1, QP2 y QP3. ....	14
Tabla 2. Valores de $\lambda$ para cada parche de <i>D. winteri</i> de ambas condiciones.....	28



## RESUMEN

Los cambios en el uso de la tierra han conducido al bosque Maulino Costero a un intenso proceso de fragmentación y pérdida de hábitat en donde la mayoría de los espacios originalmente ocupados por bosque han sido transformados a plantaciones de especies exóticas (principalmente *Pinus radiata*).

En las plantaciones, las prácticas forestales, principalmente asociadas a la cosecha, generan una matriz contrastante en cuanto a luminosidad, humedad del suelo, velocidad del viento y con escasa vegetación. Esto intensifica los efectos de borde y modifica las variables más determinantes para la regeneración de plantas tales como la luminosidad y la humedad del suelo. Sin embargo, se desconoce cuáles etapas del ciclo de vida de las plantas son mayormente afectadas por la modificación de estas condiciones ambientales. Para responder esta pregunta se compararon distintos rasgos de historia de vida de poblaciones de *D. winteri* ubicadas dentro de las plantaciones de *P. radiata* como al interior del bosque nativo.

Los resultados indican que las poblaciones de *D. winteri* enfrentan procesos de limitación en distintas etapas del ciclo de vida de acuerdo a las condiciones ambientales impuestas por el tipo de matriz de la vegetación circundante. Mientras las poblaciones rodeadas por plantación de *P. radiata* verían limitada la sobrevivencia de individuos adultos (por la perturbación asociada a la cosecha de *P. radiata*), las poblaciones dentro del bosque nativo estarían limitadas por la regeneración en las primeras etapas del ciclo de vida, vía una reducción en la producción de semillas y sobrevivencia de plántulas.

## ABSTRACT

Land- use change in Maulino Forest has derived in a strong fragmentation process and habitat loss in the native ecosystems. Nowadays, numerous areas with native forest have been replaced into exotic pine plantation (*Pinus radiata*) and agriculture matrix.

Forest activities within pine plantations such as trees harvest, can generate an adverse matrix where biotic conditions such as light, ground humidity and wind speed are modified. These conditions can increase the edge effect and affect the main variables related with plant regeneration. However, nowadays is unknown which phases in the life cycle of plants would be mainly affected by the modification in the environmental conditions derived from forest activities. In order to clarify to this question, we compare different life history traits in population of *D. winteri* living within exotic *P. radiata* plantations with population living within native forest.

Our results show that *D. winteri* populations are affected by important limiting processes during different phases through its life cycle, according to environment conditions derived from the vegetation matrix surrounding. That is, whereas *D. winteri* populations surrounding by *P. radiata* would have restriction in its adult survival (due to the disturbance associated with the harvest of *P. radiata*), populations growing within native forest would be affected by a restriction in their early cycle life phases, because of reduction in the seeds production and seedling survival.

## INTRODUCCIÓN

La regeneración natural de plantas es la expresión de la producción y establecimiento exitoso de propágulos tales como semillas y plántulas que posteriormente puedan reemplazar a los individuos que van muriendo en la población (Harper 1977, Schemske y col. 1994, Jordano y col. 2004, Marañón y col. 2004). Este proceso de regeneración es el resultado de una serie continua de procesos demográficos como producción de semillas, dispersión, germinación y establecimiento de plántulas (Schemske y col. 1994, Jordano y col. 2004). El efecto conjunto de estos procesos demográficos es determinante para la dinámica de regeneración (Jordano & Herrera 1995, Pulido 2002, Wang & Smith 2002).

Existen múltiples factores que pueden afectar la probabilidad de éxito de cada uno de los procesos demográficos mencionados (Marañón y col. 2004), tales como la cantidad de semillas producidas, la disponibilidad de agentes dispersores, la disponibilidad de micrositios con condiciones adecuadas para el establecimiento, y la presencia de depredadores pre y posdispersión, entre otros (Crawley 1989, Crawley 1990, Herrera y col. 1994, Houle 1995, Schupp 1995, Shupp & Fuentes 1995, Jordano y col. 2000). Los factores ecológicos que produzcan una drástica disminución de la probabilidad de sobrevivencia, en cualquiera de estas etapas del ciclo de vida, podrían causar cuellos de

botella demográficos que van a restringir la sobrevivencia y/o fecundidad de los individuos (Keeley 1992, Herrera y col. 1994, Houle 1995, Jordano y Herrera 1995, Schupp 1995, Schupp & Fuentes 1995, Jordano y col. 2000).

Los cuellos de botella demográficos son el resultado de procesos de limitación. Jordano y col. (2004) definen los procesos de limitación como “un proceso, o acción, que reduce la regeneración natural de una especie, tal que su anulación resulta en un incremento significativo de dicha regeneración”. Esta limitación es, a su vez, impuesta por procesos bióticos como los mencionados anteriormente, y también por factores abióticos como la humedad del suelo, la disponibilidad de nutrientes, el ambiente lumínico, etc. (De Steven 1991, Keeley 1992, Herrera y col. 1994, Houle 1995, Jordano y Herrera 1995, Schupp 1995, Schupp & Fuentes 1995, Hulme 1998, Jordano y col. 2000).

Distintos estudios han examinado la manera en que las condiciones ambientales asociadas a distintos microhábitats pueden afectar el establecimiento y sobrevivencia de los propágulos (Harper 1977, Hulme 1998, Grubb 1977, Callaway 1992, Herrera y col. 1994, Martínez 2006, Rey y Alcántara 2000, Gómez y col. 2003, Castro y col. 2004, Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995). Sin embargo, para evaluar rigurosamente la regeneración de una especie particular debieran incluirse todas las etapas del ciclo de vida que puedan ser relevantes o determinantes para el proceso completo de regeneración (Jordano y col. 2000).

La evaluación de los procesos de regeneración cobra relevancia en sistemas como el bosque Maulino Costero (Región del Maule, Chile), ya que los cambios en el uso de la tierra han generado un intenso proceso de fragmentación y pérdida de hábitat (San Martín & Donoso 1996, Lara y col. 1997, Bustamante & Castor 1998, Estados &

Temple 1999, Bustamante y col. 2005, Echeverría y col. 2006). En la Región del Maule la mayoría de los espacios transformados han sido destinados a plantaciones de especies exóticas (principalmente *P. radiata*) (Estades & Temple 1999), generando un escenario donde los remanentes de vegetación nativa quedan insertos en una matriz de plantaciones de esta especie (Bustamante & Castor 1998).

La literatura destaca la importancia de la conservación de los fragmentos de bosque Maulino para una considerable diversidad de organismos (Grez y col. 2003, Acosta-Jamett & Simonetti 2004, Jaña-Prado & Grez 2004, Acosta & Simonetti 2005, Grez 2005, Saavedra & Simonetti 2005a, Saavedra & Simonetti 2005b, Bustamante y col. 2006, Grez & Bustamante-Sánchez 2006, Grez & Zaviezo 2006, Simonetti y col. 2006), y el potencial uso de la matriz para fines de conservación biológica (Simonetti y col. 2002, Guerrero & Bustamante 2007). Sin embargo la cosecha periódica de *P. radiata* genera una matriz con escasa vegetación y con un fuerte contraste en la que los remanentes de vegetación nativa quedan expuestos a un contexto altamente perturbado, intensificando los efectos de borde, y enfrentados a condiciones que podrían limitar su regeneración (Bustamante & Grez 1995, Hartley 2002, Donoso y col. 2003, Henríquez 2004, Valdivia y col. 2005, Guerrero & Bustamante 2007). Algunos de los cambios que enfrentan los parches remanentes al reducir la vegetación existente en la matriz, tienen relación con modificaciones en la humedad del suelo, la temperatura, la luminosidad, la velocidad del viento, entre otros (Williams-Linera 1990, Chen y col. 1995, Jose y col. 1996, Kapos y col. 1997).

En el área del bosque Maulino existen remanentes de vegetación nativa que ocupan las quebradas que se encuentran tanto en la Reserva Nacional Los RUILLES (Región del

Maule) como en las plantaciones de *P. radiata*. Estos remanentes corresponden (principalmente) a parches de vegetación hidrófila dominados por poblaciones de *D. winteri*.

Estos parches ubicados en los fondos de quebrada atraviesan dos situaciones ambientales diferenciadas: i) parches de *D. winteri* rodeados de plantaciones de *P. radiata* joven y ii) parches de *D. winteri* insertos en bosque nativo (dominado por especies del género *Nothofagus*).

Las actividades forestales imponen a estos parches una cierta dinámica sucesional. En las plantaciones, la cosecha de los árboles ocurre cada 20-25 años, genera una matriz altamente contrastante, con escasa vegetación. Esto intensificaría los efectos de borde y por lo tanto modificaría las condiciones ambientales de los parches rodeados por plantación de *P. radiata*, diferenciándolas de las encontradas en los parches rodeados por bosque nativo, en particular las referidas a las condiciones lumínicas.

La condición de sombra-tolerancia para *D. winteri* no está claramente definida en la literatura (Figuerola y Lusk 2001, Aravena y col. 2002, Gutiérrez y col. 2004, Díaz y Armesto 2007). Existe cierta evidencia de que la luz favorecería procesos demográficos como la germinación de semillas y la sobrevivencia de plántulas en esta especie (Figuerola & Lusk 2001, Lusk & Del Pozo 2002), también se ha documentado el efecto positivo de una mayor luminosidad sobre la producción de flores y por ende de frutos en plantas (Schopfer 1995). Sin embargo no existen antecedentes de estudios similares conducidos en el bosque Maulino (al menos para *D. winteri*), ni de aproximaciones que evalúen el ciclo de vida completo de esta especie. De esta forma, los posibles efectos asociados a las perturbaciones sobre el estado adulto no han recibido suficiente atención

en estos estudios.

### **Hipótesis**

De acuerdo a los antecedentes existentes y la literatura analizada es posible proponer las siguientes hipótesis:

- 1) Debido a la menor luminosidad, se espera que las poblaciones de *D. winteri* presenten una menor lluvia de semillas y una menor sobrevivencia de plántulas cuando son rodeadas por bosque nativo en comparación con las poblaciones rodeadas por plantación de *P. radiata* joven.
- 2) Debido al menor grado de perturbación, se espera que las poblaciones de *D. winteri* ubicadas al interior del bosque nativo tengan una mayor sobrevivencia de adultos, en comparación a poblaciones rodeadas de plantación de *P. radiata* joven.
- 3) Debido al efecto de la luminosidad y el efecto de la cosecha de los individuos de *P. radiata*, se espera que la estructura de la población de *D. winteri* difiera entre la plantación de *P. radiata* y el bosque nativo, siendo mayor el tamaño de los individuos en las poblaciones rodeadas por bosque nativo.

