

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

Memoria de Título

**PATRONES ESPACIALES DE RECLUTAMIENTO Y DISPERSIÓN
DE SEMILLAS DEL ÁRBOL *PERSEA LINGUE* (MIERS EX
BERTERO) NESS EN EL BOSQUE DEL VALLE DEL SUR DE
CHILE, EFECTOS DEL HÁBITAT Y UN CORREDOR**

INAO ALEJANDRO VÁSQUEZ FERNÁNDEZ

Santiago, Chile
2011

UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE PREGRADO

Memoria de Título

**PATRONES ESPACIALES DE RECLUTAMIENTO Y DISPERSIÓN
DE SEMILLAS DEL ÁRBOL *PERSEA LINGUE* (MIERS EX
BERTERO) NESS EN EL BOSQUE DEL VALLE DEL SUR DE
CHILE, EFECTOS DEL HÁBITAT Y UN CORREDOR**

**SPATIAL PATTERNS OF RECRUITMENT AND SEED
DISPERSAL OF THE TREE *PERSEA LINGUE* (MIERS EX
BERTERO) NESS IN THE VALLEY FOREST OF SOUTH OF
CHILE, HABITAT AND CORRIDOR EFFECTS**

INAO ALEJANDRO VÁSQUEZ FERNÁNDEZ

Santiago, Chile
2011

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

**PATRONES ESPACIALES DE RECLUTAMIENTO Y DISPERSIÓN
DE SEMILLAS DEL ÁRBOL *PERSEA LINGUE* (MIERS EX
BERTERO) NESS EN EL BOSQUE DEL VALLE DEL SUR DE
CHILE, EFECTOS DEL HÁBITAT Y UN CORREDOR**

Memoria para optar al título profesional de:

Ingeniero en Recursos Naturales Renovables

INAO ALEJANDRO VÁSQUEZ FERNÁNDEZ

Profesores Guía:	Calificaciones
Cecilia Smith R. Licenciada en Biología, Dra. en Ecología	7,0
Jaime Hernández P. Ingeniero Forestal, Dr. Ingeniero en Montes	7,0
Profesores Evaluadores:	
Mauricio Galleguillos T. Ingeniero Agrónomo, PhD Ciencias Agronómicas	6,7
Andrés de la Fuente D. Ingeniero Agrónomo	7,0

Santiago, Chile
2011

A la Selva Nativa

AGRADECIMIENTOS

A Dafne y Ale, hermanos del bosque y maestros de vida. Agradezco a esta lingüística experiencia me permitió conocerlos. Sin quienes además hubiera sido imposible haber logrado el desafío de campo.

A mis padres Patricia y Olegario, a quienes agradezco estar en este planeta. En particular todo el amor, apoyo (y golosinas) que me enviaste madre, que fue fundamental para seguir adelante y concluir este desafío.

A Don Francisco Sinning y Lucas Villanueva, quienes gentilmente permitieron la realización de este estudio en el Fundo el Retiro, Panguipulli.

A toda la comunidad valdiviana que me acogió con su cálida amistad: Karen, Marce, Horacio, don Chepu, JP, entre muchos más. A María Angélica, agradezco todo tu amor y cariño durante mis estadías en tu casa. A todos mis amigos capitalinos que a la distancia me ayudaron con logísticas a distancia y dieron su apoyo y energías para las dificultades del terreno invernal.

A mis profesores guía Cecilia y Jaime, por todo su apoyo, comprensión y confiar en esta idea. Gracias Ceci por presentarme las plantas valdivianas. Gracias Jaime por permitirme desarrollar confianza para la dura etapa de los análisis. A Pablo Vergara por sembrar esta idea. A Carlos Magni, por sus comentarios y abrirme puertas al laboratorio de semillas. A Iván Díaz, por su buena onda, comentarios y el paso por su laboratorio. A Juan Armesto por la estadía en su laboratorio donde me concentré a procesar datos.

Al apoyo financiero del Instituto de Ecología y Biodiversidad y del Laboratorio de Geomática y Ecología del Paisaje, ambos de la Universidad de Chile.

A todas las mentes despiertas desarrolladores de software libre y código abierto. Y a todos los grandes maestros e investigadores Forestales y Ecólogos del Bosque Nativo, sin su trabajo e inspiración no tendríamos esta sólida base sobre la cual hacer cosas por nuestras selvas abuelas de la sombra.

ÍNDICE

RESUMEN.....	3
ABSTRACT.....	4
INTRODUCCIÓN	5
Objetivo general.....	8
Objetivos específicos	8
MATERIALES Y MÉTODOS	8
Sitio de estudio.....	9
Toma de datos	11
Población adultos	11
Muestreo de la lluvia de semillas.....	11
Población reclutas	12
Muestreo variables del ambiente.....	13
Cálculo de coordenadas espaciales	14
Análisis.....	14
Patrón espacial de la lluvia de semillas.....	14
Patrón espacial del reclutamiento.....	16
Relación de variables con el reclutamiento.....	16
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	17
Patrón espacial de la lluvia de semillas.....	18
Patrón espacial del reclutamiento.....	23
Relación de variables con el reclutamiento.....	26
Discusión.....	32
CONCLUSIONES	36
BIBLIOGRAFÍA	38
APÉNDICES.....	46
Apéndice I. Método de cálculo de coordenadas espaciales	46
Cálculo de coordenadas a partir de una distancia y un azimut conocidos	46
Cálculo de coordenadas a partir de distancias a dos puntos conocidos	47
Apéndice II. Complemento análisis ENFA.....	48

RESUMEN

La regeneración de plantas es un proceso de múltiples fases, depende tanto de la lluvia de semillas (fuente de propágulos), como de la disponibilidad de micrositios apropiados para la germinación, supervivencia y desarrollo de individuos adultos. El grado de correlación espacial entre estas fases puede variar, dependiendo del comportamiento en el espacio de los factores que modelan cada uno de estos procesos. En un enfoque espacialmente explícito se evaluaron los patrones de reclutamiento y de dispersión de semillas del árbol nativo *Persea lingue*, incluyendo la influencia relativa de variables ambientales en estos patrones. En dos parcelas de una ha en parches de bosque templado del sur de Chile se midió la posición espacial de todos los individuos (reclutamiento y árboles adultos) y la lluvia de semillas (300 trampas de semillas) de *P. lingue*, cinco variables del hábitat (coberturas de la vegetación, apertura del dosel, coberturas del sotobosque, grosor capa de hojarasca, pendiente) y dos variables del paisaje (distancia al corredor y al borde). Mediante variografía, función K de Ripley y análisis factorial del nicho ecológico (ENFA) se evaluaron los patrones espaciales y la correlación del reclutamiento con las variables mencionadas. La distancia máxima de dispersión de semillas registrada desde un potencial árbol semillero fue de 28 m, no obstante un 76% y 90% de las semillas cayeron a no más de 10 m de los árboles reproductivos. Se encontraron 2005 reclutas, de los cuales el 90% eran plántulas (< 25 cm de altura). El reclutamiento se distribuyó en bajas densidades en ambas parcelas, existiendo muy baja correlación con la cercanía a los árboles semilleros. De este modo, se encontró una discordancia espacial entre la distribución de los reclutas y la sombra de semillas, lo que sugiere una comprobación de la hipótesis del escape, ya que existiría mayor probabilidad de supervivencia lejos de los árboles reproductivos. El corredor no influyó en un mayor número de semillas o reclutas dispersadas hacia esa dirección. El análisis ENFA mostró restricciones a la regeneración de *P. lingue* en las zonas saturadas de agua, pero para el resto de variables evaluadas existió una baja especialización del nicho de regeneración.

Palabras clave: regeneración arbórea, nicho ecológico, ecología de plantas, análisis espacial, ENFA

ABSTRACT

Plant regeneration is a multi-staged process, depend on seed rain (propagules source) and microsites availability for germination, survival and development of new individuals. In a spatially explicit approach this work evaluates spatial patterns of recruitment and seed dispersal of the native tree *Persea lingue* including the relative influence of habitat variables on these patterns. In two 1 ha plots on southern Chilean temperate forest we measure the position of all *P. lingue* individuals (recruitment and adult trees), survey seed rain (300 seed traps) and measure five habitat and two landscape variables. With variography, Ripley's K function and ENFA we evaluate spatial patterns and the correlation between variables. Maximum seed dispersal distance from potential parent trees was 28 m, nevertheless 76% and 90% of seeds fall inside 10 m next to adult trees. We found 2005 recruits, 90% of them were seedlings (height < 25 cm), otherwise exists low correlation between recruits and proximity with adult trees. The spatial discordance between recruitment and seed dispersal suggest an evidence of Janzen-Connell escape hypothesis, because seeds experience high survival probabilities away adult trees. ENFA analysis did reveal a low niche specialization of *P. lingue* regeneration on the evaluated environmental variables.

Key words: tree regeneration, ecological niche, plant ecology, spatial analysis, ENFA

INTRODUCCIÓN

La pérdida de diversidad biológica es uno de los mayores impactos del desarrollo humano sobre el planeta. A pesar de la inversión de esfuerzos, aún continúa la degradación de la biodiversidad en el globo (Rockström et al., 2009; Stokstad, 2010). Dentro de la diversidad vegetal, una entre cinco especies de plantas del planeta está en una categoría de amenaza de extinción y dentro los árboles una de diez especies está amenazada (Oldfield et al., 1998; Oldfield, 2008; Kew-NHML-IUCN, 2010).

Persea lingue (Miers ex Bertero) Ness (Lauraceae) es un árbol endémico de los bosques templados de Sudamérica austral, cuyas mayores poblaciones se concentraban en el valle central entre las regiones de la Araucanía y Los Lagos de Chile (Donoso & Escobar, 2006). *P. lingue* es una especie monoica siempreverde que puede crecer hasta 30 m de alto y 80 cm de diámetro. Formaba parte de la formación vegetal del valle como especie codominante en los bosques de Roble-Laurel-Lingue (Donoso, 1981), o formación de Bosque Caducifolio del Sur (Gajardo 1994).

P. lingue ha sido clasificado como Casi Amenazado por la UICN (González, 1998) y en Chile como de Preocupación Menor en su distribución al sur del Maule y Vulnerable desde la región del Libertador Bernardo O'higgins al norte (CONAMA, 2008). Sin embargo, las poblaciones de este árbol han sufrido un gran impacto del hombre, pasando de ser una especie común y dominante del bosque, a una especie secundaria y ausente en muchas zonas en donde originalmente distribuía. Ocurrió una intensa extracción de los árboles *P. lingue* motivada por el alto valor de su madera, su gran contenido en taninos y su toxicidad para el ganado (Recart, 1925; Hoffmann, 1982; Donoso y Escobar, 2006; Muñoz y Serra, 2006). En la actualidad, es frecuente hallar tocones de *P. lingue* de gran diámetro, rastro dejado de los individuos explotados. En algunas zonas del valle del sur de Chile, *P. lingue* se ha convertido en una especie de árbol escaso, y en los lugares que está presente es mayoritariamente con individuos de corta edad (Veblen et al., 1979; Donoso, 1989; Neumann, 2002; Donoso y Escobar, 2006).

Además de la explotación directa, *P. lingue* perdió gran parte de su hábitat: los bosques del valle del sur de Chile son uno de los ambientes silvestres que sufrieron las mayores pérdidas en superficie del país, más de un 70% de su superficie original fueron talados para despejar terrenos para la ganadería y cultivos. (San Martín et al., 1991; Donoso y Lara, 1996; Veblen et al., 1996; Luebert y Plischoff, 2006). Actualmente la superficie remanente de este bosque se encuentra distribuida de forma fragmentada en un gran número de parches de pequeña superficie (Figura 1), correspondiendo la mayor parte a bosques degradados y renovales de corta edad caracterizados por la dominancia del árbol pionero *Nothofagus obliqua*. Gracias a la decisión de algunos propietarios, aún existen parches de bosque nativo en el valle que mantienen la composición original o casi inalterada, correspondiendo a los bosques denominados Remanentes Originales *sensu* Donoso (1981) (Ojeda, 1987; San Martín et al., 1991; Donoso, 1993).

Este trabajo aborda la dinámica de reclutamiento de *P. lingue* en los bosques remanentes del valle. El reclutamiento es un proceso determinante en la distribución, dinámica y

estructura genética de las poblaciones vegetales, siendo clave para la recuperación, mantención, y expansión de las poblaciones de plantas (Clark et al., 1999; Nathan y Muller-Landau, 2000; García et al., 2005). El reclutamiento es parte de la reproducción no vegetativa de plantas, proceso que se inicia con la producción de semillas, seguido por su dispersión, germinación, desarrollo de plántulas y finalmente concluye con el establecimiento de nuevos individuos adultos. El estado de propágulo (semillas y plántulas) es la fase más vulnerable en el ciclo de vida de una planta, ocurriendo en esta etapa una alta mortalidad debido a filtros demográficos de depredación, germinación y competencia, los que son determinados tanto por factores abióticos (luz, temperatura, nutrientes, etc.) y bióticos (depredadores, patógenos, otras plantas, etc.) (Crawley, 2000; Kitajima y Fenner, 2000; Vander Wall et al., 2005).

