

UCH-FC
MAB-B
Ch431
C.L

Efecto del tamaño de la semilla y del pericarpio sobre el reclutamiento y
biomasa de plántulas en *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Lauraceae)
en un año lluvioso y en un año seco simulados experimentalmente

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

PAULINA CHACON FERNANDEZ

Diciembre de 1998

Director de Tesis: Dr. Ramiro O. Bustamante



FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

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

PAULINA CHACON FERNANDEZ

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 9 de noviembre de 1998.

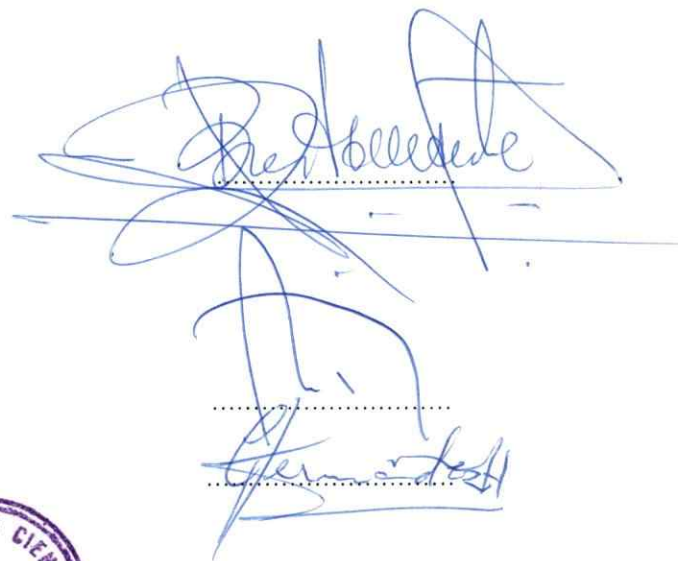
Director de Tesis:

Dr. Ramiro Bustamante

Comisión de evaluación de la Tesis

Dr. Rodrigo Medel (Presidente)

Dra. Gladys Fernández



AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mi tutor Ramiro Bustamante, quien desde antes de mi llegada a la facultad y en particular al laboratorio, me dio su apoyo. También quiero agradecer a Marco Méndez y al profesor Italo Serey, quienes me aconsejaron e informaron durante mi proceso de postulación al Magister.

Un reconocimiento especial va para mis compañeras Carola y Bárbara, quienes desde un comienzo me acogieron en el laboratorio, lo que se tradujo en que muy pronto comenzamos a compartir nuestra hora de almuerzo. Un reconocimiento también para otros compañeros que ya no están en el laboratorio, me refiero a Eliseo y Eric, quienes también me entregaron amistad a mi llegada.

Agradezco a mis papás por pagar mis estudios de licenciatura y magister, y en especial a mi papá que con sus “característicos viajes”, hizo que desde chica tuviera un acercamiento temprano con la naturaleza. También le doy las gracias al Dr. Héctor Duque, que en momentos difíciles me ayudó a salir a delante y a valorar mi quehacer científico.

Finalmente, quiero agradecer a Alejandro entre otras cosas, por su ayuda con los experimentos, con las correcciones de manuscritos y por su apoyo, compañía y cariño.

Formalmente, agradezco a Sigma-Xi (USA), al Departamento de Postgrado y Postítulo de la Universidad de Chile y al Programa Bosques Nativos también de la Universidad de Chile, por financiar esta tesis. Agradezco al proyecto FONDECYT 1980750 de Ramiro Bustamante, que me ha permitido mantenerme este año. También le doy las gracias a la Dra. Mary Kalin por facilitarme la cámara de germinación para realizar los experimentos, al profesor Jaime Solervicens por permitirme recolectar material en su parcela y a CONAF, especialmente a la gente vinculada al Parque Nacional La Campana, quienes también me permitieron recolectar en el parque, muchas de las semillas utilizadas en esta tesis. Finalmente, a los miembros de mi comisión integrada por el Dr. Rodrigo Medel y la Dra. Gladys Fernández por sus valiosos comentarios.

INDICE DE MATERIAS

LISTA DE TABLAS.....	v
LISTA DE FIGURAS.....	vi
RESUMEN.....	viii
INTRODUCCION.....	1
Hipótesis.....	5
Objetivos específicos.....	6
MATERIALES Y METODOS	
1) Especie de estudio.....	7
2) Recolección de semillas.....	7
3) Pérdida de humedad de las semillas.....	8
4) Simulación de un año lluvioso y de un año seco.....	9
5) Reclutamiento y biomasa de plántulas.....	10
6) Análisis estadísticos.....	11

RESULTADOS

1) Distribución del tamaño de las semillas.....	13
2) Pérdida de humedad de las semillas.....	15
3) Efecto del año sobre la probabilidad de reclutamiento y biomasa de plántulas.....	16
4) Efecto del tamaño de la semilla sobre la probabilidad de reclutamiento y biomasa de plántulas en un año lluvioso y en un año seco.....	18
5) Efecto del pericarpio sobre la probabilidad de reclutamiento y biomasa de plántulas en un año lluvioso y en un año seco.....	20
5.1) Probabilidad de reclutamiento.....	20
5.2) Biomasa de plántulas.....	22
DISCUSION.....	24
BIBLIOGRAFIA.....	38
ANEXOS.....	44

LISTA DE TABLAS

Tabla 1: Resumen de los resultados encontrados para cada una de las hipótesis planteadas en esta tesis.....	25
Tabla 2: Probabilidad de reclutamiento teórica que tendrían semillas con y sin pericarpio en un año lluvioso y en un año seco con distribución normal, temprana y tardía de las precipitaciones.....	35

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.- Registro pluviométrico de la localidad de “Quebrada de la Plata” (Región Metropolitana) entre los años 1958 y 1993.....9
- Figura 2.- Régimen pluviométrico mensual para un año lluvioso y para un año seco obtenido a partir de 36 años de registros en “Quebrada de la Plata” (Región Metropolitana).....10
- Figura 3.- Distribución de tamaño de las semillas sin y con pericarpio obtenida de 3 poblaciones de *Cryptocarya alba*.....14
- Figura 4.- Pérdida de humedad en semillas chicas y grandes de *Cryptocarya alba* con y sin pericarpio.....16
- Figura 5.- Efecto del año sobre la probabilidad de reclutamiento y biomasa de plántulas en *Cryptocarya alba*.....17

Figura 6.- Efecto del tamaño de la semilla sobre la probabilidad de reclutamiento y biomasa de plántulas en <i>Cryptocarya alba</i> en un año lluvioso y en un año seco.....	19
Figura 7.- Efecto del tamaño de la semilla y del pericarpio sobre la probabilidad de reclutamiento de plántulas en <i>Cryptocarya alba</i> en un año lluvioso y en un año seco.....	21
Figura 8.- Efecto del tamaño de la semilla y del pericarpio sobre la biomasa de plántulas en <i>Cryptocarya alba</i> en un año lluvioso y en un año seco.....	23
Figura 9.- Régimen pluviométrico mensual para tres posibles distribuciones de precipitaciones (temprana, normal y tardía).....	35

RESUMEN

El tamaño de la semilla puede afectar la adecuación biológica de las plantas madres y los procesos de regeneración poblacional. Semillas grandes tienen ventajas sobre las chicas en términos de germinación, crecimiento, sobrevivencia y biomasa de plántulas.

Venable y Brown (1988) propusieron un modelo que predice que bajo condiciones favorables de luz o humedad, no debieran expresarse diferencias en la adecuación biológica entre plantas originadas de semillas de distinto tamaño, pero sí bajo condiciones desfavorables.

En este estudio, se evaluó el efecto del tamaño de la semilla sobre la probabilidad de reclutamiento (atributo poblacional) y biomasa de plántulas (atributo individual) en *Cryptocarya alba* (Lauraceae) bajo dos condiciones ambientales contrastantes. Para cumplir con este objetivo, se simuló en laboratorio, las condiciones de precipitación que se producen en la zona mediterránea de Chile central, durante años lluviosos (condición favorable) y años secos (condición desfavorable). Además, se evaluó si la presencia de pericarpio constituye un mecanismo de protección contra la desecación, y si éste modula el efecto del tamaño de la semilla durante años secos.

Los resultados muestran que las semillas de tamaño grande tuvieron una mayor probabilidad de reclutamiento y las plántulas derivadas de ellas, alcanzaron una mayor biomasa, independientemente de la cantidad de precipitaciones que recibieron las semillas.

En el año lluvioso, las plántulas originadas de semillas con pericarpio reclutaron en mayor proporción que las plántulas originadas de semillas sin pericarpio. Sin embargo, esta diferencia sólo fue significativa para plántulas originadas de semillas grandes. En términos de la biomasa de plántulas, no se observaron diferencias significativas entre semillas con y sin pericarpio.

En el año seco, las plántulas originadas de semillas con y sin pericarpio presentaron una probabilidad de reclutamiento y biomasa similar, de manera que la ventaja que tienen las semillas sin pericarpio (mayor germinación) habría sido equivalente a la ventaja que tienen las semillas con pericarpio (menor desecación). Este resultado se observó tanto para plántulas originadas de semillas chicas como grandes.

En relación al potencial regenerativo de *C. alba*, se encontró que las plántulas originadas de semillas de tamaño grande tienen una enorme ventaja en relación a las plántulas originadas de semillas chicas en términos de reclutamiento y biomasa. Además, se encontró la presencia de pericarpio también afecta la probabilidad de reclutamiento de plántulas, encontrándose que la probabilidad de reclutamiento de plántulas derivadas de semillas con pericarpio puede ser mayor a la de semillas sin pericarpio. Este resultado se explicaría en parte, por la acción protectora de la desecación que tendría el pericarpio. Esto resulta de suma importancia, ya que el pericarpio puede contribuir a mantener o

aumentar la proporción de semillas que germinan anualmente, resultado que hasta ahora no había sido observado.

En relación al modelo de Venable y Brown, se encontró que en *C. alba*, las diferencias individuales que presentan las semillas en su tamaño al momento de ser dispersadas, serían relevantes aún bajo una condición ambiental favorable para el establecimiento de plántulas. Este hecho contradice el planteamiento general que bajo condiciones ambientales favorables, las diferencias individuales no tendrían consecuencias significativas en términos de adecuación biológica. Una explicación posible es que en *C. alba*, el modelo de Venable y Brown no opera porque el tener semillas recalcitrantes, determina una ventana temporal reducida para que ocurra el proceso de germinación. Por lo tanto, cualquier atributo que favorezca la germinación como por ejemplo, tener un tamaño de semilla grande, sería relevante, independientemente de las condiciones ambientales.

ABSTRACT

Seed size may affect the fitness of parent plants and the population regeneration process. Large seeds have advantages in comparison to small ones in terms of germination, growth, survival, and seedling biomass.

Venable & Brown (1988) proposed a model that predicted that, under favourable conditions of light or humidity, plants derived from different sized seeds will not show differences in fitness, but will so under unfavourable conditions.

In this study, the effect of seed size on recruitment probability (population attribute) and seedling biomass (individual attribute) was evaluated in *Cryptocarya alba* (Lauraceae) under two contrasting environmental conditions. In order to achieve this objective, the rainfall conditions that occur in the Mediterranean-type region of central Chile, during rainy (favourable conditions) and dry years (unfavourable conditions) was simulated in a laboratory experiment. It was also investigated if the presence of the pericarp constitutes a mechanism against desiccation, and if it modulates the effect of seed size during dry years.

The results show that large seeds had a greater recruitment probability, and seedlings derived from these seeds reached a greater biomass, independently of the amount of rainfall that the seeds received.

In the rainy year, seedlings derived from seeds with their pericarp intact showed greater recruitment than seedlings derived from seeds without their pericarp. However, this difference was significant only for seedlings derived from large seeds. In terms of biomass of seedlings, no significant differences were observed between seeds with and without their pericarp.

In the dry year, seedlings derived from seeds with and without their pericarp had similar recruitment probabilities and biomass, such that the advantage that seeds without their pericarp has (greater germination) would have been equal to the advantage that seeds with their pericarp has (lesser desiccation). This result was observed for seedlings derived from both small and large seeds.

Regarding the regeneration potential of *C. alba*, it was found that seedlings derived from large seeds have enormous advantages in comparison to seedlings derived from small seeds in terms of recruitment and biomass. Further, the presence of a pericarp also affects the probability of recruitment of seedlings, having found that the probability of recruitment of seedlings derived from seeds with their pericarp was greater than that of seeds without their pericarp. This result may be explained, in part, by the pericarp's protective function against desiccation. This is very important because the presence of a pericarp may contribute to maintain or increase the proportion of seeds germinating annually, a result that had not been previously observed.