### **Objetivos.**

#### Objetivo general

Comparar el proceso de regeneración de *D. winteri* en poblaciones rodeadas por plantaciones de *P. radiata* cosechadas y aquellas que se encuentran en bosque continuo para evaluar el efecto de la modificación del hábitat sobre la regeneración de las

poblaciones de esta especie.

#### Objetivos específicos

- Describir y comparar las variables ambientales claves para la regeneración como la luminosidad y la humedad del suelo, en poblaciones de *D. winteri* rodeadas de bosque nativo y en poblaciones rodeadas de plantaciones de *P. radiata*.
- Describir y comparar patrones poblacionales como la estructura de tamaños, densidad de plántulas y la lluvia de semillas en poblaciones de *D. winteri* rodeadas de bosque nativo y en poblaciones rodeadas de plantaciones de *P. radiata*.
- Evaluar experimentalmente la germinación y establecimiento (sobrevivencia) de plántulas en poblaciones de *D. winteri* rodeadas de bosque nativo y en poblaciones rodeadas de plantaciones de *P. radiata*.
- Comparar la mortalidad de individuos adultos en poblaciones de *D. winteri* rodeadas de bosque nativo y en poblaciones rodeadas de plantaciones de *P. radiata*.
- Comparar la regeneración de los parches de *D. winteri* de ambas condiciones mediante matrices poblacionales con el fin de conocer el resultado de la interacción de los distintos procesos demográficos y su efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional.

## MÉTODOLOGÍA

### Sitio de estudio

El bosque Maulino es una formación localizada en la zona costera de Chile central cuya elevación va desde los 200 a 550 m, se trata de un bosque dominado principalmente por *Nothofagus glauca*, *Aetoxicon punctatum*, *Gevuina avellana* y *Cryptocarya alba* (Bustamante y col. 2005). Además, se destaca por ser un bosque endémico de la zona central de nuestro país y con un importante valor debido a su alta riqueza de especies y endemismo (San Martín & Donoso 1996). Este estudio se realizó en 6 parches de vegetación nativa dominados por individuos (adultos) de *D. winteri*: tres parches (quebradas) al interior del bosque Maulino de la Reserva Nacional los Ruiles (35°50' S; 72°30' W), y tres parches (quebradas) insertos en plantaciones jóvenes (2 años) de *P. radiata*, localizadas cerca de la Reserva (para mayor detalle ver Figura 1).

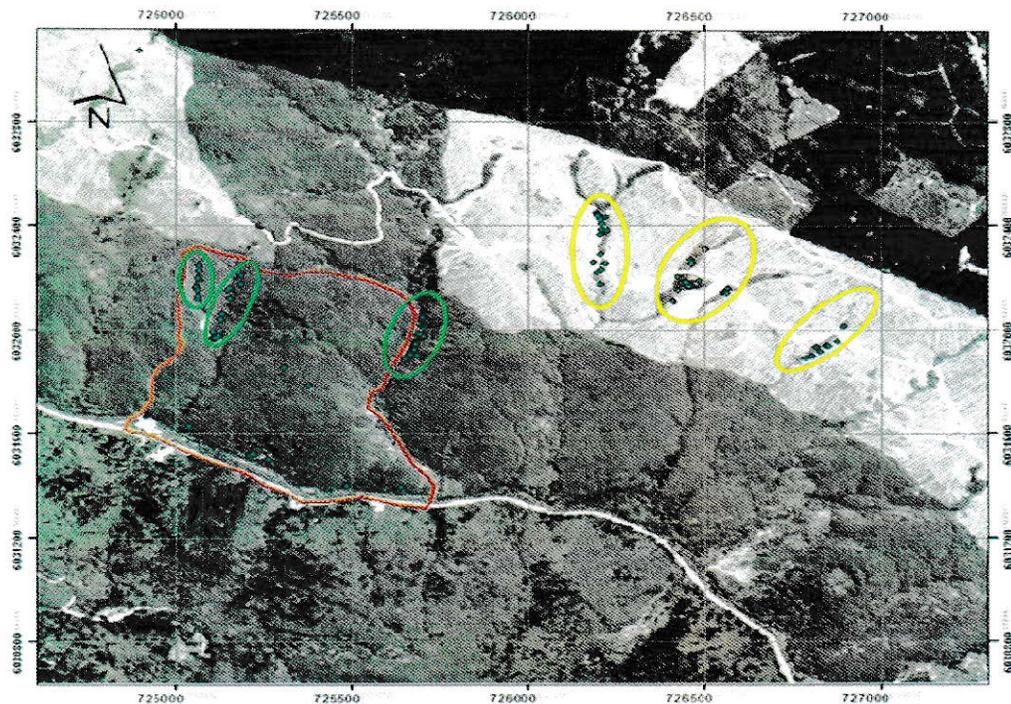


Figura 1. Disposición espacial de las quebradas usadas en el estudio. En rojo se muestran los límites de la Reserva Nacional Los Ruiles; en contorno verde las quebradas inmersas en bosque nativo; en contorno amarillo las quebradas inmersas en plantaciones de *P. radiata*.

### Especie de estudio

*Drimys winteri* (Winteraceae) es una especie nativa que se distribuye desde el río Limarí (30°40' S) hasta el Cabo de Hornos (56° S), con presencia en ambas cordilleras desde el nivel del mar hasta los 1.700 m. Su forma de crecimiento es dependiente del lugar geográfico y de las características del hábitat, variando en altura de 3 a 25 m, y encontrándose como arbusto en el norte de Chile, o como árboles madereros desde la Región del Maule hacia el sur (INFOR-CONAF, 1997). Esta especie posee hojas perennes y florece entre los meses de Septiembre y Diciembre. Sus frutos son unas bayas negro-violáceas que contienen de 4 a 8 semillas, y su maduración se produce entre

los meses de Enero y Marzo.

Es predominantemente polinizada por insectos y su dispersión es principalmente barócora (por gravedad) (Donoso 1994), sin embargo sus semillas pueden ser dispersadas también por aves como *Turdus falcklandii* (zorzal) y *Elaenia albiceps* (fiofio) pero en menor medida (Amico & Aizen 2005).

En el área de estudio, *D. winteri* se encuentra inserto en la asociación Roble-Hualo (Donoso 1981a), ocupando principalmente quebradas y terrenos húmedos.

### **Caracterización abiótica**

#### *Humedad del suelo*

Durante el periodo de evaluación (Octubre 2008 a Marzo 2009) de la germinación de semillas y establecimiento (sobrevivencia) de plántulas, se tomaron muestras de suelo en recipientes de 200 ml. Mensualmente se tomaron 36 muestras, 6 por cada parche de *D. winteri* (3 al interior del parche de y 3 en la matriz que lo rodeaba). El contenido de agua del suelo fue obtenido mediante el método gravimétrico (Donoso 1981b).

#### *Luminosidad*

Se tomaron medidas mensuales de la luminosidad en los parches de *D. winteri* (tanto en los rodeados por bosque nativo como en plantación joven de *P. radiata*). Se tomaron 10 medidas al interior del parche y 10 en la matriz que lo rodea para evaluar el contraste. Las medidas fueron registradas con un sensor quantum (LI-190) durante días de cielo despejado entre las 12:00 y las 13:00 hrs, desde Octubre de 2008 a Febrero de 2009. En Marzo de 2009 no se presentaron las condiciones de cielo despejado para realizar las

mediciones.

### **Caracterización poblacional**

Se procedió a registrar el diámetro a la altura del pecho (DAP) de los individuos de *D. winteri* en transectos de 50 m de largo y 2 m de ancho. Se realizaron 3 transectos por parche.

Se midió la densidad de plántulas mediante cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> bajo el dosel de cada individuo adulto de *D. winteri* (1 cuadrante por individuo). En cada cuadrante se contó el número de plántulas de hasta 50 cm de altura.

### **Procesos demográficos**

#### *Lluvia de semillas*

La lluvia de semillas fue evaluada mediante el registro del número de frutos y semillas dispersadas en parches de *D. winteri* rodeados por plantación joven de *P. radiata* (n=3) y parches *D. winteri* rodeados por bosque nativo (n=3). Se instalaron dos trampas de semillas de 0,25 m<sup>2</sup> de área, bajo el dosel de un árbol adulto haciendo un total de 60 árboles de *D. winteri* (10 por parche) (Sagnard y col. 2007). El contenido de las trampas fue recogido mensualmente durante los siguientes períodos de estudio: Marzo de 2008 (primera temporada de dispersión) y Diciembre de 2008 a Marzo de 2009 (segunda temporada de dispersión). Con el fin de corregir un posible efecto de la remoción de los frutos o semillas desde las trampas por depredadores, se instalaron 5 trampas control en cada condición (parche rodeado de plantación joven de *P. radiata* y parche rodeado por

bosque nativo). Cada una de estas trampas contuvo un total de 25 frutos marcados, y cada vez que se recolectó el contenido de las trampas de semillas se contabilizó el número de frutos remanentes, lo que permitió estimar una proporción de frutos removidos y así corregir la información de la lluvia de semillas cada mes.

### *Germinación*

Se usó un total de 60 unidades experimentales (10 por parche), donde cada unidad estuvo compuesta de dos grupos de semillas, un grupo control (sin exclusión) y un grupo con exclusión. La exclusión consistió en una malla metálica que impide el paso de depredadores de semillas (mamíferos). Un grupo de semillas consistió, a su vez, en 20 semillas dispuestas en un recipiente plástico de 12 cm de diámetro, perforado en el fondo y en sus lados, que fue rellenado con el suelo (10 cm de profundidad). La germinación de semillas fue evaluada en ambas condiciones: parche rodeado por bosque nativo (n=3) y parche rodeado por plantación joven de *P. radiata* (n=3).

La proporción de las semillas germinadas fue monitoreada mensualmente desde julio 2008 a marzo 2009. Las semillas se consideraron germinadas una vez que el cotiledón era visible a simple vista (Guerrero & Bustamante, 2007).

### *Sobrevivencia de plántulas*

Se usaron plántulas del área de estudio ubicadas bajo el dosel de individuos adultos de *D. winteri* y se marcaron individualmente 50 por parche dispuestas en grupos de 10 plántulas cada uno en: i) parches rodeados por plantación joven de *P. radiata* (parches n = 3) y ii) parches rodeados por bosque nativo (parches n = 3). La sobrevivencia de cada plántula se evaluó mensualmente. Con esta información se construyeron curvas de

sobrevivencia.

### *Mortalidad de adultos*

En los transectos descritos para el análisis de la estructura poblacional, se registró la presencia de individuos muertos o volteados con la finalidad de comparar la proporción de mortalidad de adultos entre las dos condiciones estudiadas.