Uno de los primeros pasos en la evaluación del reclutamiento de plantas es el estudio de los patrones de distribución espacial de las semillas y plántulas (Levin et al., 2003). La distancia de dispersión de las semillas determinará la densidad de propágulos cerca o lejos de la planta madre, variable directamente asociada a mortalidad por factores bióticos (Janzen, 1970; Connell, 1971; Kitajima y Fenner, 2000). La distancia a la que son dispersadas las semillas puede ser muy variable y depende de las características particulares en la producción de semillas y de su medio de dispersión (viento, animales, etc.) (Godoy y Jordano, 2001; Clark et al., 2005; Seidler y Plotkin, 2006).

P. lingue fructifica durante el otoño austral, entre los meses de marzo y mayo. Sus frutos son una drupa ovalada de epidermis negro violáceo e interior verde muy similar a la palta (*Persea americana*). Mayor parte del volumen del fruto es ocupado por una única semilla, de forma esférica de 1,2 cm de diámetro promedio. El principal frugívoro de esta especie en el valle central es el Paseriforme *Turdus falcklandii*, el cual traga los frutos completos y luego regurgita las semillas despulpadas. Para *T. falcklandii*, el tiempo transcurrido desde el consumo de un fruto de *P. lingue* hasta la regurgitación de la semilla es de 7-10 minutos (Gho, 2010), tiempo límite en el cual esta ave podría desplazarse y dispersar las semillas. No existen trabajos publicados sobre la dispersión secundaria de las semillas de *P. lingue*, no obstante durante este trabajo de campo se observó que posterior a la caída de las semillas al suelo, ocurre una rápida y muy alta tasa de depredación de las semillas principalmente por roedores (Vásquez, observación personal). *P. lingue* también depende de los frugívoros para la germinación de las semillas ya que la pulpa del fruto tiene un fuerte efecto inhibitorio sobre este proceso (Donoso y Escobar, 2006).

El establecimiento de plántulas de una especie depende no sólo de la ubicación y densidad de la lluvia de semillas (fuente de propágulos), sino además de la disponibilidad de micrositios seguros con características ambientales apropiadas para la germinación y desarrollo de individuos. Dentro de un bosque existe una gran variabilidad en condiciones ambientales, como consecuencia de la apertura de claros, la topografía local, acumulación de materia en descomposición y la propia variación espacial de la estructura horizontal y vertical de la comunidad vegetal (Neumann, 2002). Se ha observado que determinados elementos vegetacionales, como el sotobosque, e incluso una cobertura de helechos pueden tener roles de facilitación o restricción de la regeneración (Leishman et al., 2000). En los bosques Remanentes Originales se ha planteado que zonas con una capa de hojarasca poco descompuesta impediría que la regeneración se produzca de inmediato (Martínez, 1999). El conjunto de requisitos abióticos y bióticos particulares para el

reclutamiento exitoso de una especie es lo que se denomina nicho de regeneración (Grubb 1977).

En los bosques del valle central es usual encontrar una abundante regeneración de *P. lingue* en todo el suelo del bosque. No obstante se señala que el modo de regeneración de esta especie sería a partir de claros y que rara vez las plántulas que aparecen bajo el dosel continuo son capaces de desarrollarse. Debido a lo anterior, se considera a *P. lingue* una especie semi-tolerante (Donoso, 1993; Neumann, 2002). En la escala sucesional, el establecimiento de *P. lingue* en los bosques del valle ocurre posterior a una primera etapa de colonización de árboles intolerantes a la sombra dominada por *Nothofagus obliqua* (Roble), a veces acompañado de *Nothofagus dombeyi* (Coihue), *Eucryphia cordifolia* (Ulmo) y *Weinmannia trichosperma* (Tineo). Sólo cuando esta primera etapa de colonización alcanza su maduración comienza el reclutamiento de las especies tolerantes *P. lingue*, *Aextoxicon punctatum* (Olivillo), *Laurelia sempervirens* (Laurel) y *Laurelia phillypiana* (Tepa) (Donoso, 1993; Neumann, 2002). De forma gradual las especies tolerantes van reemplazando el dosel, formando un bosque adulto dominado por estas especies. En la situación clímax o de equilibrio dinámico *A. punctatum* es el elemento dominante, pero también están presentes en el dosel otros tolerantes, entre ellos *P. lingue*, permaneciendo ocasionales árboles emergentes de intolerantes. El proceso de recuperación de este tipo de bosque es muy lento, estimándose que alrededor de 400 años demora en alcanzar su fase adulta (Veblen et al., 1979; Donoso, 1993; Martínez, 1999).

Una pregunta central en ecología de plantas es si es posible predecir el reclutamiento a partir de la lluvia de semillas o bien de la variabilidad ambiental, determinando entonces el grado de importancia y correlación entre estas variables en el establecimiento de nuevos individuos (Houle, 1992; Jordano y Herrera, 1995; Akashi, 1997; Bustamante y Simonetti, 2000; Rey y Alcantara, 2000; García y Houle, 2005; García et al., 2005; Sagnard et al., 2007; Sanguinetti y Kitzberger, 2009; Calviño-Cancela y Martín-Herrero, 2009).

Estudios recientes han cambiado la visión clásica con la que se comprendía el comportamiento de la dispersión de semillas, demostrándose (sobre todo en especies dispersadas por animales) que la dispersión puede variar en distancia, dirección y magnitud en el espacio respondiendo más a la conducta del dispersor y su entorno que a la ubicación de las fuentes de semillas (García et al., 2007; Santamaría et al., 2007). Por otro lado, una experiencia desarrollada en Norteamérica comprobó que los corredores biológicos pueden facilitar las interacciones planta-animal, incrementando la dispersión de semillas por aves y la riqueza de plantas nativas respecto a parches sin conectar (Tewksbury et al., 2002; Levey et al., 2005; Townsend y Levey, 2005; Damschen et al., 2006).

Dado que *P. lingue* es dispersado por aves, las hipótesis de este trabajo son: 1) La intensidad y distancia a la que son dispersadas las semillas y la ubicación de sus plántulas presentará un patrón espacial heterogéneo no explicado por la distancia a los potenciales árboles semilleros. 2) El patrón espacial de las plántulas estará limitado por restricciones del ambiente y no será explicado por el patrón de lluvia de semillas, es decir, existiendo una discordancia entre los patrones de las semillas y plántulas; y 3) La forma de la sombra de semillas y patrón de plántulas se altere por la proximidad al corredor. A pesar de las

potenciales limitantes del hábitat, en el caso de *P. lingue*, existe el potencial de una concordancia espacial entre los patrones de dispersión de semillas y plántulas ya que especies de semillas más grandes pueden germinar en un rango más amplio de condiciones ambientales (Burke y Grime, 1996; Kitajima y Fenner, 2000; Leishman et al., 2000).

Si bien se analizará una estructura espacial que es un momento dado de una comunidad vegetal dinámica, aún así entrega información valiosa ya que la abundancia y distribución espacial de las plantas refleja la biología de las especies y la relación de su regeneración con la variabilidad del ambiente (Levin et al., 2003; Seidler y Plotkin, 2006). Este trabajo recabará información útil para determinar las condiciones y restricciones en las que ocurre la regeneración de *P. lingue*, lo que se puede usar para predecir el comportamiento en el tiempo de las poblaciones y la respuesta de la especie ante perturbaciones naturales o antrópicas. Existen pocos estudios sobre los rangos de dispersión de plantas chilenas, aunque con excepción de la drupa de *Cryptocarya alba* (Peumo), la semilla alada de *Embothrium coccineum* (Notro) y el piñón de *Araucaria araucana* (Bustamante y Simonetti, 2000; Rovere y Premoli, 2005; Sanguinetti y Kitzberger, 2009). Una semilla de mayor tamaño como la de *P. lingue* compromete además una menor capacidad de dispersión (Cousens et al., 2008), por lo que es de gran importancia evaluar la eficiencia de la dispersión de sus semillas. Por otro lado, el efecto de los corredores biológicos en la dispersión de plantas ha sido escasamente evaluado (Goodwin, 2003; Haddad y Tewksbury, 2006). Además, existe muy poca investigación en los bosques del valle central (Salas et al., 2006).

Objetivo general

Evaluar el patrón de distribución espacial de la dispersión de propágulos de *Persea lingue* en parches de bosque del valle central del sur de Chile

Objetivos específicos

1. Determinar el patrón de distribución espacial de la lluvia de semillas de *Persea lingue*
2. Determinar el patrón de distribución espacial de reclutamiento de *Persea lingue*
3. Evaluar la relación entre los atributos espaciales de la sombra de semillas, las condiciones de hábitat y la ubicación de un corredor en el patrón de distribución espacial de reclutamiento de *Persea lingue*

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El sitio de estudio corresponde a parches de bosque nativo en el Valle central del sur de Chile, ubicados dentro del fundo privado “El Retiro”, localizado a 14 kilómetros de la ciudad de Panguipulli (39°38.4’S, 72°29.7’W), localidad Los Tayos, Región de los Ríos. La zona está sometida a un clima templado lluvioso con una temperatura media anual de 11°C y precipitaciones de 2200 mm promedio al año. La topografía es de zonas planas con lomajes suaves. Como unidades de estudio se escogieron dos parches de bosque de aproximadamente tres has de superficie. Se seleccionaron áreas de bosque con bajos niveles de intervención humana y de ganado, y que además se encontraran conectados estructuralmente a un corredor de bosque. El corredor estructural en la zona de estudio consiste en una franja de bosque ribereño de 700 m de largo por 50 – 90 m de ancho, que conecta en el otro extremo con un gran parche de bosque nativo de 400 has. A los parches seleccionados se les denominó Parche 1 y Parche 2 (Figura 1). Respecto al uso del término corredor, es necesario una aclaración: corredor de forma estricta corresponde sólo a aquellas franjas lineales de hábitat en las que se ha comprobado para una especie particular función de vía facilitadora de desplazamiento. Dado que es primera vez se evalúa para *P. lingue* no es posible saber si la franja de vegetación tiene función de corredor para la especie. En este trabajo se utilizará el término corredor en un sentido no-estricto, es decir sólo para referirse a una franja de conexión estructural.

La principal actividad productiva del fundo, es la crianza de ganado bovino, por lo que una mayor parte de su superficie está destinada a praderas forrajeras y algunos cultivos agrícolas estacionales. La cobertura de bosque remanente cubre sólo el 20% de la superficie de la propiedad, áreas que se decidieron conservar para proteger cursos de agua y otros rodales de menor tamaño. El ganado lo mantenían fuera del bosque, para lo cual instalaron cercos perimetrales y los cuidadores reubicaban los animales cuando ocasionalmente estos ingresaban. Fuera de esto ningún otro tipo de intervención se ejercía sobre el bosque.

Los parches de bosque de estudio correspondían a un crecimiento secundario de dominancia mixta, donde *P. lingue*, estaba representado por varios individuos en el estrato suprimido y con algunos individuos codominando el dosel. La presencia de *Nothofagus obliqua* era mayoritariamente con individuos emergentes, siendo el dosel dominado con *Eucryphia cordifolia*, *Aextoxicon punctatum* y *Laurelia sempervirens*. En el sotobosque existían algunas extensiones del bambú nativo *Chusquea sp.* (Quila) y de colihue (*Chusquea culeu*), de éste último sólo quedaban las cañas muertas en el suelo, ya que hace dos años había ocurrido su floración y posterior muerte masiva. Donde no cubría *Chusquea sp.* el sotobosque estaba compuesto por arbustos, trepadoras, algunas hierbas y abundante regeneración arbórea. En el Parche 1, debido a la presencia de suelos de mal drenaje, además de la vegetación zonal, se sumaban asociaciones vegetales de zonas anegadas, en particular: bosques pantanosos dominados por *Blepha-*