In relation to Venable & Brown's model, it was found that in *C. alba*, the individual differences that seeds exhibit in terms of their size at the time of dispersal, would be relevant for a seedling's establishment, even under favourable environmental

conditions. This finding contradicts the general idea that, under favourable environmental conditions, individual differences would not be important in term of fitness. A possible explanation is that Venable & Brown's model does not operate in *C. alba*, because the existence of recalcitrant seeds in this species, determines a very small temporal window for the germination process to occur. Therefore, any attribute that increases germination, for example, having a large seed size, would be relevant, independently of the environmental conditions.

INTRODUCCION

El tamaño de la semilla es un atributo de la historia de vida que puede afectar la adecuación biológica de las plantas madres y los procesos de regeneración poblacional (Harper 1977, Fenner 1985). A nivel intraespecífico, las semillas grandes incrementan la germinación (Schaal 1980, Weis 1980, Zimmermann y Weis 1982, Dolan 1984, Stanton 1984, Morse y Schmitt 1985, Winn 1985, Winn 1988, Tripathi y Khan 1990, Vera 1997), la tasa de crecimiento de los vástagos (Weis 1980, Zimmerman y Weis 1982, Bonfil 1998), la biomasa de las plántulas (Weis 1980, Howe y Richter 1982, Dolan 1984, Stanton 1984, Morse y Schmitt 1985, Hendrix y col. 1991, Bonfil 1998), y la sobrevivencia de las plántulas (Cavers y Harper 1966, Schaal 1980, Morse y Schmitt 1985, Wulff 1986, Tripathi y Khan 1990, Vera 1997). Esto se explicaría por el hecho que las semillas grandes tienen una mayor cantidad de reservas contenida en sus cotiledones (Salisbury 1942, Harper 1977, Howe y Richter 1982, Stock y col. 1990, Leishman y Westoby 1994). De esta manera, las plántulas derivadas de semillas grandes pueden desarrollar sistemas radicales más largos y por ende, pueden acceder a mayores profundidades, sobrevivir por más tiempo y crecer más rápido bajo condiciones de recursos limitantes (Harper 1977, Stanton 1984). Estas evidencias han llevado a sugerir que las semillas grandes tendrían una ventaja competitiva mayor en hábitats sucesionales

tardíos (Salisbury 1942), en áreas donde el estrés hídrico es la mayor fuente de mortalidad (Baker 1972, Schimpf 1977) y en ambientes con estaciones de crecimiento cortas (McWilliams y col. 1968).

El tamaño de la semilla sería relevante para reducir el impacto de las condiciones ambientales desfavorables sobre el desempeño de las plantas. Venable y Brown (1988) proponen un modelo que predice que bajo condiciones favorables de luz o humedad, las plantas originadas de semillas chicas y grandes no presentarán diferencias en su adecuación biológica, medida ésta como el número de semillas producidas por semilla sembrada ("reproductive yield"). Por el contrario, bajo condiciones desfavorables de luz o humedad, las plantas originadas de semillas grandes presentarán una mayor adecuación biológica, debido a la mayor cantidad de energía almacenada en sus cotiledones. Leishman y Westoby (1994) también sostienen que las semillas grandes tendrían una ventaja en comparación a las semillas chicas en condiciones de estrés hídrico, por lo que este factor podría considerarse como una de las fuerzas selectivas más importantes en la evolución del tamaño de la semilla (Schimpf 1977). El modelo de Venable y Brown considera la variación ambiental en el espacio, pero no especifica las escalas a la cual éste opera, por lo que podría operar desde una escala local (ej. dentro de una población), hasta una escala regional o geográfica (ej. entre poblaciones).

La zona mediterránea de Chile central es un ecosistema que presenta una fuerte heterogeneidad espacial y temporal. Se caracteriza por presentar manchones de vegetación esclerófila rodeada por espacios abiertos dominados por plantas herbáceas (Fuentes y col. 1986). Otro de los elementos fundamentales que caracteriza a este

ambiente, es la fuerte variación intra e interanual de las lluvias (di Castri y Hajek 1976). Esta fuerte variabilidad de las precipitaciones se expresa además, en una alternancia de años lluviosos (húmedos) y años secos (Espinoza y Hajek 1988). Así, la regeneración de especies en el matorral de Chile central, se ve afectada fuertemente por esta variabilidad interanual de las precipitaciones, observándose un reclutamiento fuertemente correlacionado a esta variabilidad temporal (Fuentes y col. 1984).

Cryptocarya alba (Mol.) Looser (Lauraceae) es un árbol sombra tolerante dominante en las laderas de exposición sur y fondos de quebradas del matorral de Chile central, donde alcanza una cobertura relativa de un 30% o más (Armesto y Martínez 1978). Esto significa que, al menos espacialmente, su regeneración y posterior presencia, está restringida a unidades del espacio con características ambientales particulares y por lo tanto, relativamente predecibles. Sin embargo, en una escala temporal, su regeneración está sujeta a variaciones en la cantidad de precipitaciones (Fuentes y col. 1984). Esta especie además, presenta variación en el tamaño de sus semillas (0,1 - 3,3 g). Evidencias de laboratorio indican que las semillas grandes ($> 0,73$ g) germinan en mayor proporción que las semillas medianas (0,56 g) y chicas ($< 0,38$ g) y además, las plántulas provenientes de semillas grandes, desarrollan vástagos de mayor longitud, tienen una mayor probabilidad de producir hojas y alcanzan una mayor biomasa (Chacón y col. 1998).

Los frutos de *C. alba* son dispersados por vertebrados (aves y zorros), pero una proporción importante de ellos caen bajo la planta madre por gravedad (Bustamante y col. 1996). El hecho que las semillas de *C. alba* pueden ser dispersadas por uno de estos

dos factores, determina que durante el periodo de dispersión (marzo - junio), exista una población de semillas con pericarpio y otra sin pericarpio, a las cuáles por tratarse de cohortes, es posible seguirles su destino. La remoción del pericarpio ejercida por los dispersores es importante porque incrementa la tasa de germinación de las semillas (Bustamante y col. 1993). Sin embargo, las semillas sin pericarpio pierden la capacidad de germinación a una tasa mayor que las que caen por gravedad, ya que al parecer, se desecan más rápido (Bustamante y col. 1996). Esto sugiere que cuando las semillas son dispersadas bajo condiciones de humedad críticas para la germinación (ej. durante años secos), el efecto positivo de la remoción del pericarpio, se torna poco importante. Por lo tanto, se sugiere que la germinación y el establecimiento de plántulas son más factibles cuando la dispersión se encuentra asociada a la época de lluvias, y en especial durante años lluviosos (Bustamante y col. 1996).

En síntesis, en este trabajo se estudió el efecto del tamaño de la semilla y del pericarpio sobre la probabilidad de reclutamiento (atributo poblacional) y biomasa de plántulas (atributo individual) en *C. alba* bajo dos condiciones de ambientales contrastantes. Para cumplir con este objetivo, se simuló en laboratorio, las condiciones de precipitación que se producen en la zona mediterránea de Chile central, durante años lluviosos (condición favorable) y años secos (condición desfavorable). La probabilidad de reclutamiento y la biomasa de plántulas, fueron dos variables respuestas utilizadas como una medida del componente sobrevivencia de la adecuación biológica en el estado de plántula.

Hipótesis de trabajo

1.- Si el pericarpio protege a las semillas de la desecación en condiciones de humedad críticas para el establecimiento de plántulas, entonces las semillas con pericarpio debieran perder menos agua que las semillas sin pericarpio.

2.- Si el efecto del tamaño de las semillas sobre el establecimiento de plántulas depende de las condiciones de humedad existentes en el suelo, entonces:

a) Durante años lluviosos, plántulas originadas de semillas grandes tendrán un reclutamiento y biomasa similar a plántulas originadas de semillas chicas.

b) Durante años secos, plántulas originadas de semillas grandes tendrán un mayor reclutamiento y biomasa que plántulas originadas de semillas chicas.

3.- Si el efecto protector del pericarpio sobre el establecimiento de plántulas depende de las condiciones de humedad existentes en el suelo, entonces:

a) Durante años lluviosos, plántulas originadas de semillas sin pericarpio tendrán un mayor reclutamiento y biomasa que plántulas originadas de semillas con pericarpio, y el tamaño de la semilla no afectará a estas variables.

- b) Durante años secos, plántulas originadas de semillas sin pericarpio tendrán un reclutamiento y biomasa similar que plántulas originadas de semillas con pericarpio, y el tamaño de la semilla sí afectará a estas variables.

Objetivos Específicos

- 1) Documentar el patrón de variación en el tamaño de semillas con y sin pericarpio de *C. alba*.
- 2) Comparar la pérdida de humedad entre semillas chicas y grandes con y sin pericarpio.
- 3) Evaluar el efecto del tamaño de la semilla sobre el reclutamiento y biomasa de plántulas, en un año lluvioso y un año seco.
- 4) Evaluar el efecto del pericarpio sobre el reclutamiento y biomasa de plántulas, en un año lluvioso y un año seco.

MATERIALES Y METODOS

1) Especie de estudio

Cryptocarya alba (Lauraceae) es un árbol esclerófilo que se distribuye en las laderas de exposición sur y en los fondos de quebradas del matorral de Chile Central (Armesto y Martínez 1978). Sus frutos son una drupa de color rojo que consta de un delgado pericarpio. Su dispersión ocurre entre los meses de Marzo y Junio y la emergencia de plántulas entre los meses de Septiembre y Octubre. Sin embargo, una proporción importante de los frutos cae bajo la planta madre por gravedad (Bustamante 1992). Los frutos dispersados por las aves son reconocibles fácilmente en terreno porque son regurgitados en grupo bajo árboles perchas sin el pericarpio, pero con la semilla intacta (Bustamante y col. 1996). Las semillas son recalcitrantes, esto es; no son viables después de 5 a 6 meses de ocurrida su dispersión (Bustamante y col. 1993, Bustamante y col. 1996).

2) Recolección de semillas

Durante el mes de mayo, se recolectaron semillas con y sin pericarpio en 3 poblaciones de Chile central: Granizo (32° 47' S y 71° 11' O) y Ocoa (32° 50' S y 70° 59' O) ubicadas en el Parque Nacional La Campana (V Región) y en Curacaví (33° 23' S

y 71° 07' O) (Región Metropolitana). Una vez en el laboratorio, las semillas fueron aclimatadas a una temperatura de 4° C durante una semana. Una vez transcurrido este periodo, las semillas fueron pesadas con una precisión de 0,01 g. Para determinar el peso de la semilla en aquellas semillas con pericarpio (fruto completo), se determinó la contribución de éste al peso total de los frutos. Para ello, se tomó una sub - muestra de las semillas con pericarpio (N = 150), las cuáles fueron pesadas, peladas manualmente y vueltas a pesar. Para ambos tipos de semillas, se estableció la distribución de tamaño de todas las semillas recolectadas. Las semillas grandes y chicas fueron definidas utilizando el percentil 10% superior e inferior de la distribución de tamaños.

3) Pérdida de humedad de las semillas

Para evaluar si el pericarpio constituye una protección contra la desecación, se evaluó y comparó la pérdida de agua entre semillas chicas y grandes con y sin pericarpio. Se realizó un diseño factorial de 2 x2 (tamaño y pericarpio) con medidas repetidas en el tiempo, donde cada tratamiento constó de 10 semillas cada uno. Todas las semillas fueron pesadas en forma individual al inicio del experimento y luego se mantuvieron a una temperatura ambiente de 15° C y sobre un substrato inerte (papel de impresión). Las semillas fueron pesadas cada 4 días durante 3 meses. El porcentaje de humedad retenida se calculó de la siguiente manera: % HUMEDAD = $(P_t / P_i) \times 100$, donde P_t = peso en el tiempo t y P_i = peso inicial.

4) Simulación de un año lluvioso y de un año seco

Para poder simular un año lluvioso y un año seco en condiciones de laboratorio, se utilizó un régimen pluviométrico promedio de 444 mm para un año lluvioso y de 190 mm para un año seco (Contreras 1997). Para establecer estos promedios, se analizó previamente los registros pluviométricos de 36 años (1958 - 1993) de la localidad de “Quebrada de la Plata”, ubicada al poniente de la ciudad de Santiago ($33^{\circ} 28' S$ y $70^{\circ} 51' O$) (Figura 1). En estos 36 años, el año que ha presentado la menor precipitación anual fue 1968 con 46,1 mm, mientras que el año más lluvioso fue 1987 con 670,9 mm. Para realizar la simulación, las precipitaciones se distribuyeron a lo largo de la estación lluviosa comprendida entre los meses de Marzo y Octubre, según se muestra en la Figura 2 (Contreras 1997).