### **Tasa de crecimiento poblacional**

El ciclo de vida de *D. winteri* (ver Figura 2) se puede reducir a tres estados: semilla, plántula y adulto. A partir de esta simplificación se construyó una matriz demográfica que permitió estimar la tasa de crecimiento de las poblaciones de *D. winteri* insertas en bosque nativo y también en las rodeadas por plantación de *P. radiata*.

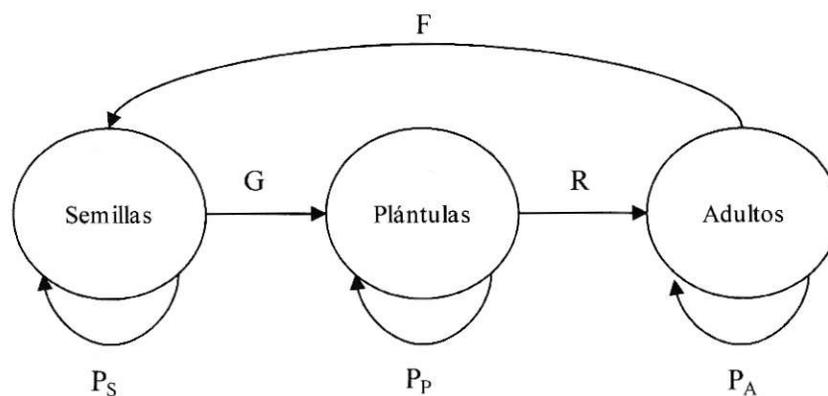


Figura 2. Esquema del ciclo de vida simplificado de *D. winteri*

El modelo matricial supone una condición de equilibrio, esto es el número de individuos en cada estado se mantiene constante en el tiempo (estructura estable) (Caswell 2001).

Los parámetros demográficos de este ciclo de vida se describen a continuación:

F: fecundidad de adultos, medida como el promedio del número de semillas colectadas bajo el dosel de individuos adultos en el periodo de dispersión.

G: Probabilidad de sobrevivir y desarrollarse desde el estado de semilla hasta el estado plántula,

R: Probabilidad de sobrevivir y desarrollarse desde el estado plántula hasta el estado adulto.

$P_S$ ,  $P_P$  y  $P_A$ : Probabilidad de sobrevivir y mantenerse en los estados de semilla, plántula y adulto, respectivamente.

El valor de G se supuso equivalente a la P(semilla → plántula), la cual se calculó a partir de la razón entre la densidad de plántulas y la densidad de semillas de cada parche. De igual forma, el valor de R se asumió equivalente a la P(plántula → adulto), la que se calculó a partir de la razón entre la densidad de adultos y la densidad de plántulas de cada parche.

Por otro lado, los valores de  $P_S$ ,  $P_P$  y  $P_A$  fueron estimados usando la siguiente expresión (Caswell 2001).

$$P_i = \sigma_i(1 - \gamma_i) \quad \text{donde,}$$

<sup>1</sup> $\sigma_i$  = probabilidad de sobrevivencia de un individuo en el estado i.

<sup>2</sup> $\gamma_i$  = probabilidad de desarrollo desde el estado i al i+1.

---

<sup>1</sup> Los valores de  $\sigma$  fueron obtenidos a partir de los datos obtenidos en este estudio.

<sup>2</sup>  $\gamma$  se estimó indirectamente usando el método de la distribución geométrica (Caswell 2001), en que se obtiene: donde,

$T_i$  = tiempo que dura el estado i;

$T_{(\text{semillas})} = 2$  años (inferido a partir de la latencia descrita por Figueroa y col. 2008);

$T_{(\text{adultos})} = 10$  años

Para realizar esta estimación se requiere conocer la duración de cada uno de los estados<sup>2</sup>. Los parámetros estimados para la matriz de cada parche se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1. Valores de parámetros poblacionales promedio por parche. Los valores de los parches insertos en bosque nativo son QB1, QB2 y QB3; los valores de los parches dentro de plantaciones de *P. radiata* son QP1, QP2 y QP3.

Parámetros	Parches					
	QB1	QB2	QB3	QP1	QP2	QP3
Ps	0,093	0,045	0,069	0,162	0,072	0,095
Pp	0,048	0,036	0,046	0,074	0,07	0,066
Pa	0,90	0,95	0,94	0,77	0,74	0,67
G	0,01961	0,00544	0,00621	0,00424	0,00471	0,00392
R	0,03239	0,03008	0,04469	0,01275	0,01225	0,01179
Fa	1575	6111	3601	18517	17326	21640

Los parámetros fueron analizados con el software Poptools 3.0 y se calculó el valor de  $\lambda$  a través de la ecuación característica de la matriz (Caswell 2001).

$$\det(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) = 0 \quad \text{donde,}$$

$\mathbf{A}$  es la matriz demográfica en cuestión e  $\mathbf{I}$  corresponde a la matriz identidad. De esta manera se obtuvo el valor de  $\lambda$  para cada parche en ambas condiciones.

La contribución de cada parámetro a la diferencia en el valor de  $\lambda$  de ambas condiciones se evaluó mediante un análisis de respuesta de tabla de vida (Caswell 2001). Se consideró una comparación pareada de los parches de las matrices de ambas condiciones generando 9 pares de comparaciones para obtener un valor promedio  $\pm 1$  EE, y la contribución de cada parámetro se obtuvo a partir de la siguiente expresión:

$$\lambda^{(m)} \approx \lambda^{(r)} + \sum_{i,j} (a_{ij}^{(m)} - a_{ij}^{(r)}) \left. \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right|_{A^\dagger} \quad \text{donde,}$$

$\lambda^{(m)}$  y  $\lambda^{(r)}$  son las tasas de crecimiento de la condición tratamiento (m) y control (r) respectivamente.  $a_{ij}$  corresponde a cada término o parámetro de las matrices m y r y  $A^\dagger$  corresponde a la matriz promedio de la que se obtienen los valores de sensibilidad representados por el término  $\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$ .

Contribuciones negativas implican que el parámetro afecta negativamente el valor de  $\lambda$  en la condición “tratamiento” (en este caso poblaciones de *D. winteri* rodeadas por plantación de *P. radiata*), y contrariamente contribuciones positivas hacen que el parámetro aumente  $\lambda$  en la condición “tratamiento” en comparación con la condición “control” que correspondería a poblaciones de *D. winteri* insertas en bosque nativo.

## RESULTADOS

### Caracterización abiótica

Humedad del suelo: La humedad del suelo fue significativamente mayor en los parches de *D. winteri* rodeados por bosque nativo (ANDEVA de medidas repetidas;  $F_{1,4} = 14,30$ ;  $P = 0,019$ ). A lo largo de los meses evaluados no se observó una variación significativa de la humedad del suelo ( $F_{5,20} = 1,629$ ;  $P = 0,198$ ) (Figura 3). La interacción entre el tipo de hábitat y el mes tampoco fue significativa ( $F_{5,20} = 0,117$ ;  $P = 0,98$ ), lo que indica que el cambio en humedad del suelo fue similar en ambas condiciones ambientales durante el período de estudio.

No se observó una diferencia significativa en la humedad del suelo entre las condiciones de interior y matriz de los parches de *D. winteri* insertos en el bosque nativo ( $F_{1,4} = 5,537$ ;  $P = 0,078$ ). Este contraste resultó significativo cuando se compara la situación interior y matriz de los parches de *D. winteri* rodeados por plantación de *P. radiata*, siendo mayor la humedad del suelo al interior de los parches ( $F_{1,4} = 63,64$ ;  $P < 0,005$ ) (Figura 4).

Luminosidad: Los parches de *D. winteri* rodeados por bosque nativo presentaron una luminosidad significativamente menor que los que se encuentran rodeados por

plantación de *P. radiata* (ANDEVA de medidas repetidas;  $F_{1, 4} = 202,0$ ;  $P < 0,001$ ) (Figura 5). La luminosidad varió significativamente entre los meses evaluados ( $F_{4, 16} = 5,625$ ;  $P = 0,005$ ), presentando un máximo en el mes de Diciembre dentro de los parches rodeados por plantación y Enero para los parches dentro de la Reserva. En este caso sí se encontró una interacción significativa entre tipos de hábitat y meses ( $F_{4, 16} = 5,42$ ;  $P = 0,0059$ ).

La luminosidad resultó ser significativamente menor al interior de los parches de *D. winteri* respecto de la matriz, tanto cuando se encuentran insertos en el bosque nativo como al interior de las plantaciones de *P. radiata* ( $F_{4, 16} = 537,2$ ;  $P < 0,001$  y  $F_{4, 16} = 611,3$ ;  $P < 0,001$  respectivamente), sin embargo este contraste es mayor al interior de las plantaciones de *P. radiata* (Figura 6).

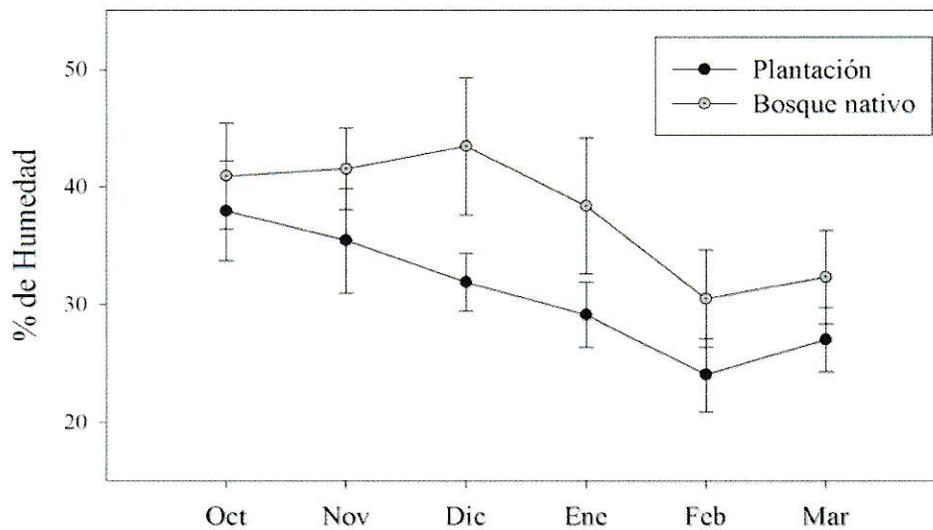


Figura 3. Porcentaje de agua de las muestras de suelo extraídas de los parches de *D. winteri* de ambas condiciones (rodeados por plantación de *P. radiata* o bosque nativo) durante Octubre de 2008 a Marzo de 2009. Líneas verticales representan medias  $\pm 1$  EE.