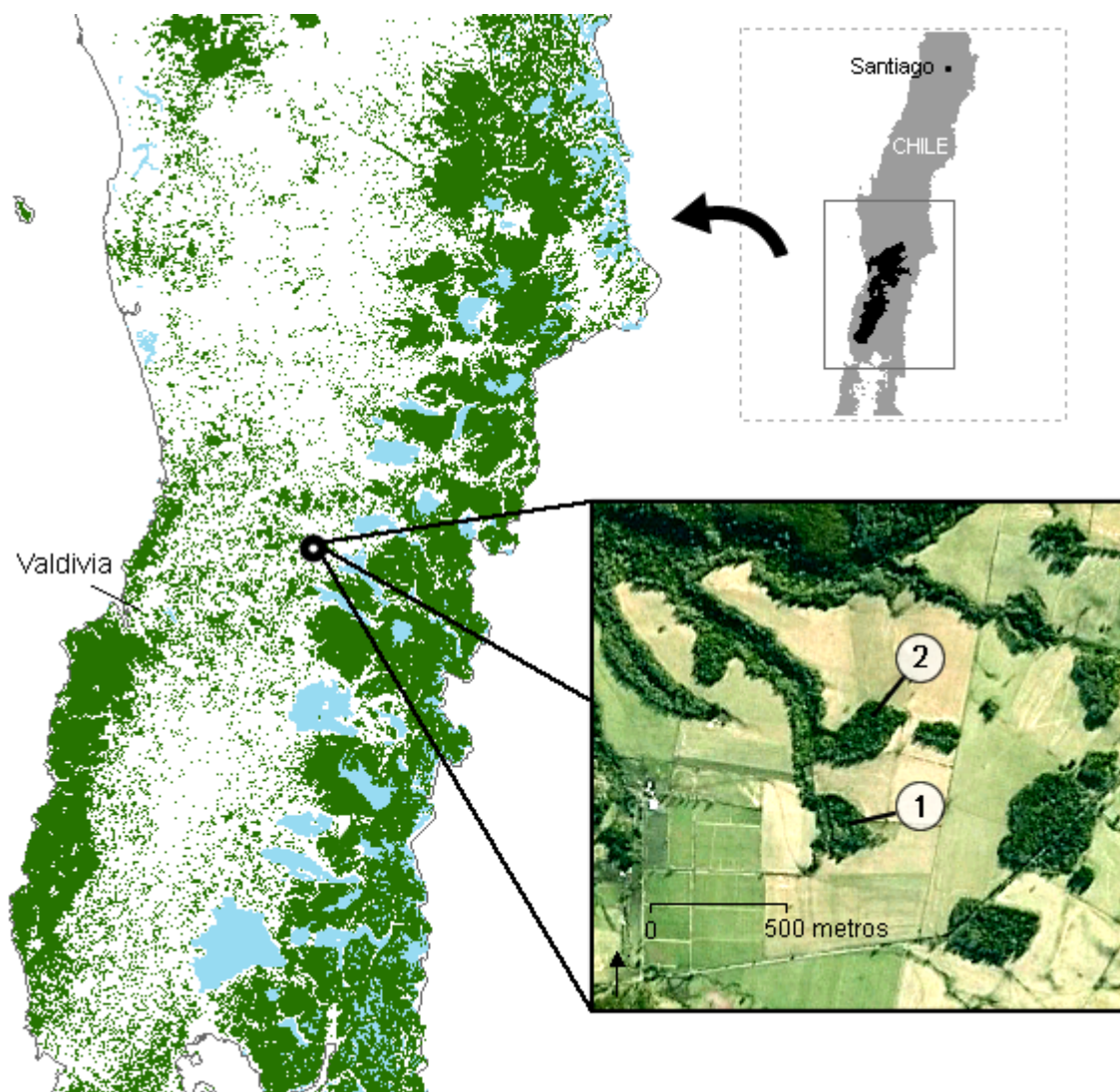


Figura 1. Ubicación sitio de estudio. Arriba Derecha: el área negra corresponde a la distribución del Bosque Caducifolio del Sur (Gajardo, 1994). Izquierda: en verde cobertura actual de Bosque nativo, se observa la gran pérdida de cobertura de bosque en el valle central. Abajo derecha: el sitio de estudio indicando las áreas de estudio Parche 1 y Parche 2.

rocalyx cruckshanksii (Temo), áreas cubiertas por Ciperáceas y áreas de matorral pantanoso (*Blechnum chilense* - *Fuchsia magellanica*).

De acuerdo a la descripción del tipo forestal, el bosque en estos parches no puede ser considerado como Renoval ya que el dosel contenía especies tolerantes y existía una gran abundancia de regeneración arbórea en el sotobosque. Por lo que el bosque correspondería al subtipo Remanente Original del Llano Central sensu Donoso (1981) en una etapa intermedia de sucesión secundaria. La situación correspondería a un estado degradado, producto de un floreo del bosque maduro: la presencia de varios tocones de gran diámetro, daban cuenta de la explotación, lo cual fue corroborado por el propietario del fundo, quien indicó que ocurrió una extracción de madera hace aproximadamente 50 años.

Toma de datos

La toma de datos se realizó durante seis meses en el otoño-invierno del año 2009. En cada parche de estudio se delimitó una parcela de forma irregular, comprendiendo una superficie de 0,76 has en el Parche 1, 110x95 m (extensión máxima en eje x e y), y 0,86 has en el Parche 2, 92x135 m. Ambas parcelas fueron las unidades de estudio de este trabajo (en adelante se referirá como “Parches” a las parcelas).

A continuación se indica el procedimiento de muestreo de campo, en función de los segmentos reproductivos de la población abordados: adultos, semillas y reclutas, sumado además al muestreo del hábitat. El procesamiento de datos espaciales, digitalizaciones, interpolaciones y otros se realizaron con el software *ArcGIS 9.3*.

Población adultos

Se identificaron todos los árboles adultos (> 3 m de alto) de *P. lingue* que se encontraban al interior de cada Parche. Cada individuo fue marcado y numerado y se determinó la posición de cada individuo en un sistema de referencia espacial local a partir de la distancia y azimut desde un punto conocido. Se midió el DAP (a 1,3 m de altura) de cada árbol, se determinó si estaba vivo (presencia de hojas) y si produjo frutos la temporada. La producción de frutos por árbol no fue cuantificada, pero si cualificada en las siguientes categorías: Poca Producción (Pequeña Copa - poca producción), Media Producción (Pequeña copa - gran producción) y Alta Producción (Gran copa - gran producción), no se encontraron individuos de gran copa y poca producción de frutos. En una superficie “buffer” adicional a cada parcela, se registró y tomo posición a todos los árboles adultos con producción de frutos, con el fin de incluir la potencial influencia de árboles adultos en el entorno de las áreas de estudio. De esta forma, la superficie total de rastreo de árboles adultos (parcela más área buffer) consistió en 1,03 has en el Parche 1 y 1,22 has en el Parche 2 (Figura 2).

Muestreo de la lluvia de semillas

Se registró la lluvia de semillas en cada Parche desde la fecha de máxima producción de frutos de *P. lingue* hasta el final de la temporada, acumulando 40 días de recolección entre el 20 Abril al 30 de Mayo del año 2009. Para registrar la lluvia de semillas se utilizaron trampas de semillas, método ampliamente utilizado que minimiza la pérdida de datos vía depredación (Chabrierie & Alard, 2005; Stevenson & Vargas, 2008). Se usaron trampas circulares tipo atril y colgantes de 30 cm de diámetro (0,07 m²) con una malla de 1 mm, instaladas entre 60 y 150 cm sobre el suelo, correspondiendo a las mismas trampas usadas en un estudio previo en Chiloé (Jaña, 2007). En cada Parche el muestreo de lluvia de semillas se distribuyó de forma radial centrado en árboles *P. lingue* con Media a Gran producción de frutos (Figura 2). Se utilizó esta distribución para evaluar el efecto de la distancia a los potenciales semilleros (Cousens et al., 2008). De esta forma, se instalaron

trampas a 2, 5, 10, 15, 22 y 30 m en 8 direcciones. Se procuró mantener una relación superior de 1 trampa por cada 120 m², por lo que en las zonas que era necesario se instalaron trampas adicionales en espacios muy distanciados. En total fueron instaladas 137 trampas de semillas en el Parche 1 y 147 trampas en el Parche 2. Se registró la posición espacial de cada trampa con el mismo método realizado para los árboles. Una vez finalizada la temporada se extrajo el material y se determinó el número de semillas caídas de *P. lingue* en cada trampa.

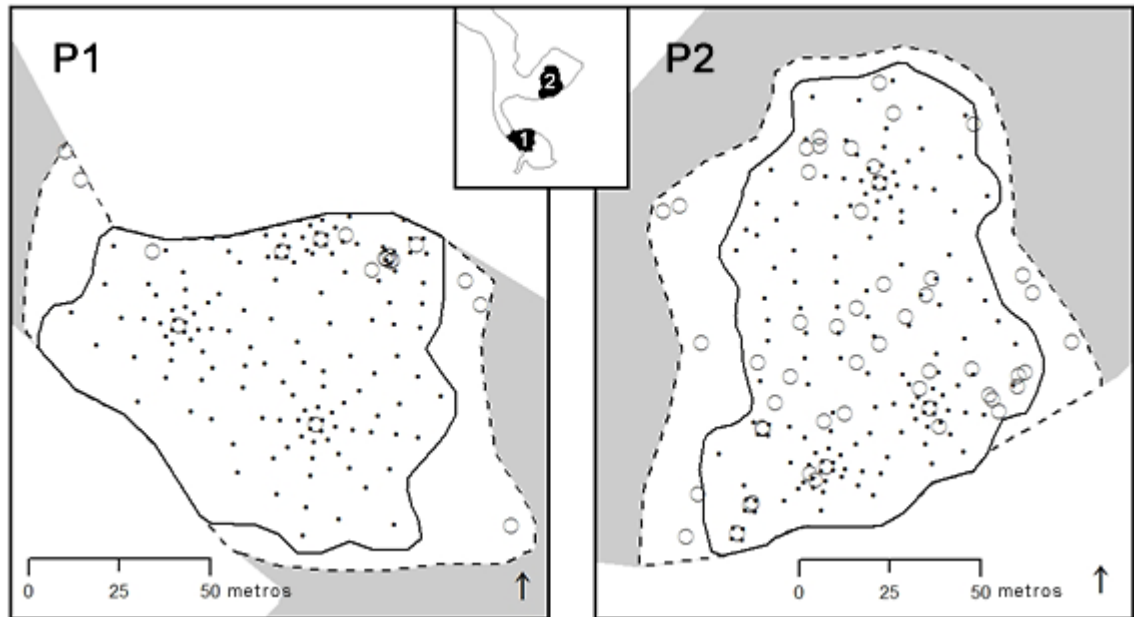


Figura 2. Parcelas de estudio, Parche 1 y Parche 2. En puntos las trampas de semillas, los círculos blancos son los árboles *P. lingue* con frutos. El área con línea continua corresponde a la superficie de estudio, mientras que el área mayor con línea discontinua es la superficie adicional *buffer* en la cual se rastrearán todos los árboles adultos de la especie.

Población reclutas

Se realizó un rastreo exhaustivo de plántulas y juveniles de *P. lingue* (< 3 m alto) en toda la superficie de ambos Parches. Para cada individuo hallado se determinó su posición espacial en el sistema local de referencia midiendo dos distancias a dos puntos de referencia conocidos (*P. lingue* adultos o trampas de semillas). Además cada individuo fue marcado y se determinó su altura con una regla métrica metálica, la altura se definió desde la base del tallo a la yema apical.

En función de la altura, se clasificaron los individuos como Plántulas si tenían menos de 25 cm, Pre-juvenil entre 25 y 45 cm y Juvenil aquellos con altura superior a 45 cm. Cabe mencionar, los términos reclutamiento y reclutas se utilizarán en este trabajo *sensu lato*, para referirse a todo este rango de individuos medidos, ya que en un sentido estricto un recluta corresponde sólo a individuos que pasan a formar parte de la población

permanente. De forma similar, se usa el término Plántula, que es la fase entre la germinación y la generación de un juvenil independiente, usualmente con cotiledones inactivos (Kitajima y Fenner, 2000), esta última característica es difícil y destructiva de determinar en campo en *P. lingue* ya que su germinación es hipogea. Se excluyó del análisis a una categoría de Brinzales (juveniles de altura > 2 m), ya que el número de individuos hallados en ese rango era insuficiente para el análisis estadístico.

Muestreo variables del ambiente

En cada Parche, utilizando el mismo método que para los reclutas, se tomaron puntos de referencia espacial sobre situaciones que representaban cambios relativamente abruptos en la cobertura del hábitat, determinando así la extensión de las siguientes coberturas de tipo discreto:

1. Claros de bosque
2. Quila (*Chusquea spp*)
3. Colihue (*Chusquea culeu*) muerto
4. Bosque pantanoso (dominado por Mirtáceas)
5. Agua
6. Ciperáceas y matorral pantanoso
7. Caducifolio (zonal)

Se definió la cobertura “Caducifolio” como la situación zonal, correspondiendo a la cobertura dominante o “normal” que se encuentra en el bosque, la cual no corresponde a ninguna de las 6 primeras situaciones excepcionales en el hábitat (quila, agua, claro etc.). Respecto a los claros de bosque, se referenciaron aperturas de dosel efectivas con superficie superior o igual a 5 m². La zona de Agua corresponde a la superficie que se inundó durante el invierno.

Además, en cada Parche se midieron las siguientes variables de tipo continuo:

1. Apertura del dosel
2. Cobertura sotobosque
3. Grosor capa de hojarasca
4. Topografía local
5. Distancia al corredor
6. Distancia al borde

Para estimar la apertura de dosel se tomó una fotografía digital del dosel en puntos distribuidos de forma estratificada en los Parches (Parche 1: 72 puntos de muestreo y Parche 2: 77 puntos). Luego cada toma se transformó a binario (cielo: 1, vegetación: 0) y se calculó la superficie relativa sin cobertura de dosel (Korhonen et al., 2006). Cada fotografía fue tomada a una altura de 1,5 m usando la misma cámara (Canon SX110) y configuración de captura. Se integró la cobertura de claros discreta indicada anteriormente con estos datos para interpolar una cobertura espacial continua de la apertura de dosel en cada Parche.