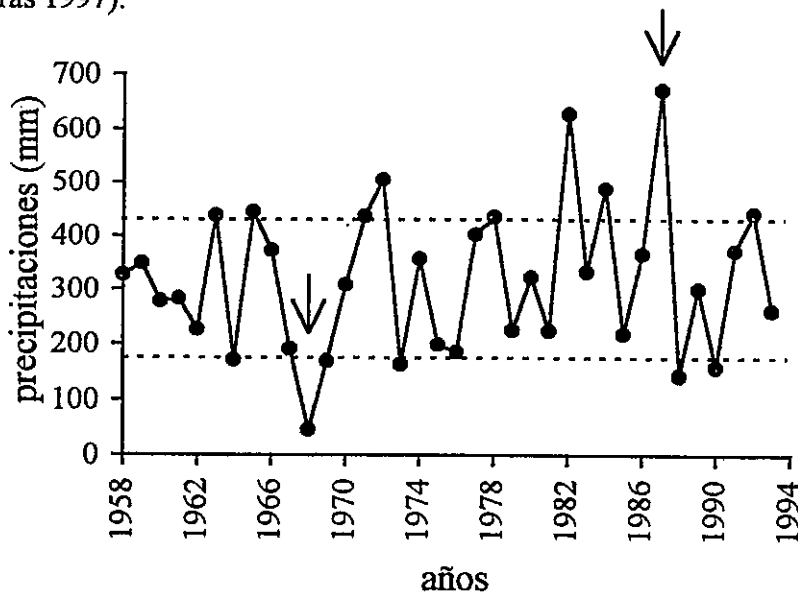


Figura 1.- Registro pluviométrico de la localidad de “Quebrada de la Plata” (Región Metropolitana) entre los años 1958 y 1993. Las flechas indican los años con menor y mayor monto de precipitaciones y las líneas punteadas, el promedio de año lluvioso (444 mm) y de año seco (190 mm) utilizado en este estudio.

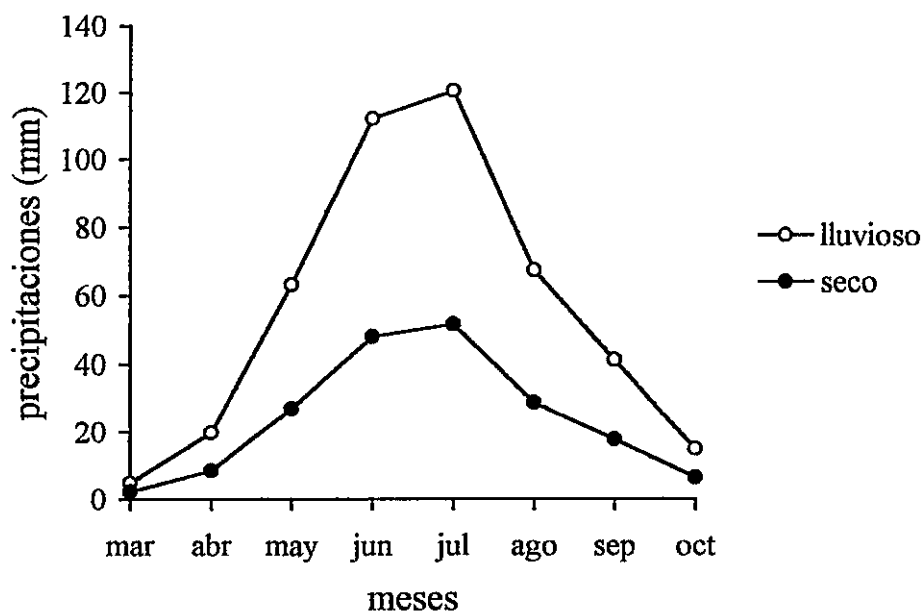


Figura 2.- Régimen pluviométrico mensual para un año lluvioso y para un año seco obtenido a partir de 36 años de registros en “Quebrada de la Plata” (Región Metropolitana).

El experimento consistió en regar la mitad de las semillas con el volumen de agua correspondiente al año lluvioso y la otra mitad con el correspondiente al año seco. La cantidad de veces que se debió regar al mes, se estimó a partir del número promedio de veces que llueve al mes en la Provincia de Santiago (Contreras 1997). Se sortearon en forma aleatoria, los días del mes en que se debió regar. Para determinar el volumen de agua que se debió aplicar, se transformó de mm a cm^3 , ya que 1 mm de agua caída, equivale a 1 litro por m^2 (para ver la cantidad de precipitaciones que se aplicaron mensualmente en el año lluvioso y en el seco, ver Anexo 1).

5) Probabilidad de reclutamiento y biomasa de plántulas

Para evaluar la probabilidad de reclutamiento y biomasa de plántulas, se realizó un diseño factorial de $2 \times 2 \times 2$ en que las fuentes de variación fueron: 1) año (lluvioso o seco), 2) tamaño (grande o chico), y 3) pericarpio (presencia o ausencia). Cada tratamiento constó de 100 semillas cada uno (800 semillas en total). Cada semilla fue sembrada en un pote de plástico individual de 135 cm^3 con el fin de evitar posibles interacciones de competencia entre plántulas (Marshall 1986). Como substrato de siembra, se utilizó tierra de hoja comercial. Las semillas fueron colocadas en la superficie, ya que ésta es la forma como se encuentran en condiciones naturales. Los potes se colocaron en bandejas de aislapol en una cámara de germinación con un fotoperíodo de 12 horas luz y 12 horas oscuridad. La temperatura ambiente de la cámara fue de 20°C en el día y 10°C en la noche. Semanalmente, se evaluó la germinación y el crecimiento de plántulas (longitud del tallo y número de hojas). Una semilla se consideró germinada cuando la radícula producía la ruptura de la testa. Las plántulas que sobrevivieron al término del experimento ($N = 294$), fueron sacadas de los potes y secadas en una estufa a 75°C por 72 horas. Finalmente, se determinó su peso seco o biomasa. Se consideró la plántula completa, es decir, raíces, tallos y hojas.

Al término del experimento, se estimó también, la probabilidad de reclutamiento de plántulas $P(R)$ de la siguiente manera: $P(R) = P(G) \times P(P_1) \times P(P_2) \times P(P_3)$, donde $P(G)$: probabilidad de que una semilla germine, $P(P_1)$: probabilidad de que una semilla germinada desarrolle un tallo de al menos 1 cm de longitud y tenga al menos 1 hoja,

$P(P_2)$: probabilidad de que una semilla germinada desarrolle un tallo de al menos 4 cm de longitud y tenga al menos 4 hojas, y $P(P_3)$: probabilidad de que una semilla germinada desarrolle un tallo de al menos 8 cm de longitud y tenga al menos 8 hojas.

6) Análisis estadísticos

En primer lugar, se realizó una prueba de Kolmogorov - Smirnov para comparar la distribución de tamaños de ambos tipos de semillas (con y sin pericarpio).

Para evaluar el efecto del tamaño de la semilla y del pericarpio en la pérdida de humedad de las semillas, se realizó un análisis de varianza de 2 vías con medidas repetidas utilizando un modelo mixto o tipo III (Zar 1996), en que el factor aleatorio fue el tamaño y el factor fijo fue el pericarpio. Los datos fueron sometidos a una transformación angular. Los distintos tratamientos fueron comparados posteriormente a través de la prueba de Student Newman - Keuls.

Para evaluar el efecto del año, del tamaño de la semilla y del pericarpio sobre la probabilidad de reclutamiento y la biomasa de plántulas, se realizó un análisis de varianza de 3 vías (Zar 1996). Los distintos tratamientos fueron comparados posteriormente utilizando la prueba de Tukey. Cuando la variable respuesta analizada fue la probabilidad de reclutamiento, cada grupo de 20 semillas, fue considerado como una réplica (total 5 réplicas) y los datos; por tratarse de proporciones, fueron sometidos a una transformación angular (Zar 1996). Cuando la variable respuesta analizada fue la biomasa individual, cada plántula se consideró como una réplica y los datos fueron sometidos a una transformación logarítmica (Zar 1996).

RESULTADOS

1) Distribución del tamaño de las semillas

Se recolectó un total de 1770 semillas sin pericarpio, cuyos tamaños oscilaron entre 0,19 y 2,14 g, alcanzando un tamaño de $0,95 \text{ g} \pm 0,014$ (promedio ± 2 ee) (Figura 3a). Se recolectó un total de 2202 semillas con pericarpio cuyos tamaños variaron entre 0,12 y 3,22 g, alcanzando un tamaño promedio de $1,04 \text{ g} \pm 0,016$ (Figura 3b). Aunque los rangos de tamaños de ambos tipos de semillas se sobrepusieron en un 65,6%, las curvas de distribución de tamaños difirieron significativamente (Kolmogorov - Smirnov, $d = 0,114$, $p < 0,0001$). La contribución del pericarpio al peso total de los frutos fue de un $18,21\% \pm 0,68$ (promedio ± 2 ee). Para las semillas sin pericarpio, una semilla chica correspondió a toda aquella con un peso igual o inferior a 0,61 g, mientras que una semilla grande correspondió a toda aquella con un peso igual o superior a 1,32 g. Para las semillas con pericarpio, se determinó que un fruto chico era toda aquel que tuviera un peso igual o inferior a 0,77 g, mientras que un fruto grande, era toda aquel con un peso igual o superior a 1,84 g. Al restar la contribución del pericarpio al peso total del fruto, los tamaños mencionados anteriormente equivalen a una semilla de 0,63 y 1,50 g respectivamente.

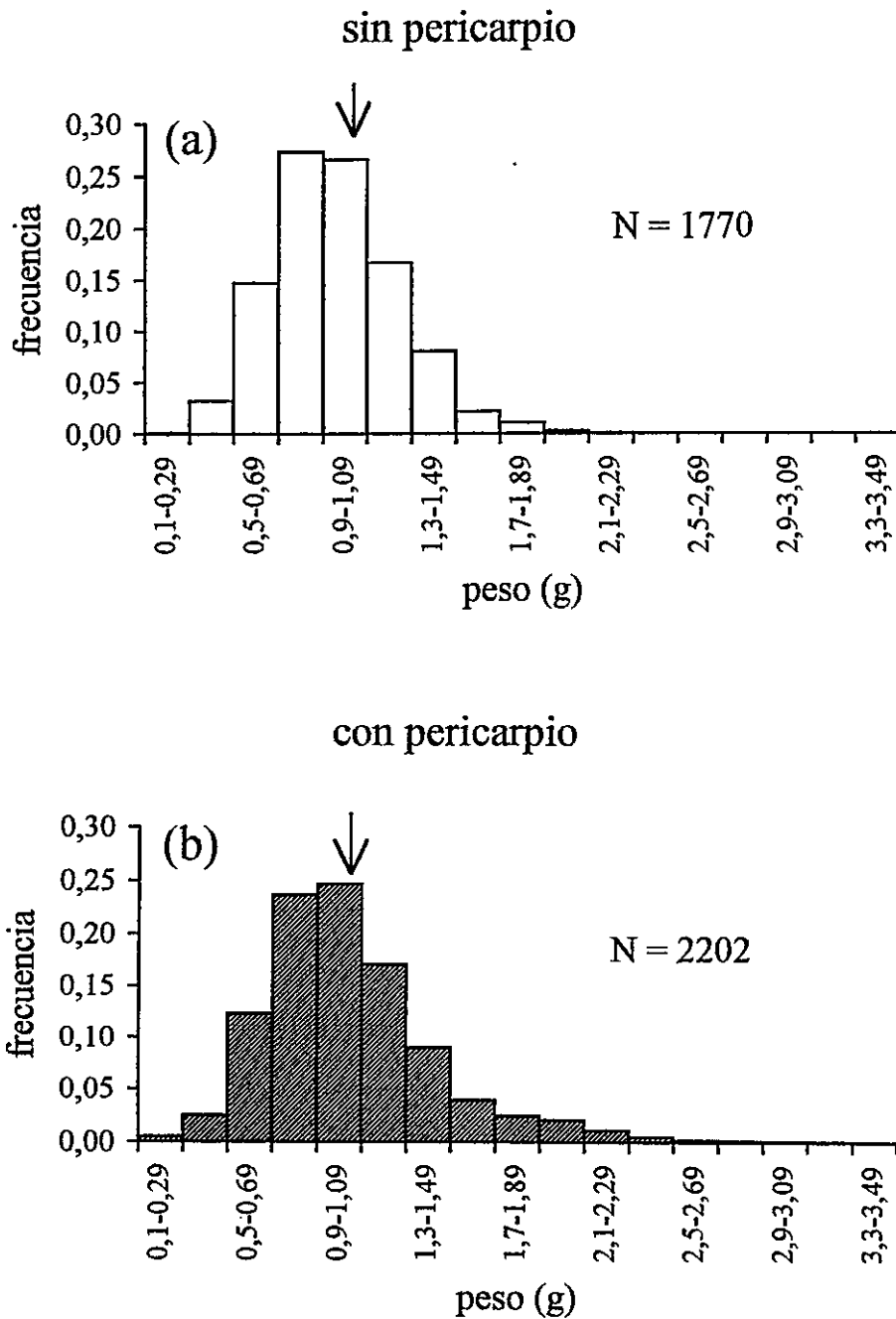


Figura 3.- Distribución de tamaño de las semillas sin pericarpio (a) y con pericarpio (b) obtenida de 3 poblaciones de *C. alba*. El peso de las semillas con pericarpio corresponde al peso corregido (peso semilla = peso fruto completo - peso pericarpio). Las flechas indican el tamaño promedio.