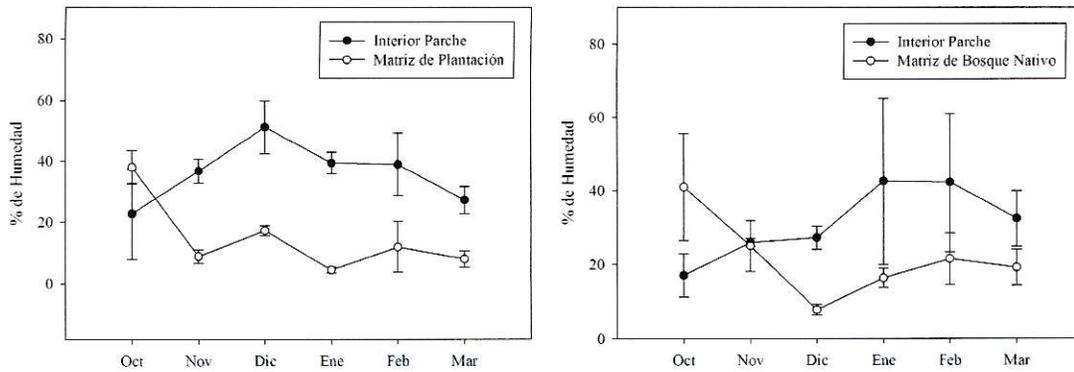


Figura 4. Contrastes en Humedad del suelo entre el interior de los parches de *D. winteri* y el bosque nativo (izquierda) y entre los parches de *D. winteri* y la plantación de *P. radiata* (derecha). Líneas verticales representan medias  $\pm 1$  EE.

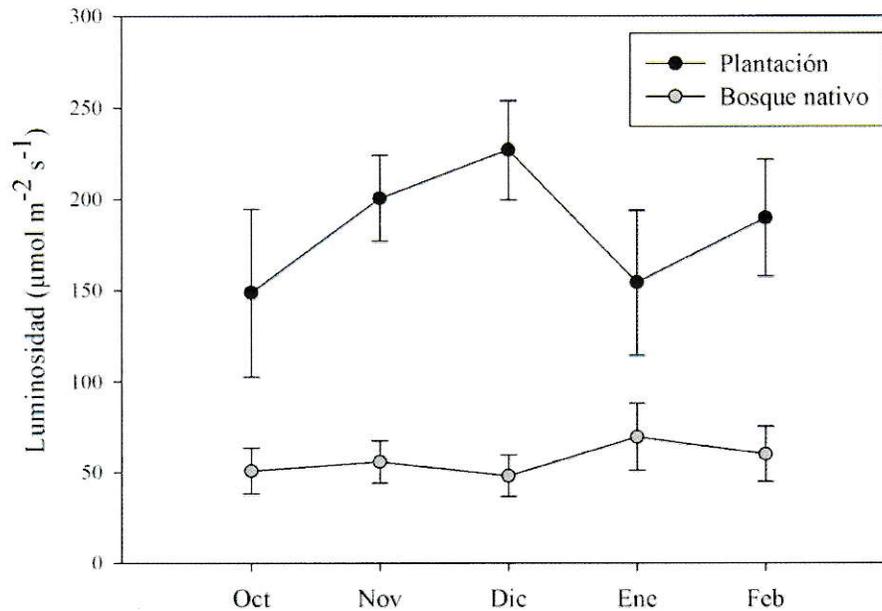


Figura 5. Radiación fotosintéticamente activa (PAR) medida en los parches de *D. winteri* medida durante el Octubre de 2008 a Febrero de 2009, como estimador de la luminosidad registrada al interior de las poblaciones de *D. winteri* de ambas condiciones ambientales (rodeados por plantaciones de *P. radiata* o bosque nativo). Líneas verticales representan medias  $\pm 1$  EE.

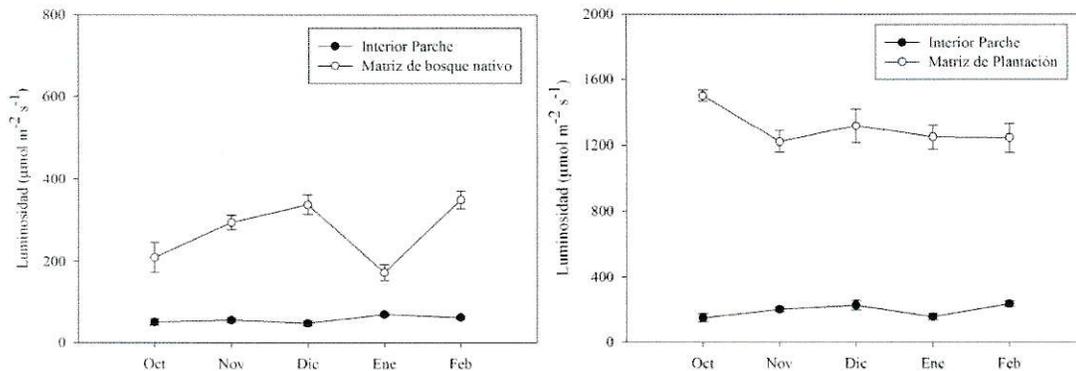


Figura 6. Contrastes en luminosidad entre el interior de los parches de *D. winteri* y el bosque nativo (izquierda) y entre los parches de *D. winteri* y la plantación de *P. radiata* (derecha).

Líneas verticales representan medias  $\pm$  1 EE.

### Patrones poblacionales

Los individuos de *D. winteri* ubicados en los parches con bosque nativo presentaron un mayor tamaño promedio (DAP) ( $13,67 \pm 0,49$  cm; [media  $\pm$  EE]) que los de los parches rodeados de plantación de *P. radiata* (media =  $9,33 \pm 0,25$  cm; [media  $\pm$  EE]) (ANDEVA anidado;  $F_{1,4} = 12,04$ ;  $P < 0,026$ ). De hecho, en los parches rodeados de bosque nativo, existen tamaños de árboles (DAP entre 22 y 34 cm) que no existen en los parches rodeados de plantaciones (Figura 7). Complementariamente, se analizó la estructura general de las poblaciones de *D. winteri* de ambas condiciones, mediante un G-test para comparar las distribuciones de individuos de acuerdo a las distintas categorías de tamaño. Los resultados evidenciaron diferencias significativas ( $\chi^2 = 105,4$ ; gl 15;  $P < 0,001$ ) entre las estructuras de tamaños de las poblaciones de ambas condiciones.

Los poblaciones de *D. winteri* rodeadas por plantación de *P. radiata* presentaron una densidad de plántulas significativamente mayor ( $7,21 \pm 0,66$  plantulas/m<sup>2</sup>; [media  $\pm$  EE]) en comparación con los poblaciones insertas por bosque nativo en la Reserva ( $2,72 \pm 0,32$ ) (ANDEVA anidado;  $F_{1,4} = 73,62$ ;  $P < 0,001$ ) (Figura 8).

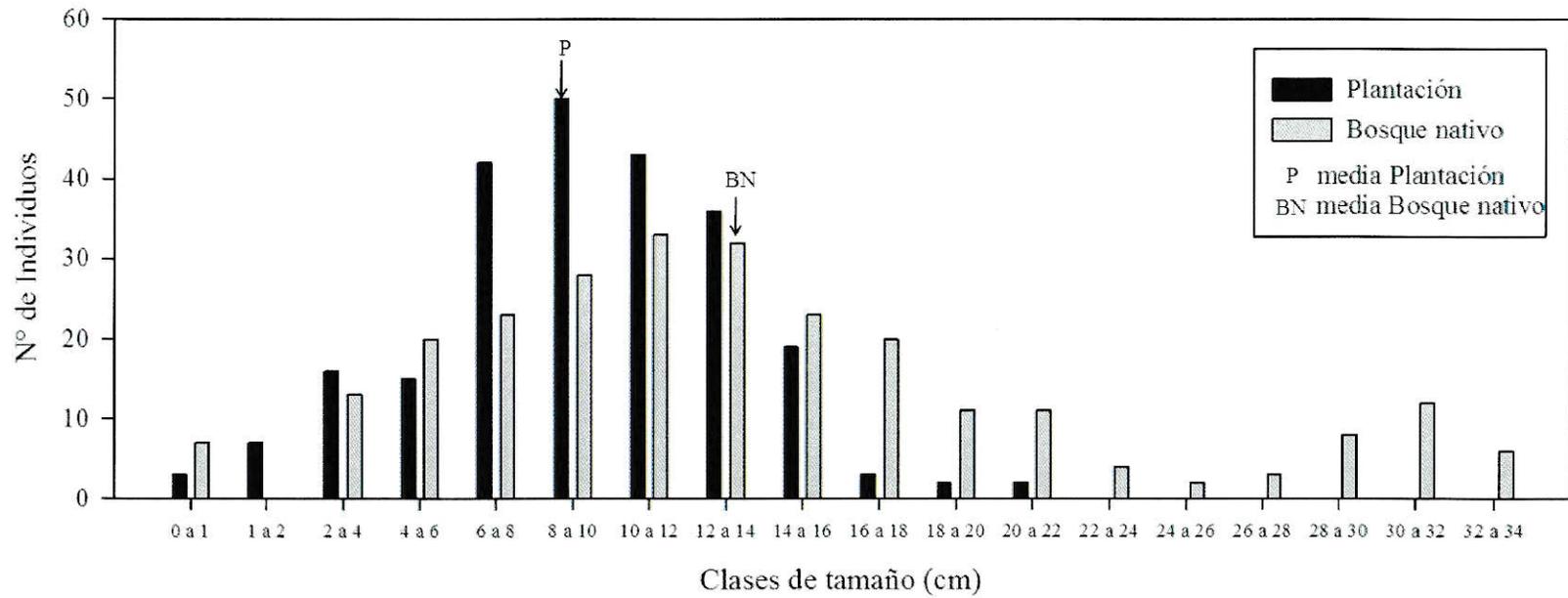


Figura 7. Estructura de tamaños de los parches de *D. winteri*. Se presenta el número de individuos (por cada 1000 m<sup>2</sup>) registrado en cada categoría de edad establecida, en poblaciones rodeadas por plantación de *P. radiata* o rodeados por bosque nativo.