En el caso del sotobosque, en un radio de un 1 m se estimó visualmente la cobertura relativa de cada elemento que cubría el suelo bajo una altura de 1,5 m (hierbas, arbustos, hojarasca, etc.) en puntos distribuidos de forma estratificada en los Parches (Parche 1: 80 puntos de muestreo, Parche 2: 77 puntos). Luego se generaron coberturas interpoladas de los principales elementos del sotobosque para cada Parche.

El grosor de la capa de hojarasca se midió con una regla métrica metálica en puntos distribuidos de forma aleatoria en los Parches (Parche 1: 298 puntos de muestreo, Parche 2: 219 puntos). La topografía local se midió a partir de la diferencia relativa de altura del terreno entre dos puntos, utilizando un distanciómetro laser con sensor de pendiente LEICA D3, esto se midió en puntos distribuidos en forma estratificada al detectar cambios en el relieve (Parche 1: 98 puntos, Parche 2: 31 puntos). Al igual que en los casos anteriores se generaron las respectivas coberturas interpoladas para la capa de hojarasca, pero en el caso de la topografía se extrajo la pendiente local para cada Parche (a esta escala los efectos de la variación de la altitud es despreciable para tener efectos *per se* sobre los organismos).

La ubicación del borde se delimitó usando la misma metodología para la vegetación, generando puntos de localización en el sistema espacial de referencia, mientras que en caso del corredor se determinó la ubicación respecto a cada Parche. Con la ubicación del borde se generó una cartografía de distancia relativa al borde y otra de distancia al corredor para cada Parche.

Cálculo de coordenadas espaciales

Como se mencionó anteriormente, para obtener la posición de los objetos al interior del bosque, se debió crear en campo un sistema de referencia local. En el caso de árboles y trampas de semillas se midió una distancia y un azimut a un punto de referencia de coordenadas conocidas con una huincha métrica y una brújula de precisión respectivamente. Mientras que en el caso de reclutas y variables del ambiente se midió las distancias a dos puntos de referencia conocidos mediante un distanciómetro láser (LEICA D3). Para transformar estas medidas de campo a coordenadas cartesianas, se utilizaron sistemas geométricos, de un triángulo rectángulo en el primer caso y el de intersección de dos circunferencias en el segundo. En el Apéndice I se entrega detalle del procedimiento que se abordó para tal transformación.

Análisis

Patrón espacial de la lluvia de semillas

Para la estadística exploratoria de los datos de lluvia de semillas, se realizó un desagrupamiento espacial de los datos con el método de las celdas, debido a que el muestreo de lluvia de semillas fue de densidad variable. Este método de tratamiento de los datos se recomienda cuando existe un muestro con distribución espacial no uniforme, en este caso se usaron celdas de 5 x 5 m (Richmond, 2002; Emery y Ortiz, 2007).

Para caracterizar el patrón espacial de la lluvia de semillas se calcularon variogramas experimentales $\hat{\gamma}(h)$. Este método es usado para evaluar la dependencia espacial de un fenómeno, en este caso se basa en la varianza de la lluvia de semillas observada entre los puntos de muestreo (análisis de segundo orden) de acuerdo a la distancia (h) entre éstos en un espacio bi-dimensional (Rossi et al., 1992; Fortin y Dale, 2005). En otras palabras, evalúa el grado de similaridad entre los valores de lluvia de semillas en función de su distancia. Debido a que el set de datos presentaba una distribución asimétrica, para el cálculo de los variogramas se realizó una transformación uniforme por rangos, (Rossi et al., 1992; Wu et al., 2006). Se calcularon variogramas omnidireccionales, lo que significa independiente de la dirección, con un “lag” de 4 m. Para visualizar potenciales efectos direccionales, se generaron mapas variográficos para cada Parche. Todos los cálculos variográficos se realizaron en el programa *R* con el paquete geostadístico *gstat* (Pebesma, 2004; Bivand et al., 2008; R, 2010).

Debido a que no se encontró una estructura espacial común en ambos Parches, no se prosiguió el procedimiento geostadístico que permite realizar una interpolación de los datos (modelaje de variograma y kriging). En vez de eso, se realizó una interpolación espacial de la lluvia de semillas del tipo Inverso de la Distancia, el cual es independiente de la estructura de los datos. Se generó una grilla de celda 2x2 m, a la que se asignó el valor promedio de la lluvia de semillas sobre la superficie interpolada.

Para evaluar la correlación entre la distancia a los árboles reproductivos y la lluvia de semillas, evaluamos las siguientes medidas en cada celda con grilla de 2x2 m: Distancia al árbol más cercano, Distancia al árbol con Media o Alta Producción más cercano, así como medidas que incorporan la influencia de todos los árboles en el entorno, Distancia Promedio a todos los árboles reproductivos, Distancia Promedio Geométrica a todos los árboles reproductivos, Densidad de árboles muertos, Densidad de árboles vivos, Densidad de árboles reproductivos, Densidad de todos los árboles, Densidad de árboles reproductivos ponderada e Índice de Proximidad. El último corresponde a una adaptación de una métrica utilizada en ecología del paisaje (Bender et al., 2003), en el que se pondera la influencia de cada objeto por su tamaño, dividido por la distancia a la que se encuentra. Tanto en este índice como en la Densidad de árboles reproductivos ponderada, se usó como ponderadores las categorías de producción de frutos relativa, asignando un ponderador de 1 a árboles con Poca producción de frutos, 2 a Media producción y 3 con Gran producción. La correlación de cada una de estas variables con la lluvia de semillas interpolada se evaluó con el índice no-paramétrico de Spearman con $\alpha = 0,05$.

Para evaluar efectos direccionales se aplicó el test de Kuiper de uniformidad para distribuciones circulares ($\alpha = 0,1$). Este test se aplicó para los registros de lluvia de semilla a una distancia superior a 5 m, asignando la dirección (en radianes) respecto al árbol vecino reproductivo más cercano. Esta prueba permitirá determinar si existe alguna dirección preferencial de dispersión (anisotropía), en el caso que ocurra, si corresponde a la dirección del corredor de vegetación. El cálculo se realizó con el paquete *circular* en el programa *R Project* (Lund y Agostinelli, 2007).

Patrón espacial del reclutamiento

Para caracterizar el patrón espacial de la regeneración de *P. lingue* se utilizó la función generalizada de Ripley $L(t)$, un método ampliamente utilizado para el análisis espacial de especies arbóreas (Szwagrzyk, 1992; Barot S et al., 1999; Dale, 1999; Camarero et al., 2005; Salas et al., 2006; Law et al., 2009). Esta función se basa en la varianza de la distancia entre las plantas en el espacio bidimensional, el patrón espacial puede ser descrito como significativamente, agrupado, aleatorio o repulsivo si el valor está sobre, dentro o bajo respectivamente de un intervalo de confianza. A partir del método de Monte Carlo se realizaron 99 simulaciones de distribuciones aleatorias de la misma cantidad de puntos a evaluar, con lo que se obtuvo un intervalo de confianza del 95%. Mediante este método se evaluó la distribución espacial de todas las clases de reclutamiento. Estos cálculos se realizaron con el paquete *spatstat* en el programa *R* (Baddeley y Turner, 2005).

Se calculó una superficie continua de densidad de reclutamiento (todas las clases) a partir de un kernel de 1,5 m de radio. En la misma grilla de 2x2 m utilizada anteriormente se calculó la densidad promedio de reclutas. Se evaluó el grado de correlación entre la densidad de reclutas en cada celda con la cercanía a los árboles reproductivos usando las mismas variables y método descrito para la lluvia de semillas. De la misma forma se evaluaron potenciales efectos direccionales de la distribución circular de todos los reclutas ubicados a más de 5 m de distancia de un árbol reproductivo.

Relación de variables con el reclutamiento

El conjunto de datos levantados en campo permitió contar con tres grupos de variables para el análisis del nicho de reclutamiento: 1) endógenas: lluvia de semillas y distancia a árboles; 2) ambientales: coberturas de vegetación, apertura del dosel, grosor capa de hojarasca, pendiente, coberturas del sotobosque; 3) paisaje: distancia al corredor y al borde.

Con la finalidad de sintetizar las variables respecto a la cobertura en la vegetación, se realizó un contraste en la densidad de reclutas por tipo de cobertura de vegetación a través del test de Kruskal Wallis ($\alpha = 0.05$). En el caso de existir diferencias se aplicó la prueba de Suma de rangos de Wilcoxon-Mann-Whitney ($\alpha = 0.05$) para determinar los tipos de cobertura que presentan tales diferencias.

Para evaluar la influencia relativa de todas las variables medidas en el patrón de reclutamiento de *P. lingue* se realizó un Análisis Factorial del Nicho Ecológico (ENFA) (Hirzel et al., 2002). Es una herramienta de modelización de nicho ambiental de especies con datos espacializados muy utilizada (Sattler et al., 2007; Martínez et al., 2008; Vega et al., 2008; Long et al., 2008; Jones et al., 2010; Loiselle et al., 2010; Durant et al., 2010). En el análisis ENFA se relacionaron los datos de ubicación de los reclutas con las condiciones ambientales y de las otras variables a incluir en donde éstos se encontraban. Este método recombina las variables calculando un número no correlacionado de factores que reflejan los principales gradientes ambientales dentro del área de estudio que determinan la presencia de la regeneración (Hirzel et al., 2002). El primer factor calculado, marginalidad se sitúa entre 0 y 1, valores altos indican que la especie tiene

requerimientos de hábitat que difieren de las condiciones medias disponibles. El conjunto de factores restantes corresponden a grados de especialización en el hábitat, con valores que varían entre 0 e infinito, valores altos indican que la varianza donde se ubica la especie es más estrecha que la existente en el área de estudio. La tolerancia global es lo contrario a la especialización y es un valor de más fácil interpretación: varía entre 0 y 1, una especie con tolerancia cercana a 1 tiene unos requerimientos de hábitat menos estrictos que una especie con tolerancia cercana a 0 (Martínez et al., 2008).

Previo al análisis, se normalizaron los valores de cada variable mediante el método de Box-Cox. Se evaluó en el ENFA un modelo con la presencia de todos los reclutas y otro con sólo los juveniles. Al realizar el ENFA, el coeficiente atribuido para cada variable ambiental en cada factor permite su comparación, un alto valor de una variable en marginalidad refleja que el promedio de presencia de la especie se aleja más de las condiciones medias disponibles en el área de estudio. Variables con coeficientes de valor positivo indican que la especie es más frecuente en valores más altos que la media del área de estudio, mientras que un coeficientes negativo indican lo contrario (Hirzel *et al.* 2002). Por otro lado, la variable con el coeficiente más alto en un factor de especialización corresponde a aquella que es más restrictiva para la presencia de la especie. En este caso, el signo del coeficiente no se toma en cuenta, es arbitrario (Martínez et al., 2008). El cálculo ENFA fue realizado en el programa *Biomapper* v.4 (Hirzel et al., 2002).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el área de estudio, incluyendo el área buffer rastreada, se registró un total de 279 árboles de *P. lingue* adultos, pero sólo el 45,8% de ellos (n=128) estaban vivos. En el Parche 2 se encontraron más de ocho veces la cantidad de individuos encontrada en el Parche 1 (248 y 31 individuos respectivamente), pero un número similar de árboles con

Alta y Media producción de frutos (Cuadro 1). Debiéndose esta gran diferencia a que en el Parche 2 se encontró un mayor número de individuos con Baja Producción y Sin Producción de Frutos y Árboles Muertos, concentrándose en esta última categoría más del 50% de los árboles del Parche 2.

Cuadro 1. Número de árboles *Persea lingue* adultos por categorías de producción de frutos en los Parches de estudio.

	Con producción de frutos					Total
	Alta	Media	Baja	Sin Frutos	Muertos	
Parche 1	14	3	1	5	8	31
Parche 2	13	7	32	53	143	248

Patrón espacial de la lluvia de semillas

En las trampas de semillas fueron capturadas un total de 313 semillas de *P. lingue*, en un rango que fluctuó entre 0 y un máximo de 17 semillas por trampa. En el Parche 1 se alcanzó un promedio de 1,12 semillas/trampa (total: 190 semillas), mientras que en el Parche 2 un promedio de 0,45 semillas/trampa (total: 123 semillas). En ambos Parches la lluvia de semillas registrada tuvo una distribución con fuerte asimetría positiva (*a* en Figura 3), debido a un gran número de ausencias, seguido de registros de sólo una semilla. Se excluyó de este reporte y del análisis posterior algunas trampas que fueron atacadas por roedores o se desactivaron parte del periodo de muestreo (17 trampas).