2) Pérdida de humedad de las semillas (hipótesis 1)

El tamaño de la semilla y el pericarpio tuvieron un efecto significativo en la pérdida de humedad de las semillas (ANDEVA con medidas repetidas, $F = 62,17$, g.l. = 1, 36, $p < 0,0001$ y $F = 182,08$, g.l. = 1, 1, $p = 0,047$ respectivamente). Las semillas grandes con pericarpio fueron las que perdieron menos agua, reteniendo un $59,91\% \pm 4,07$ (promedio ± 2 ee) de su contenido hídrico, siendo significativamente distinto de los otros tres tratamientos (Prueba *a posteriori* de Student Newman - Keuls, $p < 0,05$). Las semillas grandes sin pericarpio y las chicas con pericarpio retuvieron un porcentaje de humedad que no difirió significativamente ($57,27\% \pm 2,57$ y $53,85\% \pm 2,79$ respectivamente) (Prueba *a posteriori* de Student Newman - Keuls, $p = 0,348$). Finalmente, las semillas chicas sin pericarpio fueron las que perdieron más agua, reteniendo sólo un $51,42\% \pm 4,23$ (Figura 4) (para la tabla de ANDEVA y prueba *a posteriori*, ver Anexo 2A y 2B).

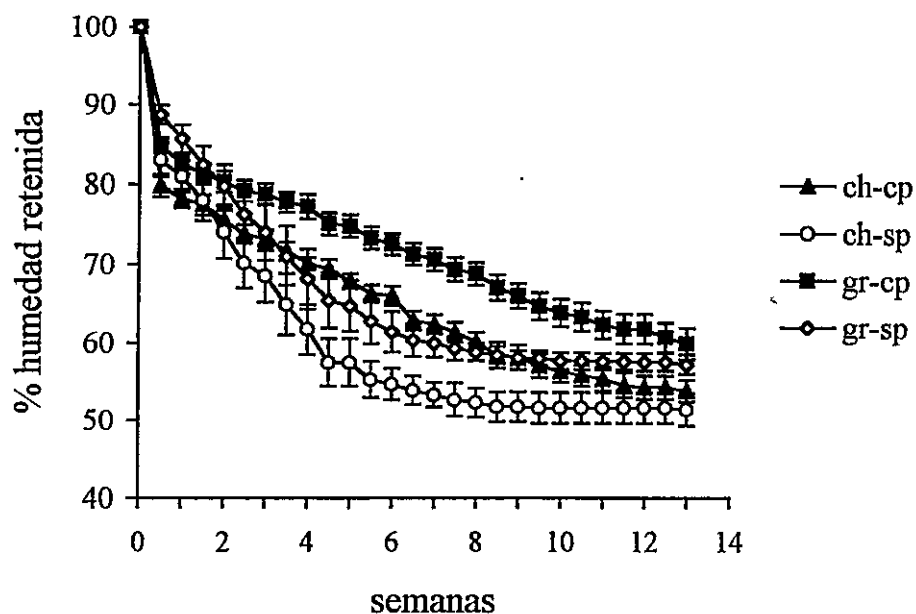


Figura 4.- Pérdida de humedad en semillas chicas y grandes de *C. alba* con y sin pericarpio. Se muestran los promedios ± 2 ee.

3) Efecto del año sobre la probabilidad de reclutamiento y biomasa de plántulas

El año (lluvioso vs seco) tuvo un efecto significativo tanto en la probabilidad de reclutamiento (ANDEVA, $F = 35,113$, g.l. = 1, 32, $p < 0,0001$) (Figura 5a) como en la biomasa de plántulas (ANDEVA, $F = 5,215$, g.l. = 1, 286, $p = 0,023$) (Figura 5b) (para las tablas de ANDEVA, ver Anexo 2C y 2F). Además, el tipo de año también tuvo efectos significativos sobre otras variables respuestas medidas (ej. germinación, longitud de tallos, número de hojas, etc.) (ver Anexo 3).

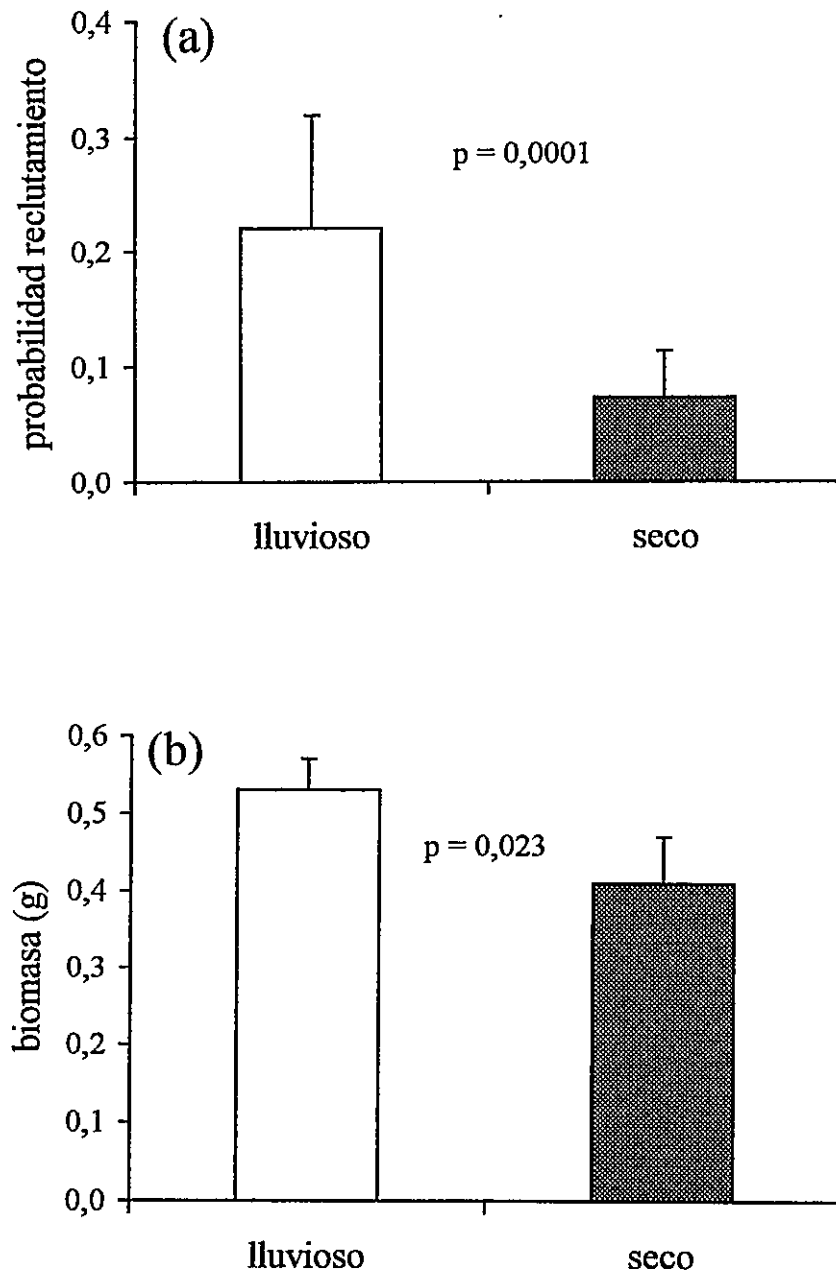


Figura 5.- Efecto del año sobre la probabilidad de reclutamiento (a) y biomasa de plántulas (b) en *C. alba*. Se muestran los promedios ± 2 ee.

4) Efecto del tamaño de la semilla sobre la probabilidad de reclutamiento y biomasa de plántulas en un año lluvioso y en un año seco (hipótesis 2)

El tamaño de la semilla tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de reclutamiento y la biomasa de plántulas (ANDEVA, $F = 149,18$, g.l. = 1, 32, $p < 0,0001$ y $F = 76,704$, g.l. = 1, 286, $p < 0,0001$ respectivamente) (para las tablas de ANDEVA, ver Anexo 2C y 2F). En ambos tipos de años, las plántulas derivadas de semillas grandes tuvieron una mayor probabilidad de reclutamiento y alcanzaron una mayor biomasa en relación a las plántulas derivadas de semillas chicas (prueba *a posteriori* de Tukey, $p < 0,0001$) (Figuras 6a y 6b) (para las tablas de las pruebas *a posteriori*, ver Anexos 2D y 2G). Cabe destacar también, que la interacción año - tamaño, tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de reclutamiento (ANDEVA, $F = 10,329$, g.l. = 1, 32, $p < 0,003$), pero no sobre la biomasa de plántulas (ANDEVA, $F = 1,155$, g.l. = 1, 286, $p = 0,283$). Es decir, para la probabilidad de reclutamiento, el efecto ejercido por el año y por el tamaño de la semilla en conjunto, fue mayor al ejercido por cada uno de estos factores por separado.

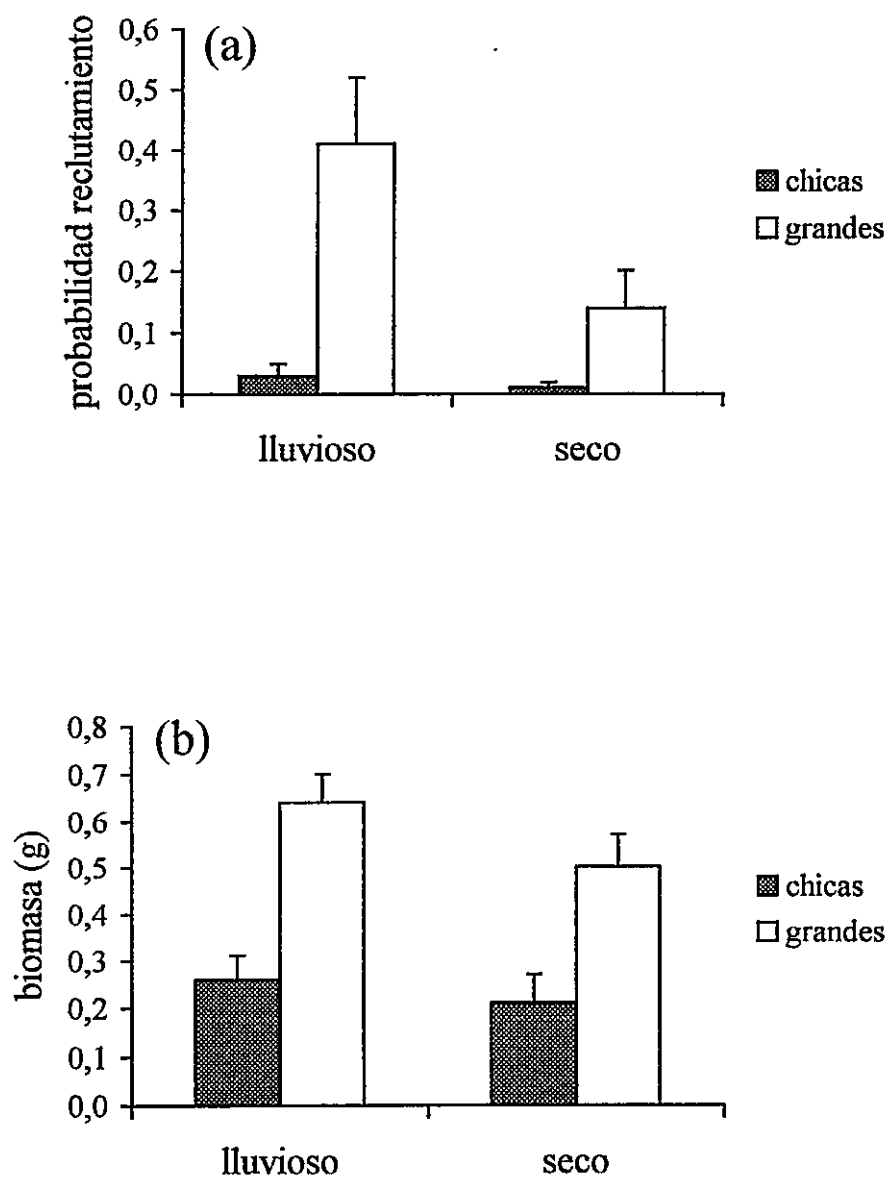


Figura 6.- Efecto del tamaño de la semilla sobre la probabilidad de reclutamiento (a) y biomasa de plántulas (b) en *C. alba* en un año lluvioso y en un año seco. Se muestran los promedios ± 2 ee.