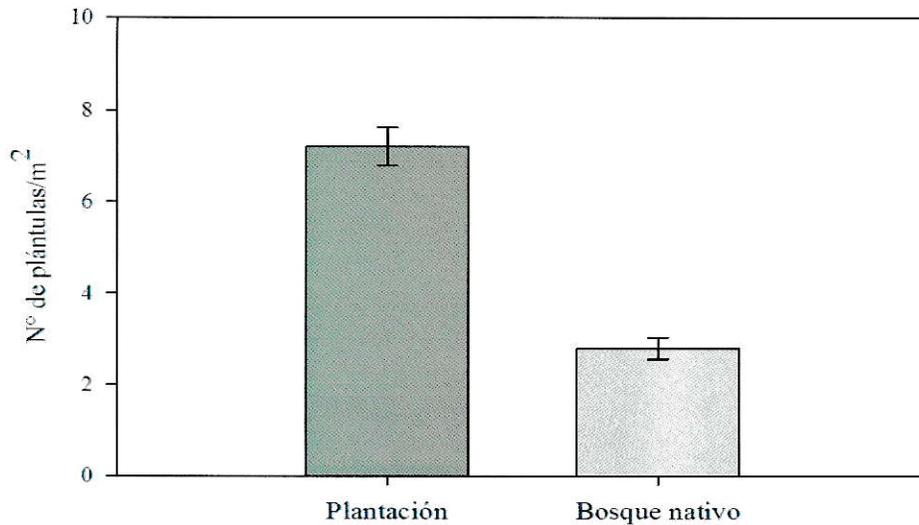


Figura 8. Densidad de plántulas en las poblaciones de *D. winteri* rodeadas por plantación de *P. radiata* o rodeada por bosque nativo. Líneas verticales representan medias  $\pm$  1 EE.

### Procesos demográficos

#### *Lluvia de semillas*

En esta medición se consideró la caída de semillas y de frutos recolectados por las trampas. Se incluyeron los resultados del mes de Marzo de 2008 como un indicio del proceso de dispersión de la primera temporada de estudio (las trampas de semillas fueron instaladas en Febrero de 2008). Los resultados de Marzo de 2008 presentaron diferencias significativas, siendo mayor la producción de frutos (ANDEVA anidado;  $F_{1,4} = 492,5$ ;  $P < 0,001$ ) y semillas (ANDEVA anidado;  $F_{1,4} = 104,8$ ;  $P = 0,001$ ) en los parches rodeados de plantación de *P. radiata* (Figura 9). Los datos registrados entre Diciembre de 2008 y Marzo de 2009 (correspondientes a la segunda temporada evaluada) también indican una mayor producción de frutos (ANDEVA de medidas

repetidas;  $F_{1,4} = 16,63$ ;  $P < 0,001$ ) en los parches rodeados por plantación (Figura 10), de la misma forma, la producción de semillas también fue mayor en esta condición sin embargo estas diferencias no fueron significativas (ANDEVA de medidas repetidas;  $F_{1,4} = 3,68$ ;  $P = 0,128$ ).

Adicionalmente, se observó una diferencia significativa de la producción de semillas entre los meses ( $F_{3,12} = 13,82$ ;  $P < 0,001$ ); lo mismo se observó para la producción de frutos ( $F_{3,12} = 25,58$ ;  $P < 0,001$ ).

Se observó una interacción significativa entre el tipo de hábitat y los meses (Diciembre de 2008 – Marzo 2009) para la producción de frutos (ANDEVA de medidas repetidas;  $F_{3,12} = 6,81$ ;  $P < 0,001$ ), sin embargo esta interacción no fue significativa para la producción de semillas ( $F_{3,12} = 0,295$ ;  $P = 0,828$ ).

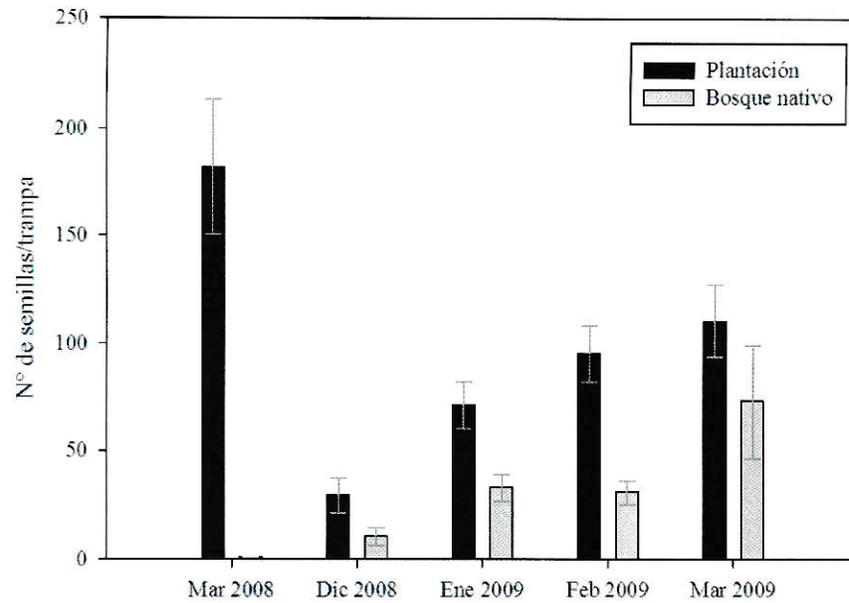


Figura 9. Número de semillas promedio por trampa en parches de *D. winteri* rodeado de plantación de *P. radiata* o rodeada de bosque nativo. Líneas verticales representan medias  $\pm 1$  EE.

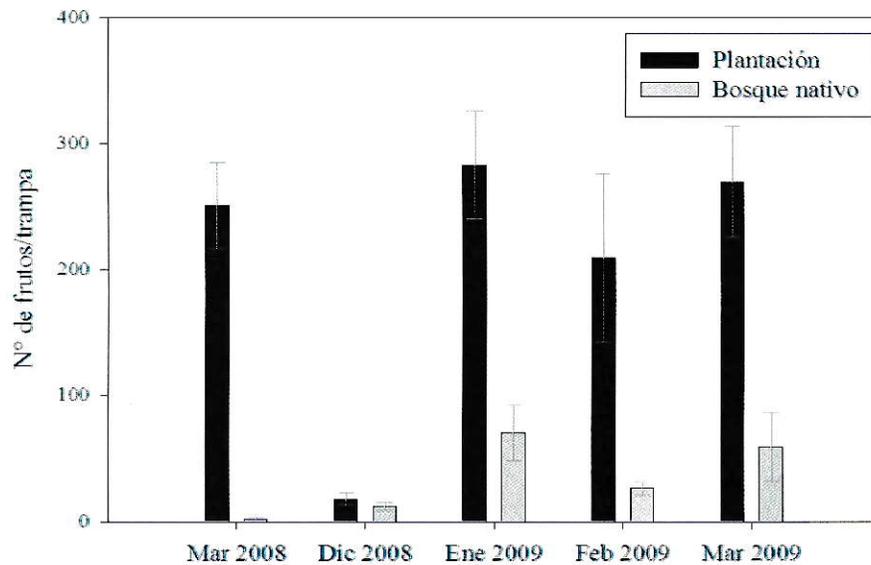


Figura 10. Número de frutos promedio por trampa en parches de *D. winteri* rodeados por plantación de *P. radiata* o rodeada por bosque nativo. Líneas verticales representan medias  $\pm 1$  EE.

### *Germinación semillas*

La germinación de semillas no presentó diferencias significativas en las poblaciones de *D. winteri* de ambas tipos de parche (ANDEVA de dos vías;  $F_{1,8} = 2,98$ ;  $P = 0,122$ ). En ambas condiciones se observaron muy bajos porcentajes de germinación acumulada (Figura 11). De igual forma no se observaron diferencias entre los grupos con y sin exclusión ( $F_{1,8} = 1,266$ ;  $P = 0,293$ ). El efecto de la interacción entre el tipo de hábitat y el grado de exclusión tampoco fue significativo ( $F_{1,8} = 0,490$ ;  $P = 0,503$ ).

### *Sobrevivencia de plántulas*

La sobrevivencia de plántulas fue significativamente menor en los parches de *D. winteri* rodeados por bosque nativo que en los parches rodeados de plantación (ANDEVA de medidas repetidas;  $F_{1,4} = 10,97$ ;  $P < 0,030$ ; Figura 12). Estas diferencias se fueron incrementando significativamente con el paso del tiempo ( $F_{4,16} = 7,15$ ;  $P < 0,005$ ).

### *Mortalidad de adultos*

La mortalidad de adultos fue significativamente menor en los parches de *D. winteri* rodeados por bosque nativo (aprox. 7%) que en los parches rodeados por plantación de *P. radiata* (aprox. 27%) (ANDEVA anidado;  $F_{1,4} = 23,52$ ;  $P < 0,005$ ) (Figura 13).

La mortalidad de adultos (número de individuos muertos) por transecto al interior de los parches de *D. winteri* rodeados por plantaciones de *P. radiata*, mostró una correlación positiva y significativa con la cantidad de individuos de *P. radiata* caídos al interior de dichos parches ( $R^2 = 0,944$ ;  $F_{1,7} = 136,1$ ;  $P < 0,005$ ).

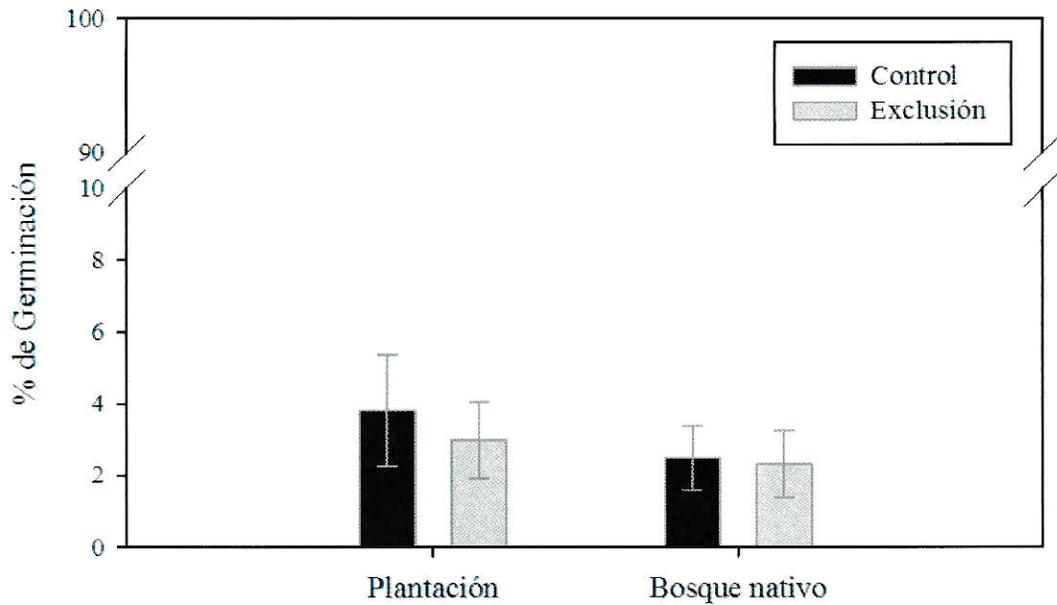


Figura 11. Porcentaje de semillas germinadas de *D. winteri* en poblaciones rodeadas por plantación de *P. radiata* o rodeadas por bosque nativo. Se presentan los resultados los grupos de semillas control y con exclusión de depredadores. Líneas verticales representan medias  $\pm$  EE.