Al evaluar la estructura espacial de la lluvia de semillas con los variogramas se encontraron patrones contrastantes entre Parches; el variograma en el Parche 1 muestra una estructura espacial con alcance de 45 m. (*b* en Figura 3), siendo máxima la correlación del valor del número de semillas entre trampas más cercanas y que esta correlación se va perdiendo gradualmente con el aumento en la distancia entre puntos de muestreo hasta la distancia alcance (~45m). Por el contrario, en el Parche 2 el variograma muestra un comportamiento tipo efecto pepita, caracterizado por una línea paralela al eje x de distancia (Figura 3), lo que indica que en esta área el valor de la lluvia de semillas es tan distinto a corta como a mayor distancia, lo que es propio de fenómenos aleatorios.

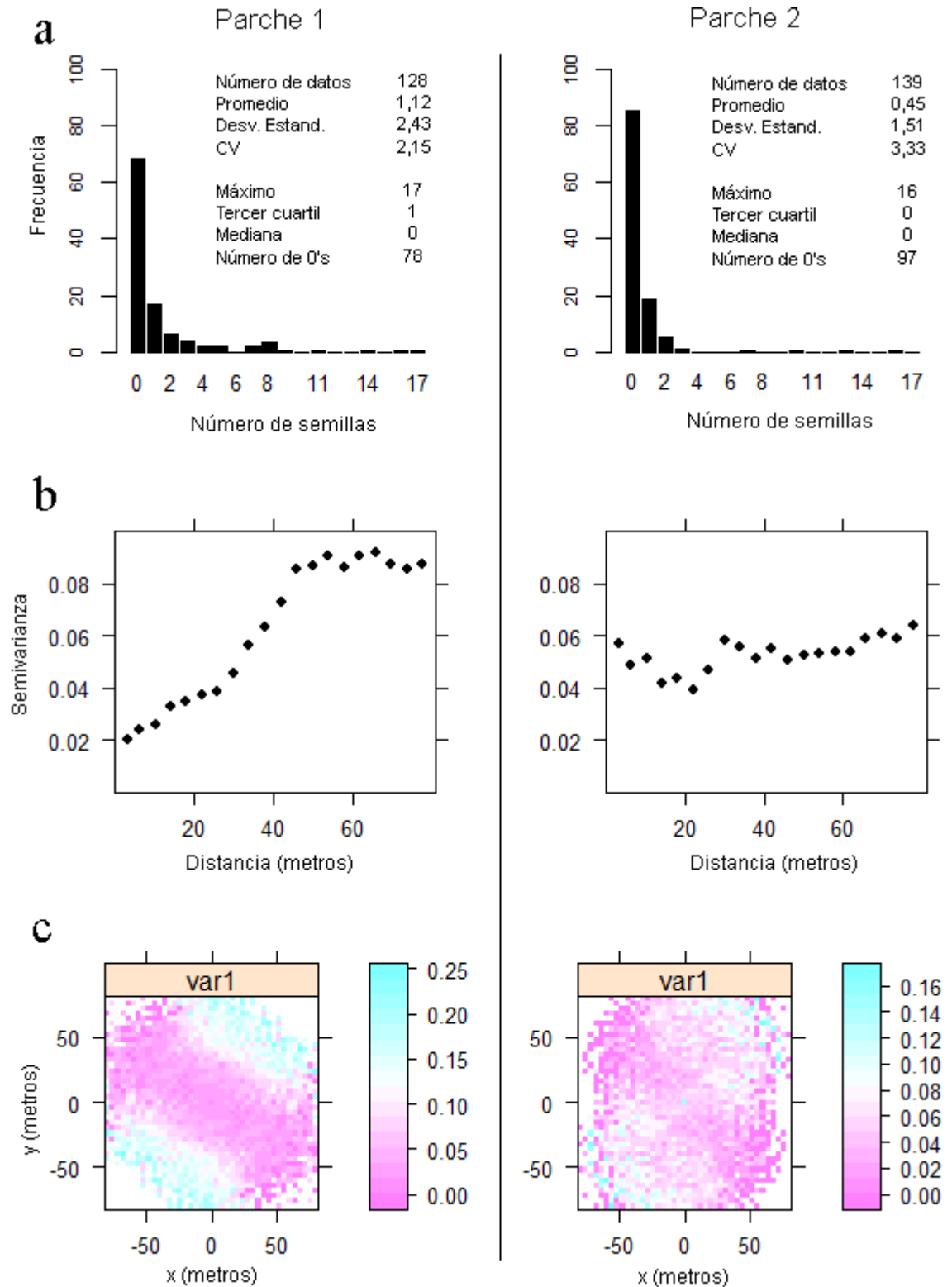


Figura 3. Distribución y estructura espacial del muestreo de lluvia de semillas de *Persea lingue* en los Parches de estudio (Izquierda: Parche 1, Derecha: Parche 2). *a*: Histograma desagrupado de las frecuencias de lluvia de semillas en las trampas de semillas. *b*: Variogramas isotrópicos (independiente de la dirección). *c*: Mapas variográficos.

En los mapas variográficos se visualiza que en el caso del Parche 1 la estructura espacial de la lluvia de semillas posee anisotropía (c en Figura 3), en el eje noroeste existe una menor pendiente en la pérdida de la correlación espacial, respecto al eje opuesto de dirección (noroeste). En el Parche 2, si bien existe cierto grado de anisotropía en similar dirección es mucho más débil.

Al interpolar la cantidad de lluvia de semillas de *P. lingue* registradas en las trampas a la toda la extensión de cada una de las Parches, se encontró un valor total de 113.600 semillas/ha en la Parche 1 y 67.368 semillas/ha en la Parche 2, durante los 40 días de muestreo. En ambos Parches la lluvia de semillas tuvo un patrón espacial muy heterogéneo (Figura 4), con grandes concentraciones de lluvia en algunos puntos y otras áreas que no recibieron semillas; la superficie que no recibió semillas alcanzó el 45% en el Parche 1 y el 37% del Parche 2.

Gran parte de las semillas cayeron próximo a un potencial árbol semillero: la distancia promedio al árbol reproductivo más cercano fue de 4,2 m en el Parche 1 y 2,9 en el Parche 2. La máxima distancia de dispersión registrada desde un punto con registro de semillas a potencial árbol semillero fue de 28,1 m en el Parche 1 y 15,1 en el Parche 2. La densidad máxima de semillas registrada fue de 243 semillas/m² en el Parche 2 y 229 semillas/m² en el Parche 1. Las mayores concentraciones de semillas (mayor al promedio: 27,8 semillas/m²), se registraron a una distancia no mayor a 10 m de un árbol semillero en ambos parches (Figura 4). Estas zonas de alta concentración de lluvia de semillas representan menos del 10% de la superficie de cada Parche, pero concentran el 74,3 % y 45,3 % del total de lluvia de semillas en el Parche 1 y 2 respectivamente. De forma excepcional a lo anterior, en el Parche 1 se registró un área de alta caída de semillas a una distancia de 15 m, ubicado al sur de unos árboles con alta producción de frutos (Figura 4).

Las variables de cercanía a los potenciales árboles semilleros con mejor correlación con la cantidad de lluvia de semillas correspondió al Índice de Proximidad “PROX” en el Parche 1 ($r=0,77$ $p<0,001$) y a la Densidad ponderada de árboles reproductivos “DEN POND” en el caso del Parche 2 ($r=0,57$ $p<0,001$) (Figura 5), siendo inferior la correlación con la distancia al árbol más cercano “NEAR” ($r= 0,48$ y $0,38$ Parche 1 y 2, respectivamente (Cuadro 2). Como se observa en la Figura 4, casi todos los eventos de dispersión ocurrieron a una distancia menor de 10 m al árbol semillero más cercano, concentrándose a esta distancia el 76% de las semillas caídas en el Parche 1 y el 90 % en el Parche 2.

Respecto a la dirección a los árboles semilleros, los eventos de dispersión a una distancia igual o superior a 5 m se distribuyeron de forma uniforme hacia todas las direcciones espaciales (Parche 1, K de Kuiper = 1,03 $p>0,15$ y Parche 2 $K=1,52$ $p>0,15$). De este modo en ambos Parches se descarta una mayor frecuencia de eventos de dispersión hacia la dirección del corredor. Por otro lado, el análisis variográfico muestra una tendencia de mayor continuidad espacial de la lluvia de semillas hacia la dirección del corredor, no obstante este patrón no se observa en el Parche 2 (c en Figura 3).

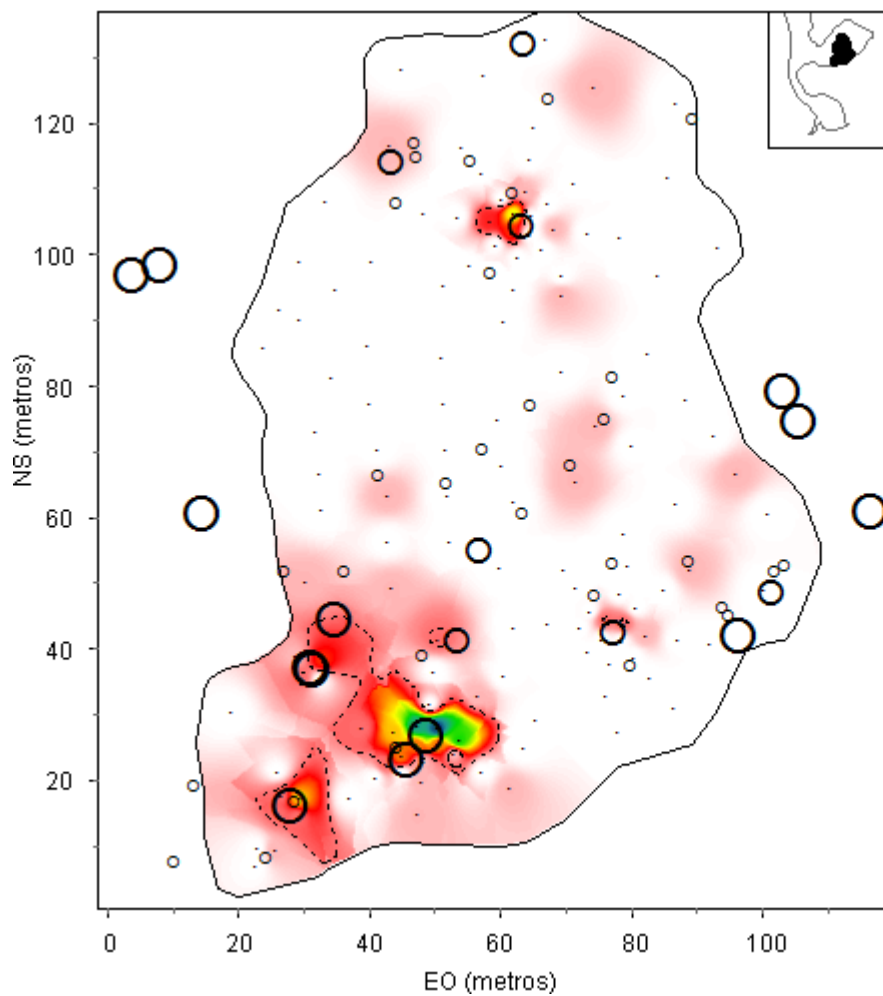
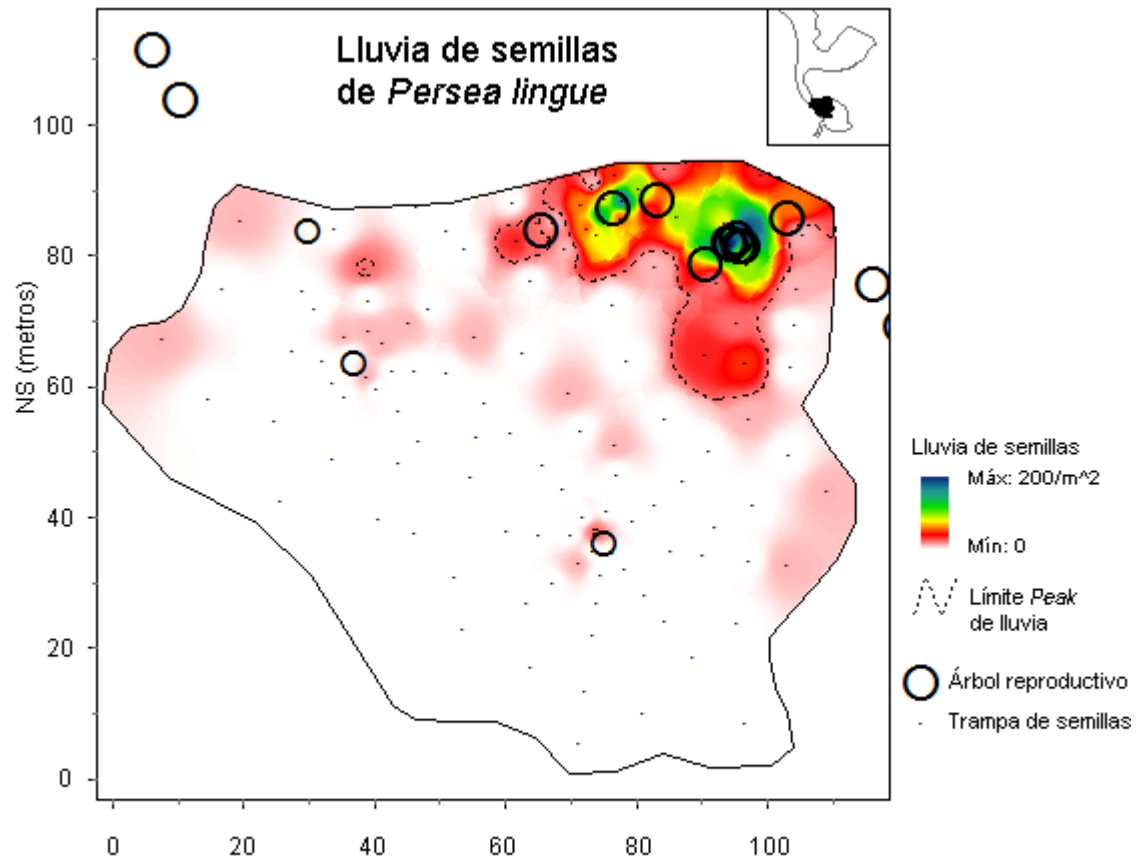


Figura 4. Interpolación de la lluvia de semillas de *P. lingue* en el Parche 1 (arriba) y el Parche 2 (abajo). En los árboles qreproductivos el tamaño del círculo es proporcional a la clase de Producción de frutos. La zona dentro la línea discontinua delimita las zonas *peak* de lluvia de semillas.