5) Efecto del pericarpio sobre la probabilidad de reclutamiento y biomasa de plántulas en un año lluvioso y en un año seco (hipótesis 3)

5.1) Probabilidad de reclutamiento

El pericarpio tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de reclutamiento (ANDEVA, $F = 10,454$, g.l. = 1, 32, $p = 0,003$), al igual que la interacción tamaño - pericarpio ($F = 8,834$, g.l. = 1, 32, $p = 0,006$) (para la tabla de ANDEVA, ver Anexo 2C). Es decir, el efecto ejercido por el tamaño de la semilla y por el pericarpio, fue mayor al ejercido por cada uno de estos factores por separado.

En el año lluvioso, las plántulas originadas de semillas sin pericarpio tuvieron una menor probabilidad de reclutamiento que las plántulas originadas de semillas con pericarpio. Sin embargo, esta diferencia fue significativa sólo entre las plántulas originadas de semillas grandes (prueba *a posteriori* de Tukey, $p = 0,002$) (Figura 7a) (para la tabla de prueba *a posteriori*, ver Anexo 2E).

En el año seco, las plántulas originadas de semillas con y sin pericarpio no difirieron en su probabilidad de reclutamiento. Esto se observó tanto para plántulas originadas de semillas chicas como para plántulas originadas de semillas grandes (prueba *a posteriori* de Tukey, $p > 0,05$) (Figura 7b) (para la tabla de prueba *a posteriori*, ver Anexo 2E).

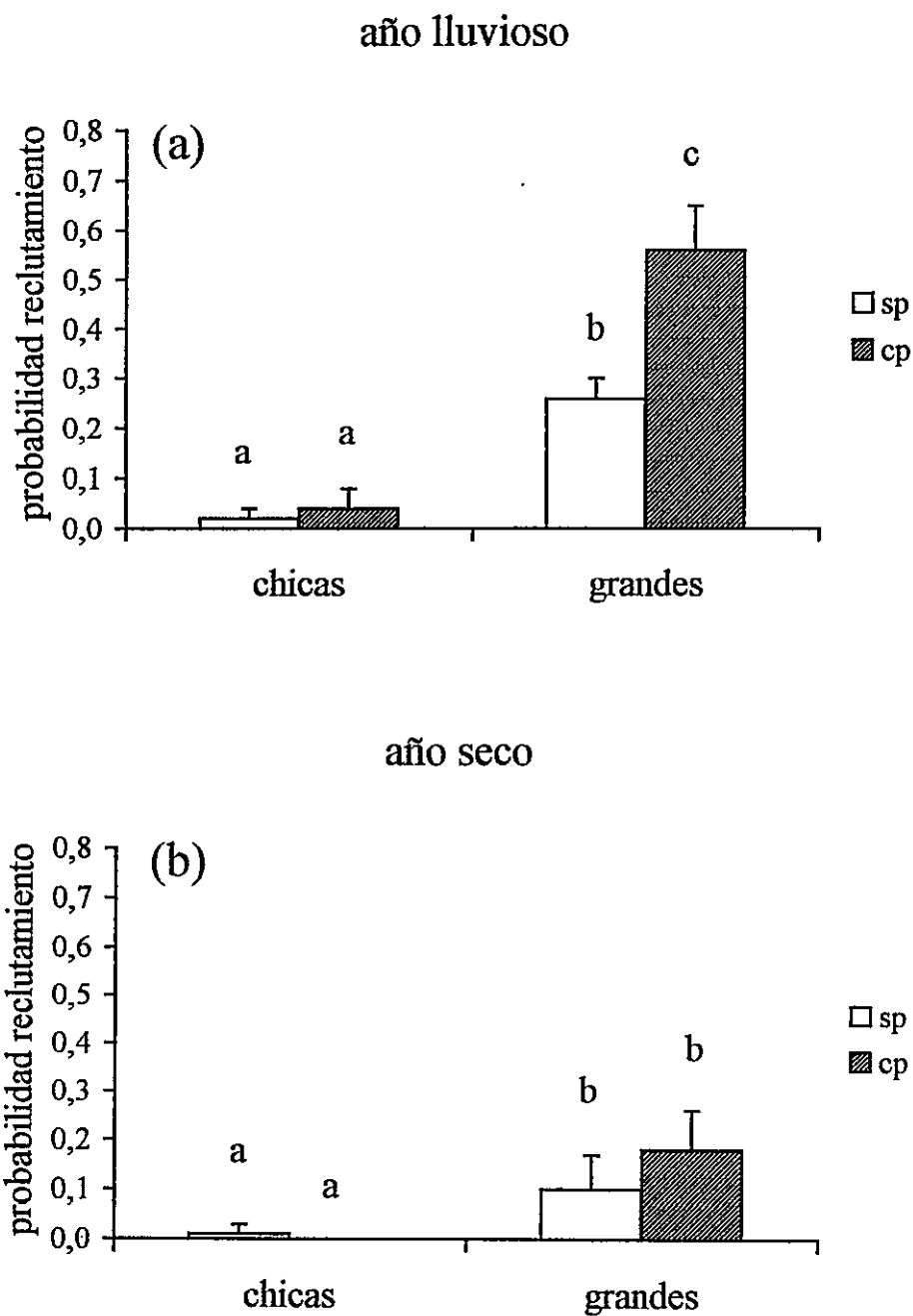


Figura 7.- Efecto del tamaño de la semilla y del pericarpio sobre la probabilidad de reclutamiento de plántulas (promedio \pm 2 ee) en *C. alba* en un año lluvioso (a) y en un año seco (b). Los promedios con letras diferentes difieren significativamente. La probabilidad de reclutamiento de las plántulas originadas de semillas chicas con pericarpio fue cero.

5.2) Biomasa de plántulas

El pericarpio no tuvo efectos significativos sobre la biomasa de plántulas (ANDEVA, $F = 1,595$, g.l. = 1, 286, $p = 0,208$), ni tampoco no la interacción tamaño - pericarpio (ANDEVA, $F = 0,463$, g.l. = 1, 286, $p = 0,497$) (para la tabla de ANDEVA, ver Anexo 2F).

En el año lluvioso, las plántulas originadas de semillas sin pericarpio alcanzaron una biomasa similar a las plántulas originadas de semillas con pericarpio. Esto se observó tanto para plántulas originadas de semillas chicas como para plántulas originadas de semillas grandes (prueba *a posteriori* de Tukey, $p > 0,05$) (Figura 8a) (para la tabla de prueba *a posteriori*, ver Anexo 2H).

En el año seco, las plántulas originadas de semillas con y sin pericarpio tampoco difirieron en su biomasa. Esto también se observó tanto para plántulas originadas de semillas chicas como para plántulas originadas de semillas grandes (prueba *a posteriori* de Tukey, $p > 0,05$) (Figura 8b) (para la tabla de prueba *a posteriori*, ver Anexo 2H).

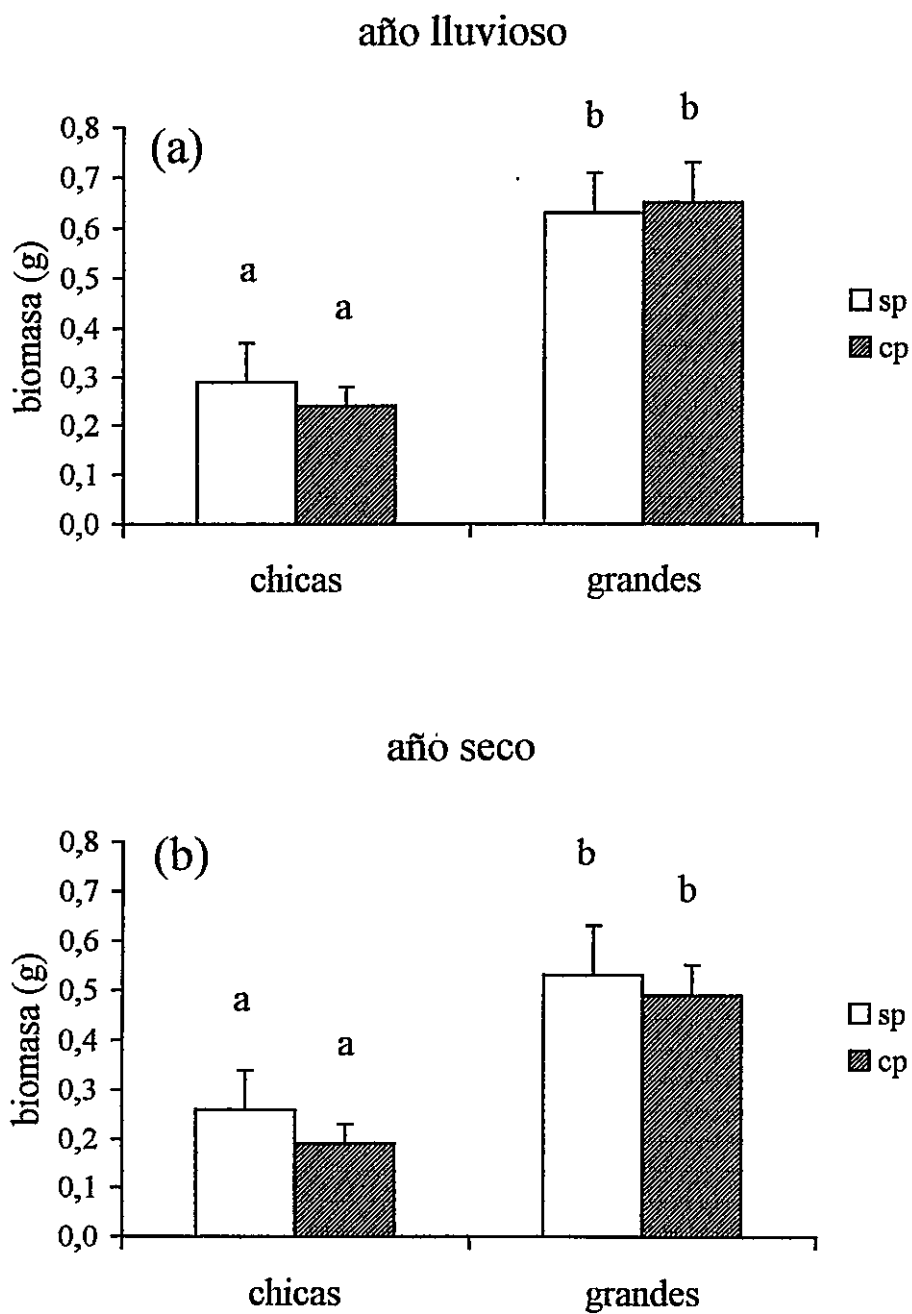


Figura 8.- Efecto del tamaño de la semilla y del pericarpio sobre la biomasa de plántulas (promedio \pm 2 ee) en *C. alba* en un año lluvioso (a) y en un año seco (b). Los promedios con letras diferentes difieren significativamente.