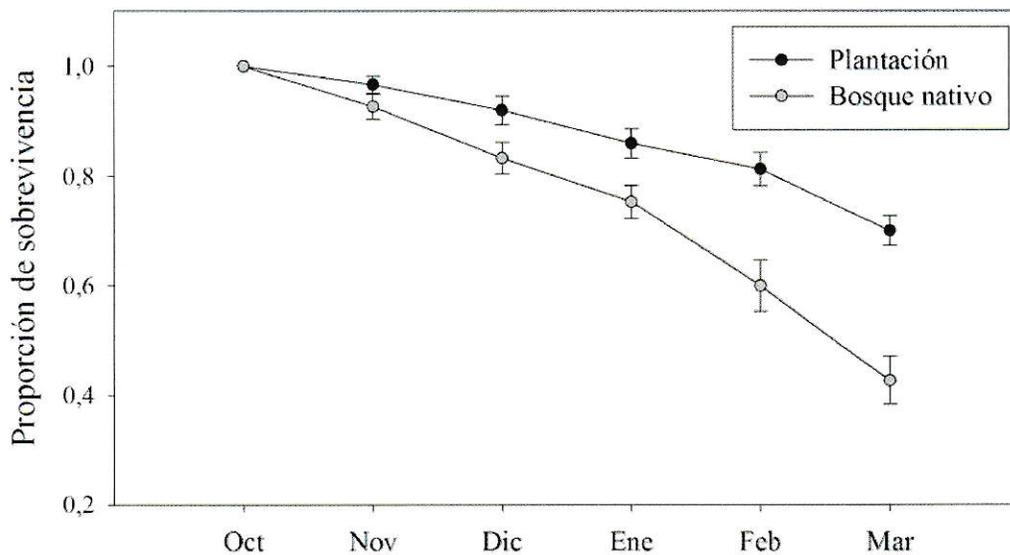


Figura 12. Proporción de plántulas sobrevivientes de *D. winteri* para cada tipo de población (rodeada de plantación de *P. radiata* o rodeada de bosque nativo). Líneas verticales representan medias  $\pm$  EE.

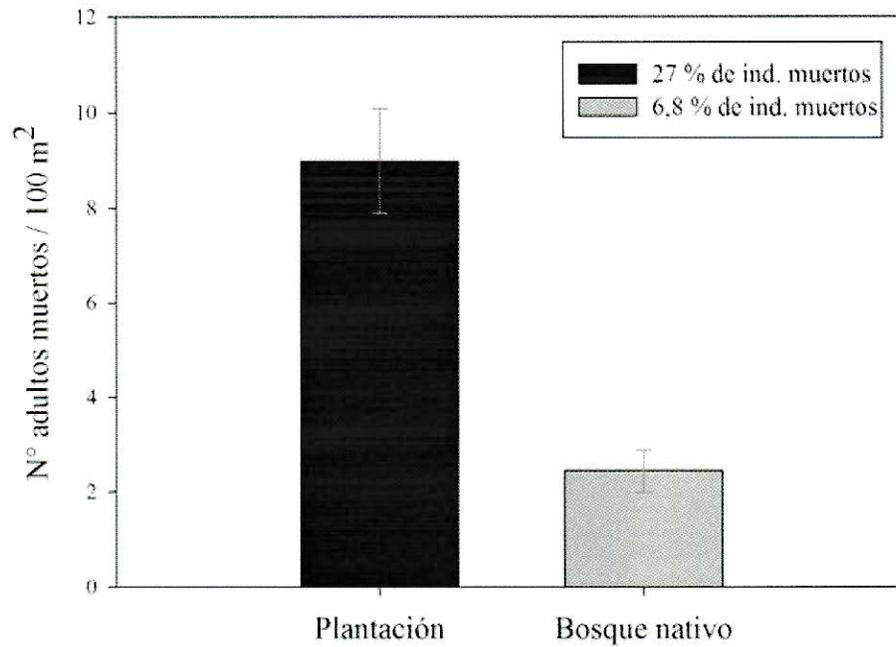


Figura 13. Porcentaje de individuos adultos muertos de *D. winteri* por transecto en poblaciones rodeadas por plantación de *P. radiata* o por bosque nativo). Líneas verticales representan medias  $\pm$  EE.

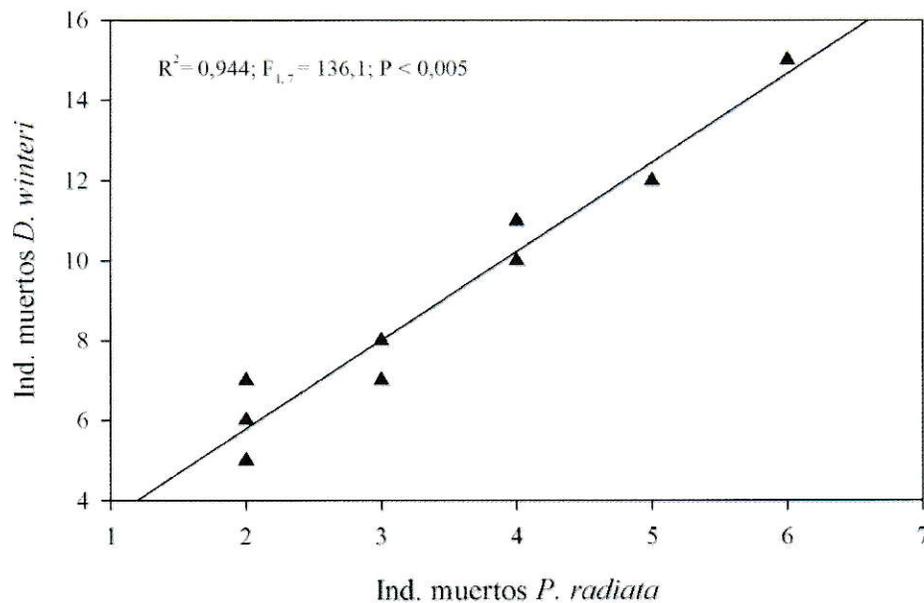


Figura 14. Relación entre la cantidad (promedio) de individuos de *P. radiata* caídos y la cantidad (promedio) de individuos de *D. winteri* muertos por transecto en poblaciones rodeadas por

plantación de *P. radiata*.

### Tasa de crecimiento poblacional

La tasa de crecimiento poblacional  $\lambda$  presentó un valor mayor en los parches de *D. winteri* insertos en el bosque nativo respecto de los parches rodeados por plantación de *P. radiata* (media  $\pm$  1EE,  $1,44 \pm 0,005$  y  $1,35 \pm 0,02$ , respectivamente), sin embargo, esta diferencia no resultó significativa (Prueba U de Mann –Whitney de dos colas;  $Z = 1,964$ ,  $p = 0,10$ ).

Tabla 2. Valores de  $\lambda$  para cada parche de *D. winteri* de ambas condiciones

Parche	Valor de $\lambda$
QB1	1,44
QB2	1,45
QB3	1,45
QP1	1,39
QP2	1,35
QP3	1,32

Al analizar la contribución de cada parámetro a la diferencia en el valor de  $\lambda$  de ambas condiciones, se observa que el parámetro con la mayor contribución (0,54) corresponde a la fecundidad de adultos (Fa), aportando positivamente al valor de  $\lambda$  en la condición de *D. winteri* rodeada por plantaciones de *P. radiata* en comparación a la situación en el bosque nativo. Sin embargo este efecto sería compensado por una contribución negativa de otros parámetros. Los parámetros correspondientes al reclutamiento (R), germinación de semillas (G) y en menor medida la permanencia en el estado adulto (Pa) presentaron las mayores contribuciones negativas (-0,37; -0,27; -0,10 respectivamente) (Figura 15).

Las contribuciones negativas de los parámetros reclutamiento (R), germinación (G), y sobrevivencia de adultos (Pa) logran contrarrestar en mayor medida la contribución positiva que tiene el parámetro fecundidad (F) en el valor de  $\lambda$  de la condición de *D. winteri* rodeada por plantaciones de *P. radiata*, lo que explica el menor valor de  $\lambda$  en esta condición respecto de la condición de *D. winteri* inserto en bosque nativo.

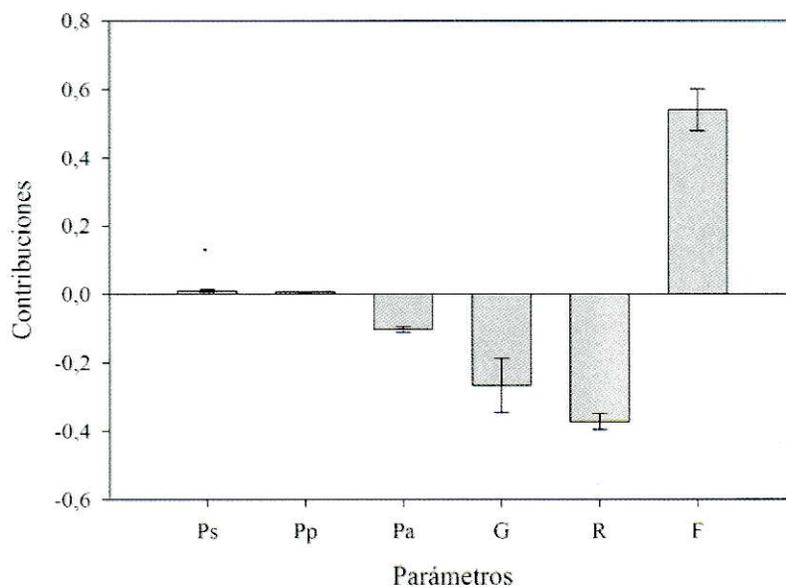


Figura 15. Contribución de cada parámetro a la diferencia en el valor de  $\lambda$  en poblaciones de *D. winteri* insertos en bosque nativo y poblaciones de *D. winteri* rodeados por plantaciones de *P. radiata*). Líneas verticales representan medias  $\pm 1$  EE.

## DISCUSIÓN

En este trabajo se presenta un análisis inclusivo de los distintos procesos demográficos implicados en la regeneración de poblaciones de *D. winteri* sometidas a condiciones ambientales diferenciadas, ayudando así a comprender su rol limitante en la regeneración de esta especie en ambientes con distinto grado de perturbación.

Las condiciones ambientales impuestas por la vegetación que rodea las poblaciones de *D. winteri* afectan diferencialmente distintos procesos demográficos lo que a su vez genera distintos patrones poblacionales. La humedad y la luminosidad presentan contrastes significativos entre el interior de los parches de *D. winteri* y las plantaciones de *P. radiata* que los rodean.