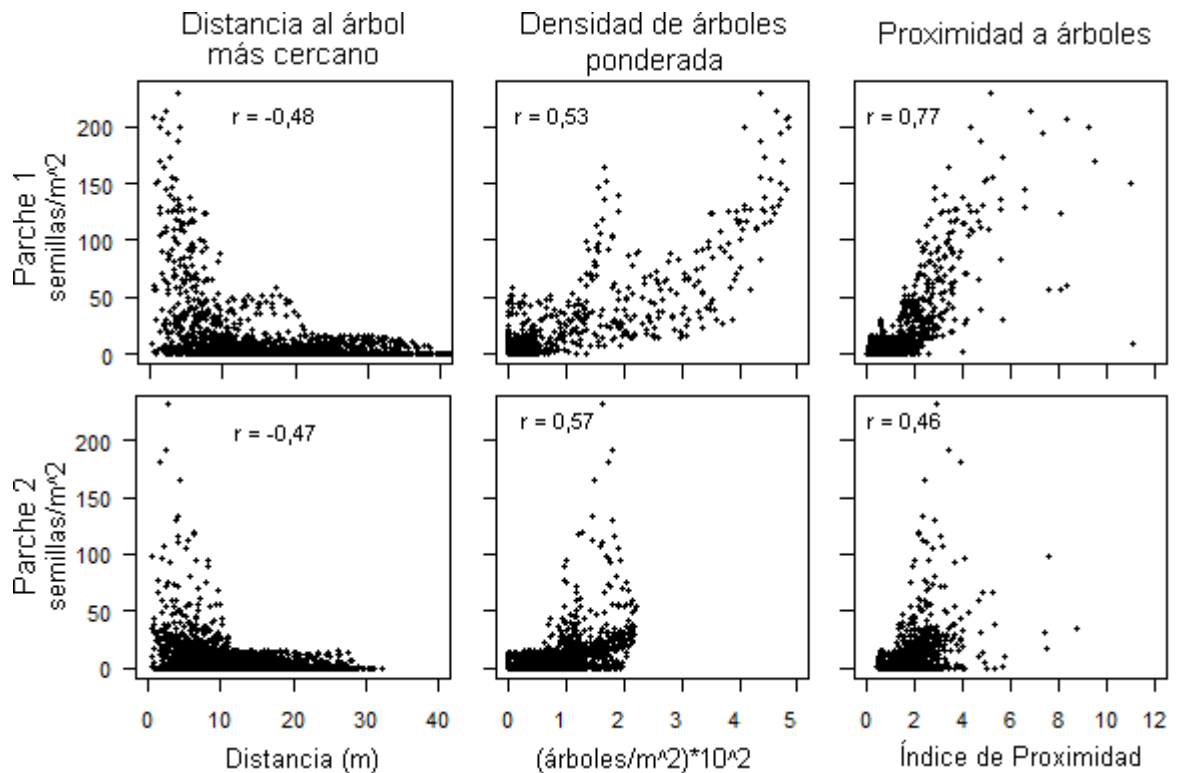


Figura 5. Relación entre la lluvia de semillas de *P. lingue* con variables de cercanía a los potenciales árboles semilleros. Se presentan las tres variables con mayor correlación: Distancia al árbol más cercano (con Media o Gran Producción de frutos), Densidad de árboles reproductivos, y el Índice de Proximidad a los árboles reproductivos. r corresponde al rho de correlación de Spearman, $p < 0.001$.

Cuadro 2. Rho de correlación de Spearman ($p < 0,05$) de las 10 variables de cercanía a árboles, con la lluvia de semillas y densidad de reclutas en ambos Parches de estudio. NEAR: Distancia al árbol reproductivo más cercano, NEAR23: Distancia al árbol más cercano con Media o Gran Producción de Frutos, MD: Distancia Promedio a todos los árboles, GMD: Distancia Promedio Geométrico a todos los árboles, DEN TODOS: Densidad de todos los árboles muertos y vivos, DEN VIVOS: Densidad de árboles vivos, DEN MUERTOS: Densidad de árboles muertos, DEN FRUTOS: Densidad de árboles con frutos, DEN POND: Densidad de árboles con frutos ponderada, PROX: Índice de proximidad.

	Semillas P1	Semillas P2	Reclutas P1	Reclutas P2
NEAR	-0,48	-0,38	0,1	-0,13
NEAR23	-0,48	-0,47	0,1	-0,22
MD	-0,32	-0,42	0,26	-0,1
GMD	-0,34	-0,46	0,24	-0,11
DEN TODOS	0,51	-0,02	0,08	-
DEN VIVOS	0,49	0,03	-	0,04
DEN MUERTOS	0,25	-0,1	0,17	-0,05
DEN FRUTOS	0,55	0,45	-0,18	0,12
DEN POND	0,53	0,57	-0,2	0,15
PROX	0,77	0,46	-0,07	0,15

Patrón espacial del reclutamiento

Se encontró un total de 2005 reclutas, 749 en el Parche 1 y 1256 en el Parche 2, correspondiendo a 985,5 ind/ha y 1460,5 ind/ha respectivamente (Cuadro 3). En ambos Parches la mayor parte de los individuos no superaban los 25 cm, correspondiendo a la categoría plántulas (83% y 90% en el Parche 1 y 2 respectivamente). Se encontraron sólo 3 individuos brinzales (altura > 2 m) en el Parche 1 y ninguno en el Parche 2. Todos los reclutas hallados se desarrollaban directamente sobre el suelo del bosque, con excepción de 25 reclutas (< 2%) que crecían sobre troncos muertos.

Cuadro 3. Número de individuos *P. lingue* por clase de reclutamiento en cada Parche. Entre paréntesis se indica la respectiva densidad de individuos por hectárea.

	Plántulas <25cm	PreJuveniles ≥25 y<45 cm	Juveniles ≥ 45cm	Altura Desconocida	Total
Parche 1	621 (817,1)	76 (100)	32 (42,1)	20	749 (985,5)
Parche 2	1129 (1312,8)	64 (74,4)	32 (37,2)	31	1256 (1460,5)

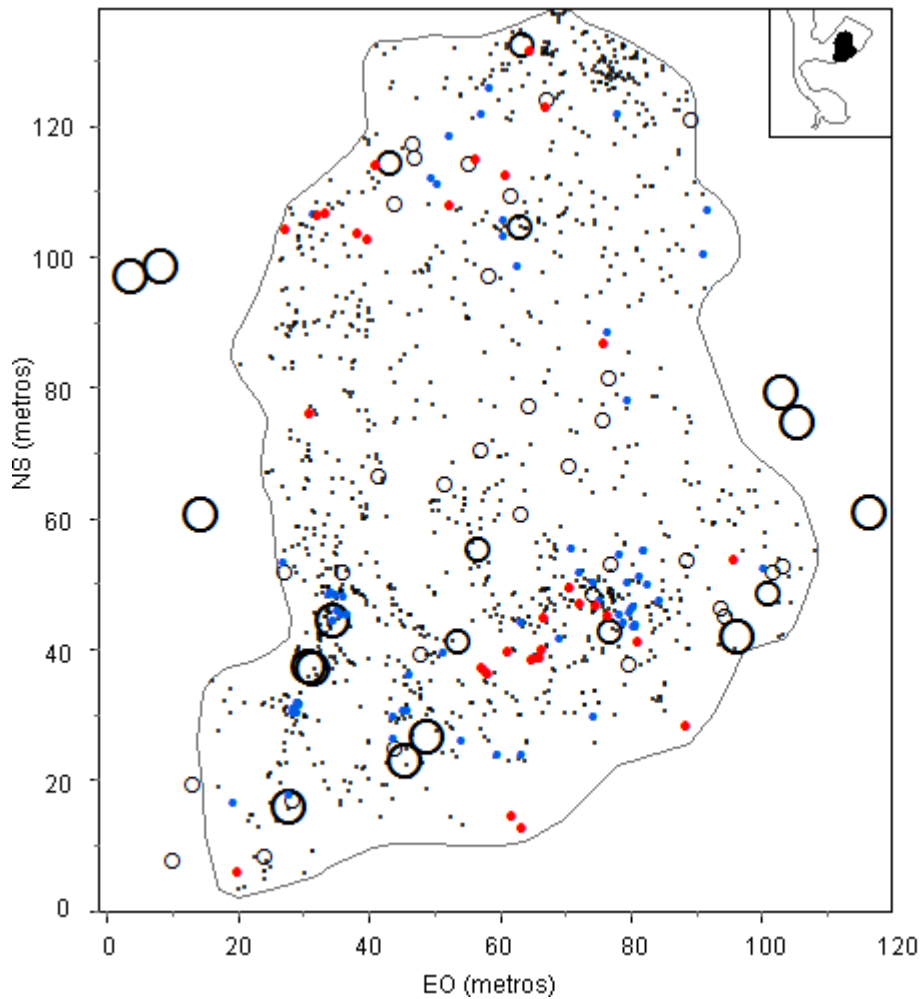
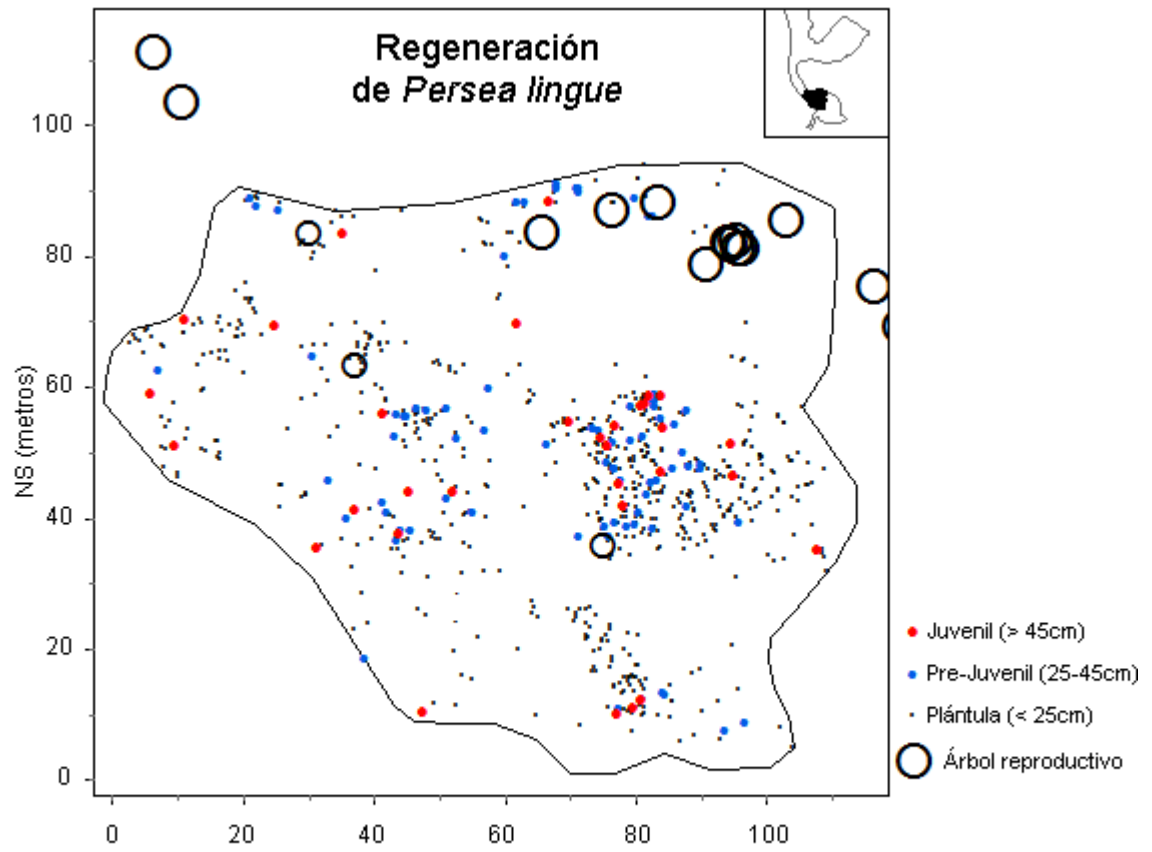


Figura 6. Distribución de la regeneración en Parche 1 (arriba) y Parche 2 (abajo). En los árboles reproductivos el tamaño de la circunferencia es proporcional a la clase tamaño de producción de frutos.