DISCUSION

El objetivo central de esta tesis, fue poner a prueba el modelo de Venable y Brown (1988), el cuál predice que bajo condiciones favorables de humedad, no debieran expresarse diferencias en la adecuación biológica entre plantas originadas de semillas de distinto tamaño, pero sí bajo condiciones desfavorables. En este trabajo se incorporaron algunas extensiones a este planteamiento. En vez de trabajar en una escala espacial (como lo establece originalmente el modelo), se trabajó en una escala temporal (año lluvioso vs año seco), contraste que resulta sumamente relevante para la zona mediterránea de Chile central. En segundo lugar, en vez de utilizar una especie herbácea, se utilizó a la especie arbórea *C. alba* como sujeto de estudio. En este tipo de organismos, no es posible evaluar el componente reproductivo de la adecuación biológica en un periodo corto de tiempo. Por lo tanto, en este estudio en particular, se utilizó la probabilidad de reclutamiento y la biomasa de plántulas como una medida del componente sobrevivencia de la adecuación biológica. Además, se incorporó un tercer factor; el pericarpio, como un elemento que podría modular la interacción entre tamaño de la semilla y disponibilidad de agua, al constituir un mecanismo contra la desecación. Los resultados obtenidos en esta tesis se resumen en la Tabla 1.

Tabla 1: Resumen de los resultados encontrados para cada una de las hipótesis planteadas en esta tesis. El signo (+) indica corroboración de la hipótesis y el signo (-) lo contrario

HIPOTESIS	RESULTADO
Hipótesis 1: pérdida de humedad semillas con pericarpio se desecan menos que semillas sin pericarpio	+
Contraste ambiental (año lluvioso vs año seco) relevante para la especie en estudio	+
Hipótesis 2: Efecto tamaño (año lluvioso) reclutamiento y biomasa de plántulas originadas de semillas grandes similar al de semillas chicas	-
Hipótesis 2: Efecto tamaño (año seco) reclutamiento y biomasa de plántulas de semillas grandes mayor al de semillas chicas	+
Hipótesis 3: Efecto tamaño y pericarpio (año lluvioso) reclutamiento y biomasa de plántulas originadas de semillas sin pericarpio mayor al de semillas con pericarpio	-
Hipótesis 3: Efecto tamaño y pericarpio (año seco) reclutamiento y biomasa de plántulas originadas de semillas sin pericarpio similar al de semillas con pericarpio	+

Pérdida de humedad de las semillas (Hipótesis 1)

El experimento de desecación permite concluir que el pericarpio sí constituye una barrera contra la pérdida de agua, pues las semillas con pericarpio perdieron menos agua que las sin pericarpio. A su vez, el tamaño también tuvo un efecto importante, pues las semillas grandes retuvieron más agua que las chicas. De acuerdo a este resultado, lo más

ventajoso para una semilla en términos de conservación de humedad, sería ser grande y tener pericarpio y lo más desventajoso, lo contrario.

Contraste ambiental

El contraste ambiental utilizado (año lluvioso vs año seco) sí fue relevante para el establecimiento de plántulas de *C. alba*, pues las semillas respondieron de manera diferencial al régimen hídrico generado, independientemente del tamaño de la semilla y del pericarpio. Este resultado es importante porque valida el tratamiento experimental utilizado en relación a la cantidad de precipitaciones aplicadas, pues como se mencionó en la metodología, se utilizó un promedio de año lluvioso y un promedio de año seco, y no los extremos (Figura 1). Además, el tipo de año no sólo tuvo efectos en el reclutamiento y biomasa de plántulas, sino también en otras variables medidas, como por ejemplo; germinación, longitud de tallos, número de hojas, etc. (ver Anexo 3). El año seco habría constituido una condición estresante para las semillas, pues se vio limitada la germinación, el crecimiento y el tamaño de las plántulas (Bewley y Black 1982, Taiz y Zieger 1991). Si extrapoláramos los resultados encontrados en el laboratorio al campo, se podría predecir que durante la ocurrencia de años lluviosos (ej. 1997), el número de semillas que lograrían reclutar sería mayor respecto a un año seco (ej. 1998), y que además; las plántulas que lograrían establecerse acumularían más biomasa. Esto podría tener consecuencias importantes en la sobrevivencia de plántulas durante el verano, ya que en la zona mediterránea de Chile central, esta estación se caracteriza por la ausencia de precipitaciones durante al menos seis meses (di Castri y Hajek 1976). Por lo tanto,

resulta lógico pensar que si el verano ha estado precedido por un invierno lluvioso, las plántulas tendrían una mayor probabilidad de sobrevivir debido a su mayor abundancia y biomasa. En particular, la biomasa radicular, que en las plántulas sometida a la condición lluviosa fue significativamente mayor (ver Anexo 3), podría contribuir a disminuir el riesgo de mortalidad por desecación, dado que las raíces más largas son capaces de llegar a lugares más profundos y húmedos (Schimpf 1977, Wulff 1986).

Efecto del tamaño de la semilla (Hipótesis 2)

Contrariamente a lo predicho por el modelo, bajo ambas condiciones ambientales (año lluvioso y año seco), las plántulas originadas de semillas grandes tuvieron una mayor probabilidad de reclutamiento y alcanzaron una mayor biomasa que las plántulas originadas de semillas chicas (Figura 6). Además, las diferencias observadas en términos de reclutamiento y biomasa entre plántulas originadas de semillas grandes y chicas fueron mayores en el año lluvioso y menores en el año seco. Es decir, en el año lluvioso, en vez de estrecharse las diferencias entre semillas chicas y grandes como se esperaba de acuerdo a la hipótesis 2, éstas se intensificaron. Por ejemplo, en el año lluvioso, la diferencia en probabilidad de reclutamiento entre plántulas derivadas de semillas grandes y plántulas derivadas de semillas chicas fue de 0,38, mientras en el año seco fue de 0,13, o sea, casi tres veces más. Por otra parte, en el año lluvioso, la diferencia en biomasa entre plántulas derivadas de semillas grandes y plántulas derivadas de semillas chicas fue de 38 g, mientras que en el año seco fue de 29 g, es decir, sólo 1,4 veces más. Esto muestra que el efecto del año y del tamaño de la semilla, fue más intenso sobre la

probabilidad de reclutamiento que sobre la biomasa de plántulas. Estadísticamente, esto se ve reflejado en el hecho que para la probabilidad de reclutamiento, la interacción año - tamaño fue significativa (Anexo 2C), no así para la biomasa de plántulas (Anexo 2F). Esto podría significar que la etapa más sensible a la disponibilidad de agua por parte de semillas grandes y chicas, sería la de reclutamiento (especialmente la de germinación), más que la de acumulación de biomasa, la cuál no sólo depende de la cantidad de endosperma contenida en la semilla sino también, de la energía acumulada a través de la fotosíntesis. Es decir, la probabilidad de germinar y establecerse depende de la cantidad de energía almacenada en los cotiledones y de las condiciones abióticas, mientras que la probabilidad de alcanzar un cierto tamaño (medido como biomasa) depende de las condiciones abióticas, de la cantidad de endosperma y de la energía fijada a través del proceso de fotosíntesis.

El hecho que en el año seco las diferencias entre plántulas originadas de semillas grandes y chicas hayan sido menores en relación al año lluvioso, podría explicarse por la razón superficie / volumen, pues a medida que el tamaño de la semilla aumenta, esta razón disminuye. De este modo, a las semillas grandes les cuesta más obtener el agua necesaria para desencadenar el proceso de germinación en suelos secos que a las semillas chicas (Foster 1986). Esto quiere decir que en condiciones de humedad desfavorables (ej. durante años secos), la ventaja de tener más energía almacenada en los cotiledones, se podría contraponer a la desventaja física que genera ser grande. Siendo *C. alba* una especie que presenta semillas recalcitrantes, es decir, que deben mantener un contenido hídrico relativamente alto para mantener el máximo de viabilidad (Bewley y Black 1982),

es posible pensar que si la imbibición (entrada de agua que permite iniciar la germinación) no ocurre en el momento apropiado, las semillas mueren sin germinar.

Diversos estudios han evaluado el efecto del tamaño de la semilla sobre germinación, crecimiento y sobrevivencia de plántulas bajo condiciones ambientales distintas (e.g. Wulff 1986, Manasse 1990, Tripathi y Khan 1990, Rojas 1997, Vera 1997, Bonfil 1998). Algunos resultados encontrados cumplen las predicciones del modelo de Venable y Brown, aún cuando el factor ambiental considerado no siempre ha sido la luz o el agua. Por ejemplo, Wulff (1986), encontró que cuando semillas grandes y chicas de *Desmodium paniculatum* (Gramineae) eran sembradas a 1 cm de profundidad (condición favorable), éstas presentaban porcentajes de emergencia similares. Sin embargo, cuando eran sembradas a 2,5 cm de profundidad (condición desfavorable), las semillas grandes alcanzaban una emergencia del 80%, mientras que las semillas chicas simplemente no emergían. Manasse (1990) también encontró que las diferencias en sobrevivencia entre semillas grandes y chicas de *Crinum erubescens* (Amaryllidaceae) eran menores bajo una condición favorable (suelo drenado cada 3 días) y mayores bajo una condición desfavorable (suelo saturado de agua). Rojas (1997) encontró que semillas grandes y chicas de *Guindilia trinervis* (Sapindaceae) germinan en proporciones similares en el microambiente favorable (bajo la planta madre), mientras que en el microambiente desfavorable (a 50 cm de la planta madre), las semillas grandes presentan un porcentaje de germinación significativamente mayor. Wulff (1986), al evaluar intensidad luminosa, encontró que las diferencias en biomasa entre plántulas originadas de semillas grandes y plántulas originadas de semillas chicas de *Desmodium paniculatum*, eran mayores en la

condición favorable (alta concentración de luz) y menores en la condición desfavorable (baja concentración de luz). Lo mismo observó al someter a semillas grandes y chicas a diversas concentraciones de nutrientes. Las plántulas derivadas de semillas grandes crecieron mucho más que las derivadas de semillas chicas cuando se adicionaron nutrientes (condición favorable). En síntesis, los resultados encontrados en estos trabajos sugieren que bajo una condición ambiental favorable, las diferencias entre semillas chicas y grandes pueden intensificarse o aminorarse, por lo que no es posible concluir la existencia de una sola respuesta. Semillas grandes y chicas pueden establecerse en iguales proporciones dependiendo de la especie y del tipo y magnitud de la variación ambiental a la cual son sometidas.

Efecto del pericarpio (Hipótesis 3)

En el año lluvioso, contrariamente a lo esperado, las plántulas originadas de semillas con pericarpio reclutaron en mayor proporción que las plántulas originadas de semillas sin pericarpio. Sin embargo, esta diferencia sólo fue significativa para plántulas originadas de semillas grandes (Figura 7a). Este resultado puede verse reflejado en el hecho que la interacción estadística entre tamaño y pericarpio fue significativa, lo que quiere decir que las semillas grandes respondieron de manera distinta a la presencia de pericarpio en comparación a las semillas chicas, las cuáles se comportaron de manera similar frente a la presencia o ausencia de esta envoltura. El hecho que las semillas con pericarpio hayan reclutado en mayor proporción que las sin pericarpio, es un resultado no esperado, pues las evidencias existentes hasta la fecha mostraban que en *C. alba*, las

semillas sin pericarpio germinaban en mayor proporción que las con pericarpio, tanto en laboratorio como en el campo (Bustamante y col. 1993, Bustamante y col. 1996). Además, se ha sugerido que el pericarpio tendría sustancias que inhibirían la germinación (Mayer y Poljakoff - Mayber 1975, Thapliyal y Naithani 1996) y además, su presencia podría constituir una restricción al intercambio gaseoso, a la entrada de agua y al crecimiento del embrión (Bradbeer 1994, Miyajima 1996). Si el pericarpio contiene sustancias que inhiben la germinación, existen al menos dos explicaciones posibles: primero que la lluvia (el agua), haya lavado estas sustancias debido a su alta frecuencia (año lluvioso), y por lo tanto el pericarpio habría dejado de ejercer un efecto inhibitor. Segundo, que el pericarpio se haya descompuesto de manera muy rápida en el año lluvioso debido a la alta humedad del suelo (observación personal), y por lo tanto el atributo que sí habría permanecido constante es el tamaño de la semilla, hecho que explicaría por qué se observaron diferencias entre semillas grandes y chicas. Otra explicación posible que no necesariamente excluye a las anteriores, es que contrariamente a lo esperado, el pericarpio haya actuado como un mecanismo contra la desecación (como fue probado empíricamente en este estudio) aún bajo condiciones de humedad favorables. Si bien en el año lluvioso, el suelo mantuvo una humedad relativamente alta, la humedad relativa del aire dentro de la cámara de germinación fue de sólo un 30%. Por lo tanto, la evapotranspiración podría haber jugado un rol importante en la pérdida de agua de las semillas sin pericarpio, y por ende, en la pérdida de viabilidad de éstas, especialmente durante la etapa de germinación. Esto último puede evidenciarse al observar $P(G)$ (probabilidad de que una semilla germine), etapa en la cual semillas con

pericarpio germinaron siempre en mayor proporción que semillas sin pericarpio (ver Anexo 4). Este hecho habría determinado que las semillas con pericarpio se hayan visto beneficiadas desde un comienzo en relación a las sin pericarpio. Es decir, una mayor probabilidad de germinación habría determinado una mayor probabilidad de reclutamiento. Finalmente, un último aspecto a considerar en relación a las diferencias observadas entre semillas con y sin pericarpio, es el hecho que cuando las semillas sin pericarpio fueron recolectadas, éstas ya habían sido dispersadas, encontrándose semillas con un mayor tiempo de exposición a las condiciones ambientales y otras con un menor tiempo de exposición, situación difícil de controlar a menos que se remueva el pericarpio manualmente o que se utilice un organismo dispersor (ave o zorro en cautiverio).