De acuerdo con los resultados de este estudio, la condición más importante para la regeneración en poblaciones de *D. winteri* es la luminosidad, limitando la producción de semillas y la sobrevivencia de plántulas en el bosque nativo. Por otro lado, en las plantaciones, las poblaciones de *D. winteri* presentan una mayor mortalidad de individuos adultos lo que generaría una estructura poblacional dominada por individuos de menor tamaño que en las poblaciones rodeadas por bosque nativo.

A nivel regional, el proceso de fragmentación del bosque Maulino tiene importantes consecuencias en las condiciones abióticas que enfrentan los remanentes de bosque nativo que aun existen en la Región. Dentro de estas condiciones abióticas, la humedad del suelo y la luminosidad han sido destacadas como dos de las variables más determinantes en la generación de gradientes de tolerancia de las especies en relación a

la luz y la disponibilidad de agua (Guerrero & Bustamante 2009). De esta manera, se espera que especies con mayor tolerancia a la luz y sequía debieran presentar una mayor regeneración en ambientes perturbados. Por el contrario, especies que requieren de mayores rangos de humedad del suelo y menor luminosidad debieran ver disminuida su regeneración en fragmentos pequeños o en situaciones con mayores grados de perturbación.

Los resultados indican una respuesta positiva para la regeneración de *D. winteri* en sitios rodeados por plantaciones joven de *P. radiata* sobre todo en las primeras etapas del ciclo de vida. Se evidenció una relación positiva de la luz sobre la producción de frutos (y semillas). En los parches rodeados por plantaciones jóvenes de *P. radiata* existe una mayor entrada de luz y consecuentemente una mayor lluvia de semillas (asociada a una mayor producción de frutos) en las poblaciones de *D. winteri* que ocupan las quebradas, dado que el principal mecanismo de dispersión es barócora para esta especie.

Este efecto fue evidenciado en ambas temporadas de dispersión (2008 y 2008). Contrariamente a lo encontrado en los parches insertos en plantación de *P. radiata* joven, en el bosque nativo las poblaciones de *D. winteri* presentan una limitación a la regeneración en las primeras etapas de desarrollo, lo cual se debería, en principio, a la menor cantidad de luz que ingresa a estos parches (ver Figura 5).

Esta limitación también se observa al evaluar la sobrevivencia de las plántulas. Los parches rodeados por plantación de *P. radiata* presentan una mayor sobrevivencia de las plántulas (ver Figura 12). El efecto de la luz sobre la sobrevivencia de plántulas confirma con observaciones de campo lo evaluado en laboratorio por Lusk & Del Pozo (2002) respecto a que el ambiente lumínico tendría un efecto positivo sobre la

sobrevivencia de plántulas de *D. winteri*.

En los dos tipos de parches se observó una muy baja germinación de semillas de *D. winteri*, consecuentemente a lo descrito por otros estudios (Soto & Donoso 2006; Díaz & Armesto 2007; Figueroa 2008). Esto podría deberse, en principio, a la latencia innata de las semillas de esta especie (Figueroa 2008). A pesar de la baja germinación, al no existir diferencias significativas en la germinación con y sin exclusión se descartaría un efecto de la depredación de semillas en ambos tipos de ambientes.

Los tamaños de los individuos de *D. winteri* en ambas condiciones sugieren una estructura poblacional multitarea común a los rodales de esta especie (Soto & Donoso 2006). Sin embargo, las diferencias en los tamaños de los árboles permiten sugerir la existencia de un efecto de las condiciones ambientales sobre los procesos que afectan a las plantas adultas. En efecto, los resultados de mortalidad de los ejemplares adultos ayudan a explicar este patrón en la estructura de tamaños de los parches de *D. winteri*.

Debido a la mayor perturbación generada por la caída de los individuos de *P. radiata* durante la cosecha, cuyos resultados mostraron una correlación positiva y significativa entre la cantidad de individuos de *P. radiata* caídos y la cantidad de individuos de *D. winteri* muertos por transecto, la cosecha de las plantaciones o raleo (en términos forestales) de la vegetación circundante podría explicar la mayor mortalidad de adultos en estos parches. Por esto, en los parches dentro de las plantaciones de *P. radiata* joven, los procesos de limitación estarían afectando principalmente la sobrevivencia de individuos adultos.

El menor grado de perturbación al que se ven enfrentadas los parches de *D. winteri* al interior de la Reserva (bosque nativo continuo) permiten un mayor desarrollo de la

población, alcanzando una estructura en que se observan individuos de mayor tamaño con mayor desarrollo de dosel lo que a su vez impide una mayor entrada de luz a estos parches. Esto, en términos forestales, se denomina “etapa de exclusión fustal”, en donde no se observa mayor regeneración bajo el dosel de individuos adultos, y donde la regeneración solo se reinicia con la generación de claros que permiten la entrada de luz (Soto & Donoso 2006).

*Drimys winteri* es una especie que se establece en lugares con suelos pantanosos y requiere de mucha humedad (Hoffmann 1982), condiciones que se encuentran en los fondos de quebrada en el área de estudio. Dentro de las plantaciones de *P. radiata*, estas quebradas no son explotadas ya que son zonas donde queda excluido su uso para plantaciones. Sin embargo la cosecha de las plantaciones genera una matriz altamente contrastante con los parches dominados por *D. winteri*. Esta situación de alta modificación y perturbación impuesta sobre estos parches no limita la regeneración de *D. winteri*, al menos en las primeras etapas del desarrollo, aunque tiene un impacto importante en el estado adulto. Esto se debe a que esta especie se comporta como una especie “pionera” y, por lo tanto, regenera razonablemente bien bajo condiciones de mayor luminosidad y generación de claros en el dosel del bosque (Soto & Donoso 2006).

Los resultados obtenidos muestran correspondencia con lo que podría esperarse de acuerdo a la teoría de desarrollo forestal que describe cuatro etapas principales de desarrollo del bosque: iniciación, exclusión fustal, reinicio de la regeneración y etapa adulta (Oliver 1981), en donde los parches de *D. winteri* rodeados de plantación de Pino joven, se encontrarían en etapa de reinicio de la regeneración debido a que se libera

mayor cantidad de luz que entra a los parches y además la mayor mortalidad de adultos favorece la generación de claros al interior de estos parches. Por otra parte en las poblaciones que se encuentran dentro del bosque nativo, al haber mayor representación de individuos adultos además de la sombra que generan los árboles propios del bosque nativo, la regeneración estaría limitada, lo que es propio de la etapa descrita como de exclusión fustal.

Desde esta perspectiva, en el sistema de estudio las perturbaciones que genera la cosecha de la plantación de *P. radiata*, generan condiciones que favorecen una mayor lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas propiciando lo que se denomina su “nicho de regeneración”, pero la recurrencia en la cosecha de los Pinos impide que la población se desarrolle y alcance una estructura donde los individuos adultos aumenten en proporción dentro de la población, manteniendo en el tiempo la etapa de “reinicio de la regeneración”, y consecuentemente impidiendo alcanzar la etapa “adulta” de la población, generando un cuello de botella en la etapa adulta.

Esto podría tener importantes consecuencias desde el punto de vista ecológico, ya que estos parches no alcanzarían una estructura de la vegetación tal que permitan el establecimiento de otras especies (Soto & Donoso 2006) y la estructura y diversidad de hábitats no sería equivalente a la que pueden alcanzar estos parches dentro del bosque continuo, condiciones que han sido consideradas como relevantes para la mantención de la biodiversidad (Hatley 2002, Kotschy y col. 2008).

La información aportada por el análisis demográfico permite obtener valores de tasas de crecimiento poblacional “ $\lambda$ ” de las poblaciones de *D. winteri* de ambas condiciones. A pesar de que el valor  $\lambda$  sea mayor en la condición de bosque nativo esta diferencia no

resultó significativa, lo que está principalmente explicado por un efecto de “compensación” generado por las distintas contribuciones de los diferentes parámetros a la diferencia del valor de  $\lambda$  de ambas condiciones. En las poblaciones de *D. winteri* rodeadas por plantación existe una gran contribución positiva de la fecundidad de adultos al valor de  $\lambda$ , lo que estaría compensando por un efecto negativo ejercido por los parámetros correspondientes a germinación de semillas y paso de plántulas a adultos, donde ambas contribuciones fueron negativas. Estos resultados reafirman la idea de procesos de limitación que operan en distintas etapas del ciclo de vida dependiendo de la condición en la que se encuentran insertas las poblaciones de *D. winteri* en el área de estudio.

En conclusión, estos resultados plantean un desafío para el manejo de las poblaciones de *D. winteri* que quedan rodeadas por plantaciones de *P. radiata* ya que el efecto de la cosecha de los individuos de esta especie puede ocasionar que la población de *D. winteri* no alcance un estado de desarrollo tal que permita que los parches de vegetación que constituyen estas poblaciones sean efectivamente usados para conservar biodiversidad. Esta situación podría ser corregida si las prácticas forestales consideraran reducir el grado de perturbación que genera la cosecha de las plantaciones de *P. radiata* en las poblaciones de *D. winteri* dentro de las quebradas rodeadas por estas plantaciones, ya que si bien se genera un efecto positivo para las primeras etapas del ciclo de vida de esta especie, en el estado adulto limita su sobrevivencia con consecuencias poblacionales y demográficas importantes.

## REFERENCIAS

- Acosta, G.A. & Simonetti, J. A. 2005. Conservación de la güiña (*Oncifelis guigna*) en bosques fragmentados de la cordillera de la costa en Chile central. En: C. Smith-Ramírez, J. J. Armesto & C. Valdovinos (eds.), Historia, biodiversidad y ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa (pp. 573-577). Santiago: Editorial Universitaria.
- Acosta-Jamett, G. & Simonetti, J. A. 2004. Habitat use by *Oncifelis guigna* and *Pseudalopex culpaeus* in a fragmented forest landscape in central Chile. *Biodiversity and Conservation* 13: 1135-1151.
- Amico, G. C. & Aizen, M. A. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral* 15: 89-100.
- Aravena J. C., Carmona, M., Pérez, C., Armesto, J. J. 2002. Changes in tree species richness, stand structure and soil properties in a successional chronosequence in northern Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 339-360.
- Bustamante R. O. & Grez, A. A. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo* 11: 58-63.
- Bustamante, R. O. & Castor, C. 1998. The decline of an endangered ecosystem: the ruil

(*Nothofagus alessandri*) forest in Central Chile. *Biodiversity and Conservation* 7: 1607-1626.

Bustamante, R. O., Grez, A. A. & Simonetti, J. A. 2006. Efectos de la fragmentación del bosque maulino sobre la abundancia y diversidad de especies nativas: un meta-análisis. En: Grez A. A., J. A. Simonetti & R. O. Bustamante (eds), *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas*. Editorial Universitaria, Santiago, pp 83-97.