El patrón espacial de la regeneración fue muy heterogéneo en ambos Parches, al igual que lo encontrado para la lluvia de semillas. Se hallaron grandes concentraciones de individuos en algunos puntos y otras áreas de baja densidad de regeneración (Figura 6). La máxima concentración de reclutas (todas las clases) ascendió a 4,76 ind/m² en el Parche 2, y 2,71 ind/m² en el Parche 1. El promedio alcanzó 0,09 ind/m² y 0,14 ind/m² en el Parche 1 y 2 respectivamente. Por otro lado, el área aproximada sin regeneración de *P. lingue* correspondió al 68% de la superficie del Parche 1 y el 52% del Parche 2.

Al evaluar la estructura espacial del reclutamiento, se encontró en ambos Parches que todas las clases de regeneración presentan un alto grado de agrupamiento, tanto a corta como media distancia entre los individuos, siendo mayor esta característica entre plántulas (<25cm) y pre-juveniles (25-45cm), menor en juveniles (>45cm), y mucho más leve en la distribución de árboles adultos la cual tiende a una distribución aleatoria (Figura 7). El patrón espacial de los reclutas de mayor alcance en ambos Parches está compuesto por grupos de 5-10 m de radio. La distancia máxima de un recluta hacia un potencial árbol semillero fue de 40,6 m, siendo el promedio de 17,3 m en el Parche 1 y 7,4 m en el Parche 2.

La mayor densidad de reclutas registrada fue de 5,9 ind/m² en el Parche 1 y 3,6 ind/m² en el Parche 2. Las zonas de máxima densidad de reclutas (mayor al promedio 2 ind/m²) ocurrieron hasta una distancia máxima de 22,67 m del árbol semillero más cercano en el Parche 1 (distancia promedio peak-arbol: 15,6 m), no obstante en el Parche 2 la distancia máxima de una zona de alta densidad de reclutas no superó los 10 m a un árbol semillero (distancia promedio peak-arbol: 4,8 m). Al igual que en la lluvia de semillas, las zonas de máxima densidad de reclutas cubrieron una limitada superficie en cada Parche, pero a diferencia de la lluvia de semillas estas zonas contenían un bajo porcentaje de la población total de reclutas en cada Parche; 2,9% en el Parche 1 y 8,8% en el Parche 2. Lo que indica, que en contraste a la lluvia de semillas (en la que mayor parte de las semillas se concentraba en alta densidad en un área pequeña), la mayor parte de la población de reclutas se encuentra distribuida en baja densidad en toda la extensión de las parcelas (Figura 6).

Se obtuvo muy baja correlación entre la densidad de reclutas con todas las variables de cercanía a los potenciales árboles semilleros (Figura 8). Las variables con mejor correlación a la densidad de reclutas correspondió a la Distancia Promedio a todos los árboles "MD" en el Parche 1 ($r=0,26$ $p<0.001$) y la Distancia al árbol más cercano con Media o Gran Producción de Frutos "NEAR23" en el caso del Parche 2 ($r=0,22$ $p<0.001$), ver Cuadro 2.

Respecto a los árboles semilleros, los reclutas ubicados a una distancia superior a 5 m no se distribuyeron de forma uniforme hacia todas las direcciones espaciales (Parche 1, Kuiper's test = 3,42 $p < 0,01$, $n=689$ y Parche 2 $K=2,92$ $p<0,01$, $n=793$). No obstante, la dirección promedio fue $105,7^{\circ}\pm 51,64^{\circ}$, y $209,31^{\circ}\pm 54,83^{\circ}$ en el Parche 1 y Parche 2 res-

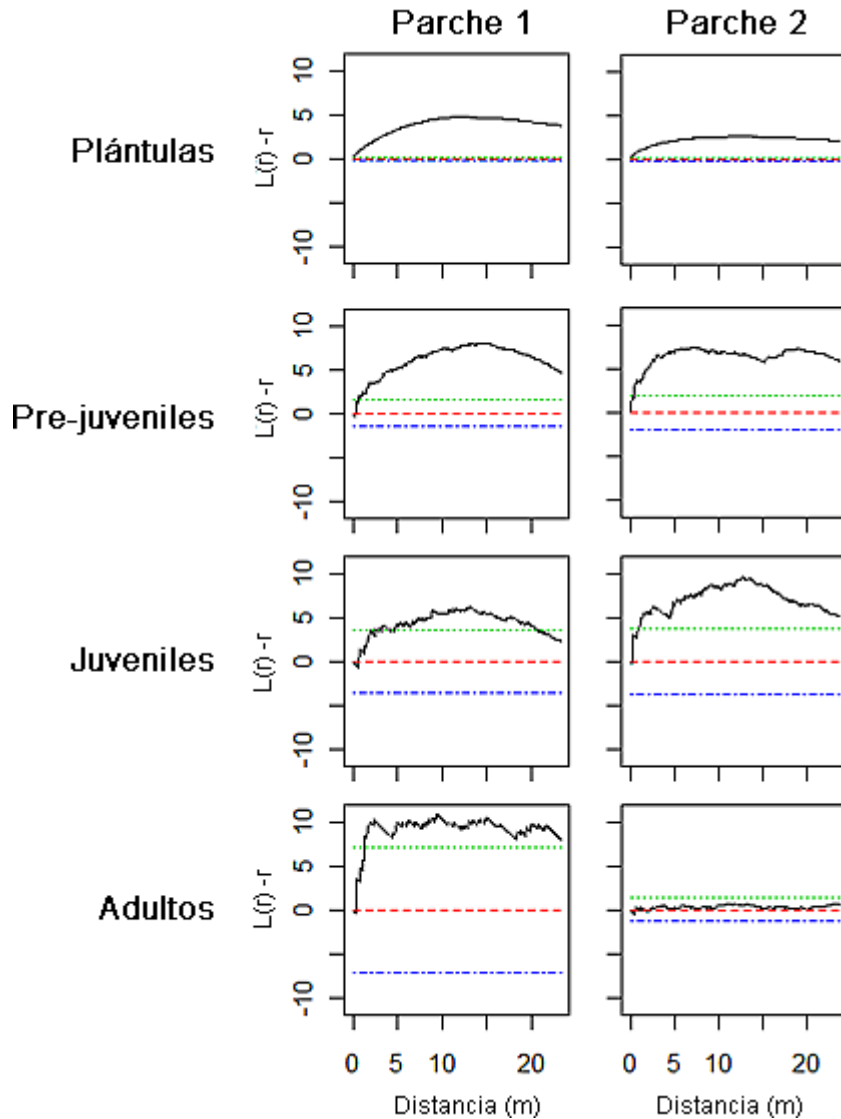


Figura 7. Curvas $L(t)$ de Ripley para cada categoría de regeneración en cada Parche. Las líneas discontinuas corresponden a los límites del intervalo de confianza de distribución aleatoria. Si la curva se ubica sobre el intervalo de confianza corresponde a agrupamiento espacial del conjunto de puntos respectivo.

pectivamente, por lo que se descartaría para ambos Parches una mayor frecuencia de eventos de dispersión hacia la dirección del corredor (225° - 315°).

Relación de variables con el reclutamiento

Se encontraron diferencias significativas en la densidad de reclutas entre tipos de cobertura en el Parche 1 (Kruskal Wallis $H: 29,32$ $p < 0.001$), siendo no significativa las diferencias para el Parche 2 (Kruskal Wallis $H: 2,9$ $p = 0.41$). En el Parche 1, existió una mayor densidad de reclutas en la cobertura zonal (“Caducifolio”) y en las áreas con Colihue muerto, seguido del Bosque de Mirtáceas, no existiendo diferencias significati-

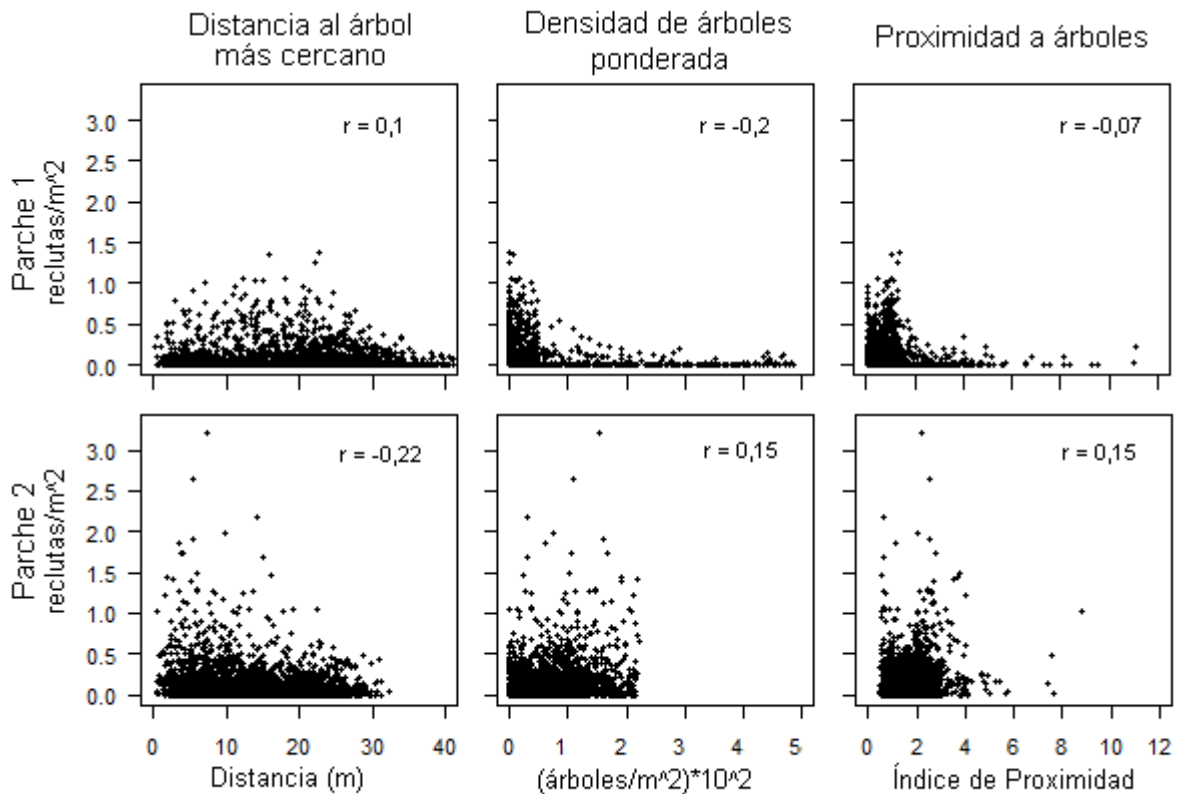


Figura 8. Relación entre la densidad de reclutas de *P. lingue* con variables de cercanía a los potenciales árboles semilleros. Se presentan las mismas tres variables presentadas en la Figura 5 para lluvia de semillas: Distancia al árbol más cercano (con Media o Gran Producción de frutos), Densidad de árboles reproductivos, y el Índice de Proximidad a los árboles reproductivos. r corresponde al rho de correlación de Spearman, $p < 0.001$.

vas entre estas tres coberturas. Por otro lado, la densidad de reclutas fue muy baja en las zonas cubiertas por Ciperáceas, Quila, Agua y Claro (Figura 9). Debido a este resultado, se excluyó para el análisis posterior las coberturas Agua y Ciperáceas, dejando sólo la Quila como una variable espacial binaria (las otras coberturas con mayor densidad de reclutas, se incluyen implícitamente en estas variables ya que corresponden en el valor opuesto 0).