Al evaluar la biomasa individual, las plántulas originadas de semillas con y sin pericarpio no presentaron diferencias significativas y esto se observó tanto para plántulas derivadas de semillas grandes como para plántulas derivadas de semillas chicas (Figura 8a). Por lo tanto, las diferencias entre semillas con y sin pericarpio se manifestaron sobre la probabilidad de reclutamiento y no sobre la biomasa de plántulas. El pericarpio es una estructura que juega un rol importante a nivel de germinación, ya sea inhibiéndola o aumentándola, como se encontró en este estudio. Por lo tanto, sus efectos (ya sean negativos o positivos), se producen al inicio de la germinación y no cuando las plántulas ya están establecidas con tallos y hojas.

En el año seco, de acuerdo a lo esperado, las plántulas originadas de semillas sin pericarpio reclutaron en igual proporción y alcanzaron una biomasa similar a las plántulas originadas de semillas con pericarpio (Figuras 7b y 8b). Esto se observó para plántulas

originadas de semillas chicas y grandes. De acuerdo a este resultado, la ventaja que tienen las semillas sin pericarpio (mayor germinación) habría sido equivalente a la ventaja que tienen las semillas con pericarpio (menor desecación).

Dado que en Chile central existe la posibilidad de que la distribución intranual de las precipitaciones puede variar de un año a otro (Contreras 1997), es interesante preguntarse cómo podría verse afectada la probabilidad de reclutamiento de plántulas de *C. alba* bajo distintos escenarios. En base a los resultados encontrados en esta tesis, se podría predecir al menos teóricamente, que si las lluvias ocurrieran tempranamente (Figura 9), en el año lluvioso, las plántulas originadas de semillas sin pericarpio podrían tener una probabilidad de reclutamiento mayor que las originadas de semillas con pericarpio (Tabla 2), ya que una ocurrencia temprana de las lluvias, permitiría que las semillas sin pericarpio pudieran germinar rápidamente sin alcanzar a desecarse. En un año seco en tanto, podría esperarse que las semillas sin pericarpio tuvieran una probabilidad de reclutamiento mayor o igual a las semillas con pericarpio (Tabla 2), pues las semillas sin pericarpio podrían germinar y la desecación que operaría sobre ellas durante los primeros meses no sería tan intensa, pues las precipitaciones estarían concentradas justamente durante este periodo. Por el contrario, si las lluvias ocurrieran tardíamente (Figura 9), en el año lluvioso, podrían incrementarse las diferencias entre semillas con y sin pericarpio, dado que estas últimas aumentarían su vulnerabilidad (Tabla 2). Finalmente, en el año seco, las semillas sin pericarpio tendrían una probabilidad de reclutamiento menor que las semillas con pericarpio, ya que no podrían germinar en forma rápida debido a la falta de agua, y además se desecarían (Tabla 2).

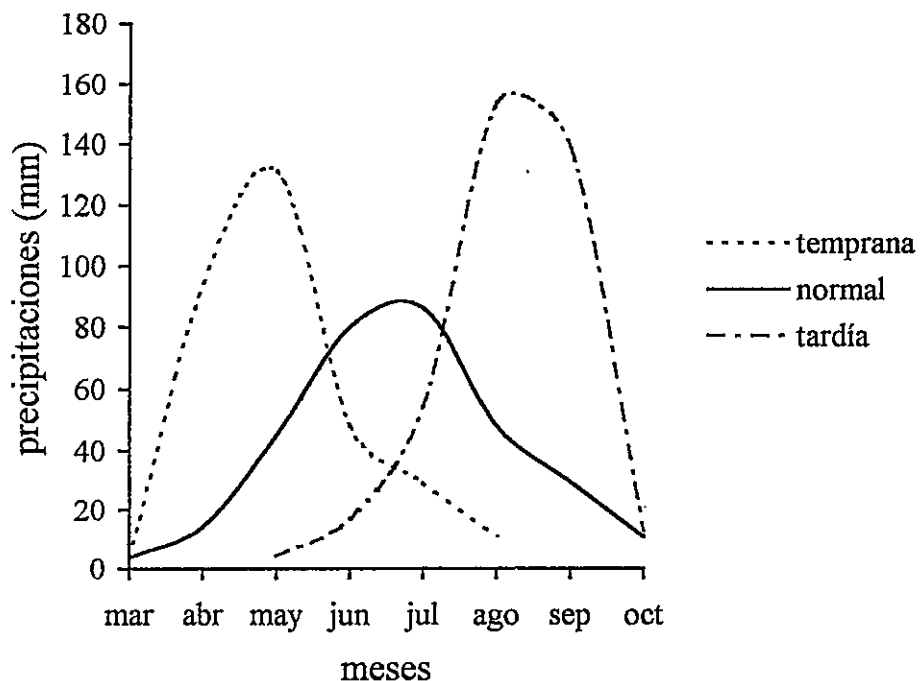


Figura 9: Régimen pluviométrico mensual para tres posibles distribuciones de precipitaciones.

Tabla 2: Probabilidad de reclutamiento teórica que tendrían semillas con y sin pericarpio (CP y SP respectivamente) en un año lluvioso y en un año seco con distribución normal, (este estudio), temprana y tardía de las precipitaciones.

	NORMAL	TEMPRANA	TARDIA
LLUVIOSO	SP < CP	SP > CP	SP << CP
SECO	SP = CP	SP ≥ CP	SP < CP

Nota: No se incorpora el tamaño de la semilla porque como se encontró en esta tesis, éste siempre es relevante, independientemente de las condiciones ambientales.

De los resultados obtenidos en esta tesis, pueden obtenerse dos tipos de conclusiones, una que tiene relación con el potencial regenerativo de *C. alba* en distintos tipos de años (lluvioso vs seco) y otra que tiene que ver con que el modelo de Venable y Brown no se cumple. Respecto a lo primero, se encontró que las plántulas originadas de semillas de tamaño grande tienen una enorme ventaja en relación a las plántulas originadas de semillas chicas en términos de reclutamiento y biomasa. Algunas de las consecuencias ecológicas que esto podría tener son las siguientes: mayor habilidad competitiva, mayor posibilidad de alcanzar el dosel al formarse claros o "gaps", y mayor resistencia a herbivoría. Estas ventajas podrían traducirse finalmente en un aumento en la calidad del banco de plántulas, fundamental en "especies persistentes" como las Lauraceas (Foster 1986), las cuales no forman banco de semillas sino banco de plántulas. Además, se encontró que la presencia de pericarpio también afecta la probabilidad de reclutamiento de las plántulas, la que puede llegar a ser mayor que la de semillas sin pericarpio. Esto resulta de suma importancia, ya que el pericarpio al disminuir la desecación y al afectar positivamente la probabilidad de reclutamiento, puede contribuir a mantener o aumentar la proporción de semillas que germinan anualmente, hecho que hasta ahora no había sido observado. En relación a lo segundo, se encontró que en *C. alba*, el tamaño de la semilla afecta positiva y significativamente el reclutamiento y biomasa de plántulas, independientemente de las condiciones ambientales a las que fueron sometidas las semillas. Este resultado contradice el planteamiento general que bajo condiciones ambientales favorables, las diferencias individuales que presentan las semillas en su tamaño al momento de ser dispersadas, no serían muy relevantes en términos de

adecuación biológica. Una explicación posible es que en *C. alba*, el modelo de Venable y Brown no opera porque el tener semillas recalcitrantes (atributo presente en todas las Lauraceae), determina una ventana temporal reducida para que ocurra el proceso de germinación (no más de 5 meses). Por lo tanto, cualquier atributo que favorezca la germinación, como por ejemplo tener un tamaño de semilla grande, sería relevante independientemente de las condiciones ambientales. En especies en que las semillas no son recalcitrantes y que por lo tanto permanecen viables por mucho más tiempo (semillas ortodoxas), la ventana temporal para que se expresen las ventajas no sólo de las semillas grandes sino también de las chicas, es mayor. Otra explicación posible es que las semillas chicas tengan una menor viabilidad que las semillas grandes desde el momento en que son dispersadas, debido a restricciones abióticas durante el periodo de desarrollo de los frutos o a restricciones genéticas.

En síntesis, se concluye que independientemente de la disponibilidad de agua, el tamaño de la semilla afecta positiva y significativamente la probabilidad de reclutamiento y la biomasa de las plántulas. Además, en ambos tipos de años, el pericarpio habría modulado el efecto ejercido por el tamaño de la semilla al disminuir la desecación causada por la baja humedad del suelo y/o del aire, determinando que el reclutamiento y biomasa de plántulas originadas de semillas con pericarpio fuera similar al de plántulas originadas de semillas sin pericarpio o incluso mayor.

BIBLIOGRAFIA

Armesto, J.J. y Martínez, J.A. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the Mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66: 881-889.

Baker, H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997-1010.

Bewley, J.D. y Black, M. 1982. *Physiology and Biochemistry of Seeds in Relation to Germination. Viability, Dormancy and Environmental Control*. Vol. 2. Springer - Verlag.

Bonfil, C. 1998. The effect 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.

Bradbeer, J.W. 1994. *Seed Dormancy and Germination*. Blackie Academic and Professional.

Bustamante, R. 1992. Granivoría y espaciamiento entre plántulas y sus plantas madres: el efecto de la distancia entre plantas madres. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Bustamante, R.O., Grez, A.A., Simonetti, J.A., Vásquez, R.A. y Walkowiak, A.M. 1993. Antagonistic effects of frugivores on seeds of *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Lauraceae): consequences on seedling recruitment. *Acta Oecologica* 14: 739-745.

Bustamante, R.O., Walkowiak, A., Henríquez, C.A. y Serey, I. 1996. Bird frugivory and the fate of seeds of *Cryptocarya alba* (Lauraceae) in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 357-364.

Cavers, P.B. y Harper, J.L. 1966. Germination polymorphism in *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. *Journal of Ecology* 54: 367-382.

Contreras, X.R. 1997. Influencia del régimen pluviométrico en la expresión de la reserva de semillas de la pradera anual de clima mediterráneo semiárido. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile.

Chacón, P., Bustamante, R., y Henríquez, C. 1998. The effect of seed size on germination and seedling growth in *Cryptocarya alba* (Lauraceae). *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 189-197.

Di Castri, F. y Hajek, E.R. 1976. Bioclimatología de Chile. Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 128 p.

Dolan, R.W. 1984. The effect of seed size and maternal source on individual size in a population of *Ludwigia leptocarpa* (Onagraceae). *American Journal of Botany* 71: 302-3307.

Espinoza, G.A y Hajek, E. 1988. Riesgos Climáticos: Evidencias en Chile Central. En E.

Fuentes y S. Prenafeta (eds.), *Ecología del Paisaje en Chile Central. Estudios sobre sus espacios montañosos*. pp 41-52. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall, London, England. 151 p.

Foster, S.A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review* 52: 260-269.

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

Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London. 892 p.

Hendrix, S.D., Nielsen, E., Nielsen, T. y Schutt, M. 1991. Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytologist* 119: 299-305.

Howe, H.F. y Richter, M. 1982. Effect of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*: a within and between tree analysis. *Oecologia* 53: 347-351.

Leishman, M.R. y Westoby, M. 1994. Hypothesis on seed size: test using the semiarid flora of western new south Wales, Australia. *American Naturalist* 143: 890-906.

Manasse, R.S. 1990. Seed size and habitat effects on the water-dispersed perennial, *Crinum erubescens* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany* 77: 1336-1341.

Marshall, D.L. 1986. Effect of seed size on seedling success in three species of *Sesbania* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 73: 457-464.