Bustamante, R. O., Simonetti, J. A., Grez A. A. & San Martín, J. 2005. Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque Maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras. En: C. Smith-Ramírez, J.J. Armesto & C. Valdovinos (eds.), *Historia, Biodiversidad y Ecología de los Bosques Costeros de Chile* (pp. 529-539). Santiago: Editorial Universitaria.

Callaway, R. M. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Q. lobata* in California. *Ecology* 73: 2118-2128.

Castro, J., Zamora, R., Hódar J. A. & Gómez, J. M. 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92: 266-277.

Caswell. 2001. *Matrix population models: Construction, Analysis, and Interpretation*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA.

Chen J., Saunders, S. C., Crow, T. R., Naiman R. J., Brososke, K. D., Mroz, G. D., Brookshire, B. L., & Franklin, J. F. 1999. Microclimate in forest ecosystems and

landscape ecology. *Bioscience* 49: 288-297.

Chen, J., Franklin J. F. & Spies T. A. 1992. Vegetation responses to edge environment in old-growth. *Ecological Applications* 2: 387-396.

Chen, J., Franklin, J. F. & Spies, T. A. 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-Fir forest. *Ecological Applications* 5: 74-86.

Crawley, M. J. 1989. The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores in plant population dynamics. En B. A. Bernays (ed.) *Insect-plant interactions* (pp. 45-71). Florida: CRC Press.

Crawley, M. J. 1990. The population dynamics of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 330: 125-140.

Davies-Colley, R. J., Payne, G. W., & van Elswijk M. 2000. Microclimate gradient across a forest edge. *New Zealand Journal of Ecology* 24: 111-121.

De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066-1075.

Díaz, M. F., Armesto, J. J. 2007. Limitantes físicos y bióticos de la regeneración arbórea en matorrales sucesionales de la Isla Grande de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 13-26.

Donoso, C. 1981a. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Documento de Trabajo No 38. Investigación y Desarrollo Forestal CONAF-FAO.

DONOSO, C. 1981b. Ecología forestal: El bosque y su medioambiente. Facultad de

Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, 368 p.

Donoso, C. 1994. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Segunda Edición. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 484 pp.

Donoso, D. S., Grez A. A. & Simonetti J. A. 2003. Effect of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* 115: 63-70.

Duncan, R. P., Stewart, G. H., 1991. The temporal and spatial analysis of tree age distribution. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1703-1710.

Echeverría, C., Coomes, D., Salas, J., Rey-Benayas, J., Lara, A., & Newton, A. 2006. Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests. *Biological Conservation* 130: 481-494.

Estades, C. F., Temple, S. A. 1999. Temperate-forest bird communities in a fragmented landscapes dominated by exotic pine plantations. *Ecological Applications* 9: 573-585.

Figuerola, J. & Lusk, C. 2001. Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytologist* 152: 483-489.

Figuerola, J. 2008. Aspectos ecológicos de la germinación en especies del bosque templado-húmedo del sur de Chile. *Chloris Chilensis*. <http://www.chlorischile.cl/semillas/semillas.htm> (última visita 3 de Enero de 2010).

Fox, G. A. 1993. Failure-Time Analysis: Emergence, flowering, survivorship and other waiting times. En: S. M. Scheiner & J. Gurevitch (eds), *Design and analysis of ecological experiments* (pp. 253-289). New York: Chapman & Hall.

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.

Grez, A. A. & Bustamante-Sánchez, M. 2006. Aproximaciones experimentales en estudios de fragmentación. En: Grez A. A., J. A. Simonetti & R. O. Bustamante (eds), *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas*. Editorial Universitaria, Santiago, pp 17-40.

Grez, A. A. & Zaviezo, T. 2006. Efectos de la fragmentación de agroecosistemas sobre insectos herbívoros y depredadores. En: Grez A. A., J. A. Simonetti & R. O. Bustamante (eds), *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas* (pp. 191-213). Editorial Universitaria, Santiago.

Grez, A. A. 2005. El valor de los fragmentos pequeños de bosque maulino en la conservación de la fauna de coleópteros epigeos. En C. Smith-Ramírez, J. J. Armesto & C. Valdovinos (eds.), *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa* (pp. 565-572). Santiago: Editorial Universitaria.

Grez, A. A., Moreno P. O. & Elgueta, M. 2003. Coleópteros (Insecta, Coleoptera) epigeos asociados al bosque maulino y plantaciones de pino aledañas. *Revista Chilena de Entomología* 29: 9-18.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.

Guerrero, P. & Bustamante, R. O. 2009. Abiotic alterations caused by forest fragmentation affect tree regeneration: a shade and drought tolerance gradient in the

- remnants of Coastal Maulino Forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 413-424.
- Guerrero, P. C & Bustamante, R. O. 2007. Can native tree species regenerate in *Pinus radiata* plantations in Chile? Evidence from yield and laboratory experiments. *Forest Ecology Management* 253: 97-102.
- Gutiérrez A. G., Armesto, J. J., Aravena, J. C. 2004. Disturbance and regeneration dynamics of an old-growth North Patagonian rain forest in Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology* 92: 598-608.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. London: Academic Press.
- Hartley, M. 2002. Rationale methods for conserving biodiversity in plantations forest. *Forest Ecology and Management* 155: 81-95.
- Henríquez, C. A. 2004. Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la calidad de las semillas en *Lapageria rosea*. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 177-184.
- Herrera, C. M., Jordano P., López-Soria L. & Amat J. A. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Houle, G. 1995. Seed dispersal and seedling recruitment: the missing link(s). *Ecoscience* 2: 238-244.
- Hulme, P. E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 32-46.
- Hutchings, C. J., Booth, K. D., & Waite, S. 1991. Comparison of survivorship by the logrank test: Criticism and alternatives. *Ecology* 72: 2290-2293.

INFOR-CONAF 1997. Monografía de Canelo *Drymis winteri*. Potencialidad de especies y sitios para una diversificación silvícola nacional. Santiago, Chile.

Jaña-Prado, R. & Grez, A. A. 2004. Insectos herbívoros en el bosque maulino: un ecosistema fragmentado. *Revista Chilena de Entomología* 30: 27-43.

Jordano, P. & Herrera C. M. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2: 230-237.

Jordano, P., Pulido, F., Arroyo, J., García-Castaño J. L., García-Fayos, P. 2004. Procesos de limitación demográfica. En: F. Valladares (ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 229-248). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A.

Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T. & Arroyo, J. 2000. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas* <http://ebd10.ebd.csic.es/pdfs/ecosistemas/ecosistemas.html> (última visita 3 de enero de 2010).

Jose, S., Andrew, R. G., George, S. J. & Kumar, B. M. 1996. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a high altitude tropical forest in peninsular India. *Forest Ecology and Management* 87: 51-62.

Kapos, V., Wandelli, E., Camargo, J. L. & Ganade, G. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. En: W. F. Laurence, & R. O. J. Bierregaard (eds.), *Tropical Forest Remnants Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities* (eds.), pp. 33-43, The

Chicago, USA: University Chicago Press.

Keeley, J. E. 1992. Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* 73: 1194-1208.

Lara, A., Donoso, C., & Aravena, J. 1997. La conservación de los bosques nativos de Chile: problemas y desafíos. En: J. Armesto, C. Villagran, & M.T.K. Arroyo (eds.). Santiago: Editorial Universitaria.

Lusk, C. & Del Pozo, A. 2002. Survival growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: Gas exchange and biomass distribution correlates. *Austral Ecology* 27: 173-182.

Marañón, T., Camarero, J. J., Castro, J., Díaz, M. Espelta, J. M., Hampe, A., Jordano, P., Valladares, F. Verdú, M., & Zamora, R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En F. Valladares (ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 69-99). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A.

Martínez, E. 2006. Efecto del micrositio en una plantación de Olivillo, Petrillo y Canelo en el Parque Nacional Fray Jorge. Memoria de Título Ing. Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile. Santiago, Chile.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10(2): 58-62

Pulido, F. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus spp.*). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 5-15.

- Rey, P. J., & Alcántara, J. M. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Rodríguez, S. 1998. Antecedentes tecnológicos del Canelo (*Drimys winteri* Forst). *Bosque* 19(1): 91-99.
- Saavedra, B. & Simonetti J. A. 2005b. Small mammals of Maulino forest remnants, a vanishing ecosystem of south-central Chile. *Mammalia* 69: 337-348.
- Saavedra, B. & Simonetti, J. A. 2005a. Micromamíferos en fragmentos de bosque maulino y plantaciones de pino de aldeañas. En: C. Smith-Ramírez, J. J. Armesto & C. Valdovinos (eds.), *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa* (pp. 532-536). Santiago: Editorial Universitaria.
- Sagnard, F., Pichot, C., Dreyfus, P., Jordano, P., & Fady, B. 2007. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: Recolonization dynamics in plantation forest. *Ecological Modelling* 203: 464-474.
- Sala, O. E., Chapin, F. S. Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., Wall D. H. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- San Martín, J., Donoso, C. 1996. Estructura florística e impacto antrópico en el bosque Maulino de Chile. En: J. J. Armesto, C. Villagrán, M. T. K. Arroyo (eds.), *Ecología de*

los bosques nativos de Chile (pp. 153-168). Santiago: Editorial Universitaria.

Schemske, D. W., Husband B. C., Ruckelshaus M. H., Goodwillie, C., Parker I. M., & Bishop J. G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.

Schopfer, M. H. 1995. *Plant physiology*. 629pp. Berlin: Springer-Verlag.

Schupp, E. W. & Fuentes M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2: 267-275.

Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.

Simonetti, J. A., Grez, A. A. & Bustamante, R. O. 2006. Interacciones y procesos en el bosque Maulino fragmentado. En: Grez A. A., J. A. Simonetti & R. O. Bustamante (eds), *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas*. Editorial Universitaria, Santiago, pp 99-114.

Simonetti, J., Grez A. & Bustamante, R. 2002. El valor de la matriz en la conservación ambiental. *Ambiente y Desarrollo* 18: 116-118, 255-256.

Soto, D. P. & Donoso, P. J. 2006. Patrones de regeneración en renovales de *D. winteri* en el centro norte de la Isla de Chiloé: cambios de acuerdo al tamaño y la densidad relativa. *Bosque* 27(3): 241-249.

Valdivia, C., Simonetti, J. A. & Henríquez, C. H. 2006. Depressed pollination of *Lapageria rosea* Ruiz at Pav. (Philesiaceae) in the fragmented temperate rainforest of southern South America. *Biodiversity and Conservation* 15: 1845-1856.

Wang, B. C., & Smith T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-385.

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Third Edition. New Jersey, USA: Prentice-Hall International, Englewood Cliffs, 663 pp.