Mayer, A.M. y Poljakoff - Mayber, A. 1975. *The Germination of Seeds*. pp 152-179. Second Edition. Pergamon Press Ltd.

Mc Williams, E.L., Landers, R.Q. y Mahlstedt, J.P. 1968. Variation in seed weight and germination in populations of *Amaranthus retroflexus* L. *Ecology* 49: 290-296.

Miyajima, D. 1996. Germination of zinnia seed with and without pericarp. *Seed Science and Technology* 24: 465-473.

Morse, D.H. y Schmitt, J. 1985. Propagule size, dispersal ability, and seedling performance in *Asclepias syriaca*. *Oecologia* 67: 372-379.

Rojas, L.A. 1997. Regeneración de *Guindilla trinervis* Gill. Ex. H. et A. (Sapindaceae), en el matorral esclerófilo montano de Chile central: Efecto de la variación en el tamaño de las semillas. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Salisbury, E. 1942. *The reproductive capacity of plants*. G. Bell, London. 244 p.

Schaal, B.A. 1980. Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*. *American Journal of Botany* 67: 703-709.

Schimpf, D.J. 1977. Seed weight of *Amaranthus retroflexus* in relation to moisture and length of growing season. *Ecology* 58: 450-453.

- 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.
- Stock, W.D., Pate, J.S., y Delfs, J. 1990. Influence of seed size and quality on seedling development under low nutrient conditions in five Australian and south African members of the Proteaceae. *Journal of Ecology* 78: 1005-1020.
- Taiz, L. y Zieger, E. 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings.
- Thapliyal, R.C. y Naithani, K.C. 1996. Inhibition of germination in *Nyctanthes arbortristis* (Olaceae) by pericarp. *Seed Science and Technology* 24: 67-73.
- Tripathi, R.S. y Khan, M.L. 1990. Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of quercus in a subtropical wet hill forest. *Oikos* 57: 289-296.
- Venable, D.L. y Brown, J.S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131: 360-384.
- Vera, M.L. 1997. Effects of altitude and seed size on germination and seedling survival of heathland plants in north Spain. *Plant Ecology* 133: 101-106.
- Weis, M.I. 1980. The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsuta*. *Canadian Journal of Botany* 60: 1868-1874.
- Winn, A.A. 1985. Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats. *Journal of Ecology* 73: 831-840.

Winn, A.A. 1988. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology* 69: 1537-1544.

Wulff, R. 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. II. Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of Ecology* 74: 99-114.

Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall International Editions. Third Edition. 662 p.

Zimmermann, J.K. y Weis, I.M. 1983. Fruit size variation and its effects on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. *Canadian Journal of Botany* 61: 2309-2315.

ANEXOS

ANEXO 1

A.- Distribución de las precipitaciones (mm) que caen mensualmente en un año lluvioso (a) y en un año seco (b) en la localidad de "Quebrada de la Plata", Región Metropolitana.

(a) año lluvioso

DIAS	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT
1	5,0	15,9	37,8	11,2	36,2	20,2	20,7	7,4
2		2,8	12,6	50,5	50,7	28,3	16,5	3,0
3		1,2	5,1	30,2	13,5	13,2	0,8	2,7
4			4,6	14,0	14,1	3,4	1,3	1,8
5			0,3	0,8	4,9	0,2	0,2	
6			1,4	0,7	1,0	0,8	1,8	
7			1,4	2,1	0,1	1,2		
8				1,7	0,1			
9				1,0				
TOTAL	5,0	19,9	63,2	112,2	120,6	67,3	41,3	14,9

(b) año seco

DIAS	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT
1	2,2	4,2	19,0	28,9	10,3	2,9	10,6	2,6
2		2,6	1,6	1,9	20,7	2,6	0,7	2,3
3		1,7	3,3	12,1	8,3	14,0	1,9	1,2
4			1,3	2,1	3,7	2,8	1,8	0,3
5			0,2	1,3	1,1	2,0	1,1	
6			0,5	0,2	2,3	2,3	1,6	
7			1,2	0,3	4,1	2,2		
8				0,4	1,2			
9				0,9				
TOTAL	2,2	8,5	27,1	48,1	51,7	28,8	17,7	6,4

ANEXO 2

A.- Análisis de Varianza de dos vías con medidas repetidas para evaluar el efecto del tamaño de la semilla y del pericarpio sobre el contenido de humedad en semillas de *C. alba*.

Fuente de Variación	g.l.	CM	F	p
Tamaño	1	5998,348	62,1709	0,0001*
Pericarpio	1	4128,264	182,0787	0,047 *
Tiempo	25	5528,478	480,3243	0,0001*
Tamaño x Pericarpio	1	22,673	0,235	0,630
Tamaño x Tiempo	25	11,510	6,306	0,0001*
Pericarpio x Tiempo	25	115,362	49,3641	0,0001*
Tamaño x Pericarpio x Tiempo	25	2,337	1,2804	0,162

* significativo

B.- Prueba *a posteriori* de Student Newman - Keuls (2 colas) para las comparaciones de contenido de humedad entre semillas chicas y grandes con y sin pericarpio.

	Ch - Cp	Ch - Sp	Gr - Cp
Ch - Cp			
Ch - Sp	0,0002		
Gr - Cp	0,0001	0,0001	
Gr - Sp	0,348	0,0001	0,0001

C.- Análisis de Varianza de tres vías para evaluar el efecto del año, del tamaño de la semilla y del pericarpio sobre la probabilidad de reclutamiento de plántulas en *C. alba*.

FACTOR	S.C.	g.l.	C.M	F	P
Año	1563,875	1	1563,875	35,113	0,0001*
Tamaño	6644,280	1	6644,280	149,180	0,0001*
Pericarpio	465,602	1	465,602	10,454	0,003 *
Año x Tamaño	460,023	1	460,023	10,329	0,003 *
Año x Pericarpio	158,364	1	158,364	3,556	0,068
Tamaño x Pericarpio	393,443	1	393,443	8,834	0,006 *
Año x Tamaño x Pericarpio	7,098	1	7,098	0,159	0,692
Error	1425,241	32	44,593		

* significativo

D.- Prueba *a posteriori* de Tukey (1 cola) para las comparaciones de probabilidad de reclutamiento entre semillas grandes y chicas en un año lluvioso y en un año seco.

	lluvioso - grande	lluvioso - chica	seco - grande
lluvioso - grande			
lluvioso - chica	0,0001¹		
seco - grande	0,0001	0,0003	
seco - chica	0,0001	0,1206	0,0001

¹ en negrita se muestran comparaciones relevantes

E.- Prueba *a posteriori* de Tukey (1 cola) para las comparaciones de probabilidad de reclutamiento entre semillas grandes y chicas con y sin pericarpio en un año lluvioso y en un año seco.

	ll-gr-sp	ll-gr-cp	ll-ch-sp	ll-ch-cp	se-gr-sp	se-gr-cp	se-ch-sp
ll-gr-sp							
ll-gr-cp	0,0020 ¹						
ll-ch-sp	0,0001	0,0001					
ll-ch-cp	0,0002	0,0001	0,4932				
se-gr-sp	0,0161	0,0001	0,0963	0,3352			
se-gr-cp	0,4090	0,0001	0,0008	0,0844	0,2614		
se-ch-sp	0,0001	0,0001	0,4992	0,4044	0,0266	0,0002	
se-ch-cp	0,0001	0,0001	0,4591	0,2184	0,0059	0,0001	0,4992

¹ en negrita se muestran comparaciones relevantes

F.- Análisis de Varianza de tres vías para evaluar el efecto del año, del tamaño de la semilla y del pericarpio sobre la biomasa de plántulas en *C. alba*.

FACTOR	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Año	0,033	1	0,033	5,215	0,023 *
Tamaño	0,486	1	0,486	76,704	0,0001*
Pericarpio	0,010	1	0,010	1,595	0,208
Año x Tamaño	0,007	1	0,007	1,155	0,283
Año x Pericarpio	0,001	1	0,001	0,149	0,700
Tamaño x Pericarpio	0,003	1	0,003	0,463	0,497
Año x Tamaño x Pericarpio	0,000	1	0,000	0,052	0,820
Error	1,812	286	0,006		

* significativo

G.- Prueba *a posteriori* de Tukey (1 cola) para las comparaciones de biomasa de plántulas entre semillas grandes y chicas en un año lluvioso y en un año seco.

	Lluvioso - grande	lluvioso - chica	seco - chica
lluvioso - grande			
lluvioso - chica	0,0001¹		
seco - grande	0,0155	0,0001	
seco - chica	0,0001	0,4592	0,0001

¹ en negrita se muestran comparaciones relevantes

H.- Prueba *a posteriori* de Tukey (1 cola) para las comparaciones de biomasa de plántulas entre semillas grandes y chicas con y sin pericarpio en un año lluvioso y en un año seco.

	ll-gr-sp	ll-gr-cp	ll-ch-sp	ll-ch-cp	se-gr-sp	se-gr-cp	se-ch-sp
ll-gr-sp							
ll-gr-cp	0,5000¹						
ll-ch-sp	0,0025	0,0025					
ll-ch-cp	0,0001	0,0001	0,4949				
se-gr-sp	0,4056	0,4013	0,0312	0,0002			
se-gr-cp	0,1205	0,1162	0,1241	0,0018	0,4991		
se-ch-sp	0,0137	0,0133	0,4990	0,4990	0,1365	0,2771	
se-ch-cp	0,0001	0,0001	0,4423	0,9991	0,0009	0,0063	0,4988

¹ en negrita se muestran comparaciones relevantes

ANEXO 3

Efecto del año sobre el desempeño de plántulas evaluado a través de distintas variables respuestas. En el caso que se muestran promedios, éstos corresponden al promedio \pm 2 e.e.

VARIABLE	AÑO LLUVIOSO	AÑO SECO	PRUEBA ESTADISTICA
Germinación	61,5%	45,5%	$X^2 = 1194,1, p < 0,05$
Reclutamiento	22%	7,3%	$X^2 = 25,80, p < 0,05$
Sobrevivencia	77,6%	51,1%	$X^2 = 79,31, p < 0,05$
Longitud tallos (cm)	$8,2 \pm 0,48$	$7,1 \pm 0,58$	$Z = -3,645, p < 0,0001$
Número de hojas	$9 \pm 0,27$	$8 \pm 0,36$	$Z = -3,936, p < 0,0001$
Tiempo de emergencia (días)	$61 \pm 3,72$	$76 \pm 6,06$	$Z = 4,677, p < 0,0001$
Biomasa Raíz (g)	$0,19 \pm 0,02$	$0,15 \pm 0,02$	$Z = -4,735, p < 0,0001$
Biomasa Tallo (g)	$0,11 \pm 0,02$	$0,08 \pm 0,02$	$Z = -4,263, p < 0,0001$
Biomasa Hojas (g)	$0,22 \pm 0,02$	$0,17 \pm 0,02$	$Z = -4,283, p < 0,0001$
Asignación Raíz	$0,40 \pm 0,03$	$0,38 \pm 0,03$	$Z = -1,090, p = 0,276$
Asignación Tallo	$0,21 \pm 0,01$	$0,21 \pm 0,01$	$Z = 0,950, p = 0,342$
Asignación Hojas	$0,40 \pm 0,02$	$0,41 \pm 0,03$	$Z = 1,282, p = 0,199$

Nota: La asignación a raíz, tallo y hojas se calculó como la biomasa asignada a cada uno de estos órganos dividido por la biomasa total.

ANEXO 4

Probabilidad de reclutamiento de plántulas P(R) en *C. alba*. P(R) fue definida a través de las siguientes probabilidades: P(G), P(P₁), P(P₂) y P(P₃).

	AÑO LLUVIOSO				AÑO SECO			
	GRANDES		CHICAS		GRANDES		CHICAS	
	SP	CP	SP	CP	SP	CP	SP	CP
P(G)	100	100	100	100	100	100	100	100
	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
	0,70	0,92	0,30	0,54	0,50	0,64	0,29	0,39
P(P ₁)	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
	70	92	30	54	50	64	29	39
	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
P(P ₂)	0,71	0,78	0,67	0,43	0,60	0,53	0,28	0,31
	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
	50	72	20	23	30	34	8	12
P(P ₃)	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
	1,00	1,00	0,80	0,87	0,93	0,94	0,75	0,75
	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
P(R)	50	72	16	20	28	32	6	9
	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
	0,52	0,77	0,13	0,20	0,36	0,56	0,17	0,00
P(R)	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
	26	56	2	4	10	18	1	0
	0,26	0,56	0,02	0,04	0,10	0,18	0,01	0,00