Se registro una gran riqueza de elementos del sotobosque y suelo, la cual fue organizada en las siguientes 7 variables: 1) Hojarasca; 2) Arbustos, en los que se encontraban (de mayor a menor frecuencia) *Rhaphithamnus spinosus*, *Luma apiculata*, *Rubus ulmifolius*, *Aristotelia chilensis*, *Rhamnus diffusus*, *Caldcluvia paniculata*, *Berberis darwinii*, *Amomyrtus luma*, *Lomatia dentata*, *Ribes magellanicus*, *Fuchsia magellanica*, *Azara lanceolata*, *Lomatia ferruginea* y *Tristerix corymbosus*; 3) Hierbas, entre las que se encontró *Nertera granadensis*, *Greigia serratifolia*, *Blechnum hastatum*, *Uncinia sp.*, Musgo, Pasto y Ciperáceas; 4) Trepadoras, entre las que se encontraron *Luzuriaga radicans*, *Elitropus chilensis*, *Hidrangea serratifolia*, *Campsidium valdivianum*, *Cissus striata* y *Mitraria coccinea*; 5) Regeneración arbórea; 6) Regeneración de *Chusquea sp.*;

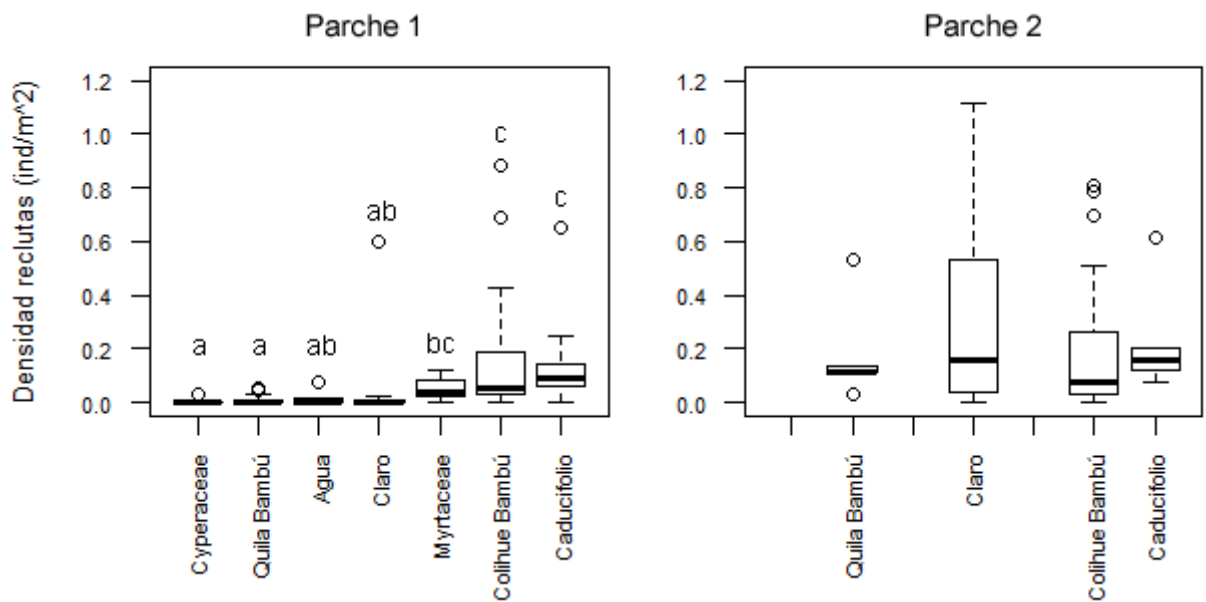


Figura 9. Densidad de reclutas por tipo de cobertura en el bosque en cada Parche. En el Parche 1 las letras sobre las cajas indican diferencias significativas entre los tipos de cobertura. En el Parche 2 no fueron encontradas diferencias significativas.

7) Detritus leñoso grueso. Se excluyeron los valores de varas de colihue y agua porque son redundantes a las coberturas previamente presentadas.

En el Cuadro 4 se presentan todas las variables del ambiente medidas (entre las que se incluyen las coberturas y las variables interpoladas del sotobosque), en conjunto con las variables de proximidad a árboles de la especie, lluvia de semillas y la distancia al corredor y borde de los parche. Estas variables corresponden a las integradas al análisis ENFA. Para cada variable se contrastan los rangos y promedios de las condiciones disponibles en los Parches comparadas con las que ocuparon los reclutas de *P. lingue* para cada variable.

El ENFA reveló una baja a media marginalidad global para todas las clases de reclutas de *P. lingue* (0,52 Parche 1 y 0,23 Parche 2) lo que indica que las condiciones donde se encuentran los reclutas no poseen una gran desviación de las condiciones promedio en los Parches. Por otro lado, la distribución de juveniles presentó equivalente grado de marginalidad global (0,52 Parche 1 y 0,53 en Parche 2). Tanto para los reclutas (todas las clases de altura) como para sólo la clase de juveniles, las variables más influyentes en marginalidad en el Parche 1 no coincidieron con las del Parche 2, lo que se puede deber a que el grado de marginalidad global no es muy alto. Con excepción a lo anterior, la cobertura de detritus leñoso para los reclutas y la distancia al borde en los juveniles fueron variables de marginalidad comunes en ambos Parches, aunque ambas de mediana influencia respecto a otras variables (Cuadro 5). Al incluir la densidad de plántulas y prejuveniles como variable predictiva para la distribución de juveniles, existió una correlación positiva con alta contribución a la marginalidad de los juveniles en ambos Parches (0,79 Parche 1 y 0,31 Parche 2).

Cuadro 4. Variables ingresadas al análisis ENFA. Ordenadas por el tipo de variable, endógenas, paisaje y ambientales. Se entrega el rango (valores min-máx) por variable que se presentó en los Parches y el rango ocupado por los reclutas en cada Parche. Entre paréntesis se indica el promedio de la variable que se presentó en cada Parche y el rango ocupado por los reclutas. En el caso de la superficie de Quila, se entrega la densidad de reclutas observada. P1 corresponde al Parche 1 y P2 al Parche 2.

Variables	Parcelas		Reclutas	
	P1	P2	P1	P2
<i>Endógenas</i>				
D. pond. árboles reproductivos (ind/ m ²)	0 – 0,048 (0,004)	0 – 0,022 (0,007)	0 – 0,047 (0,002)	0 – 0,022 (0,008)
Densidad árboles reproductivos (ind/ m ²)	0 – 0,02 (0,002)	0 – 0,01 (0,005)	0 – 0,02 (0,0008)	0 – 0,01 (0,005)
Densidad árboles muertos(ind/ m ²)	0 – 0,01 (0,0009)	0 – 0,04 (0,01)	0 – 0,01 (0)	0 – 0,04 (0,01)
Lluvia de semillas (semillas/m ²)	0 – 916,4 (44,7)	0 – 927,9 (26,7)	0 – 851,9 (22,1)	0 – 927,9 (40,7)
<i>Paisaje</i>				
Distancia al corredor (m)	0 – 119,4 (61,7)	61,2 – 147,7 (101,7)	2,6 – 119,4 (64,9)	61,4 – 147,5 (99,7)
Distancia al borde (m)	0 – 53,9 (22,1)	0,1 – 77,3 (40,3)	0,1 – 52,5 (30)	0,7 – 76,4 (40)
<i>Ambientales</i>				
Apertura del dosel (%)	0 – 100 (25,7)	0 – 100 (27,9)	0 – 99,5 (22,6)	0 – 100 (31,8)
Grosor capa hojarasca (cm)	1,2 – 24,6 (5,2)	1 – 11,6 (5,6)	1,65 – 24,6 (5)	1 – 10,8 (5,7)
Pendiente (%)	0,9 – 40,1 (11,2)	0 – 8,7 (1,3)	1,5 – 35,9 (11,3)	0,02 – 8,3 (1,6)
Cobertura Sotobosque				
Hojarasca (%)	1 – 100 (36)	0 – 84,7 (33)	0 – 96,9 (40,5)	0 – 84,7 (33,7)
Arbustos (%)	0 – 73 (7,1)	0 – 84,2 (17,2)	0 – 36,2 (5,8)	0 – 56,3 (13,4)
Hierbas (%)	0 – 59,3 (6,7)	0 – 54,2 (10)	0 – 59,3 (10,2)	0 – 54,2 (9,4)
Trepadoras (%)	0 – 76 (2,7)	0 – 34,5 (2)	0 – 24,1 (2,4)	0 – 34,5 (2)
Regeneración arbórea (%)	0 – 29,9 (2,9)	0 – 37,7 (3,9)	0 – 29,9 (3,7)	0 – 37,7 (3,4)
Regeneración de Chusquea (%)	0 – 48,8 (1,9)	0 – 59,8 (12)	0 – 48,7 (5,2)	0 – 59,8 (14)
Detritus leñoso grueso (%)	0 – 46,3 (4)	0 – 58 (4,7)	0 – 24,1 (2,2)	0 – 58 (3,8)
Superficie (m ²)				
	P1	P2	P1	P2
Quila	1402,38	564,59	0,01	0,19

Cuadro 5. Contribución de las variables más influyentes a la marginalidad en la distribución de toda la población de reclutas y sólo juveniles de *P. lingue* para ambos parcelas. Los coeficientes en Marginalidad fluctúan entre 0 y 1, siendo 1 la máxima desviación del promedio disponible en el área de estudio. En paréntesis se indica el valor de Marginalidad global. Se destaca en gris aquellas variables que en ambos Parches tuvieron alta influencia. Mayor detalle en Apéndice II.

Variable	Parche 1		Parche 2	
	Reclutas todos (0,52)	Juveniles (0,52)	Reclutas todos (0,23)	Juveniles (0,53)
Densidad árboles frutos	0,21	0,32	0,34	0,10
Lluvia de semillas	0,12	0,02	0,38	0,19
Apertura del Dosel	0,02	0,04	0,21	0,46
Capa Hojarasca	0,03	0,08	0,24	0,44
Quila	0,43	0,31	0,26	0,22
Cob. arbustos	0,16	0,06	0,62	0,12
Cob. Hierbas	0,34	0,75	0,13	0,24
Cob. Regeneración arbórea	0,14	0,04	0,20	0,31
Cob. Reg. <i>Chusquea sp</i>	0,52	0,17	0,24	0,44
Cob. Detritus leñoso	0,28	0,32	0,29	0,10
Distancia al borde	0,50	0,32	0,03	0,35
Dens. Plántulas-prejuvenil	-	0,79	-	0,31

Existió una alta tolerancia global en el nicho de los reclutas (0,79 en el Parche 1 y 0,94 en el Parche 2), lo que indica que existe una alta tolerancia de la regeneración a las variables evaluadas, es decir un nicho poco estricto (esto sin incluir las áreas con agua y ciperáceas). En el grado especialización se hallaron más similitudes entre los Parches en las variables de mayor especialización: en el caso de todas las clases de reclutas, las variables comunes de mayor especialización fueron la distancia al borde, la cobertura de arbustos, lluvia de semillas y cobertura de hierbas, lo que indica que existe una menor tolerancia a los valores extremos de esas variables, no obstante su importancia relativa es baja dado un grado global muy alto de tolerancia. En el caso de los juveniles presentaron una tolerancia global más baja (0,56 Parche 1 y 0,55 Parche 2), siendo las variables con mayor especialización (menor tolerancia) la cobertura de arbustos, distancia al borde, la quila y la cobertura de hierbas (Cuadro 6).

Existió baja contribución a la explicación de la varianza de los reclutas de las siguientes variables: pendiente, cobertura de trepadoras, cobertura de hojarasca, distancia al corredor.

La lluvia de semillas tuvo un efecto positivo en el Parche 2, mientras un efecto negativo y de baja contribución a la marginalidad en el Parche 1. Esto ocurrió posiblemente a que la zona con mayor intensidad de caída de semillas del Parche 1 coincidió con una zona de mala calidad cerca del borde y cubierta por Quila.

La apertura del dosel sólo tuvo alta influencia en el caso de la distribución de juveniles del Parche 2. Las diferencias entre parcelas se deben a que en el Parche 1 los mayores claros estaban dominados por Ciperáceas, lo que probablemente ocultó el efecto de los claros en este Parche. La densidad de reclutas dentro de claros si bien fue mayor en el Parche 2, no difirió de forma significativa a la zona bajo dosel (Figura 9). No obstante, aparentemente el efecto de los claros es dependiente de otras variables, en el Parche 2 se observa claramente un efecto de los claros en la densidad de reclutas sólo en interacción con la cercanía a los árboles semilleros, sin embargo el efecto de esta interacción no se observa en las zonas bajo dosel (Figura 10).

Cuadro 6. Contribución de las variables más influyentes a la especialización global en la distribución de toda la población reclutas y sólo juveniles de *P. lingue* para ambos Parches. Los coeficientes en Especialización fluctúan entre 0 e infinito, a mayor especialización más estrecho es el rango en el que ocurre la especie. En paréntesis se indica el valor de Tolerancia global (1/Especialización). Se destaca en gris aquellas variables que en ambos Parches tuvieron alta influencia. Mayor detalle en Apéndice II.

Variable	Parche 1		Parche 2	
	Reclutas todos (0,79)	Juveniles (0,56)	Reclutas todos (0,94)	Juveniles (0,55)
Densidad árboles frutos	6.69	14.28	3.03	7.51
Lluvia de semillas	3.25	6.36	3.57	5.57
Apertura del Dosel	2.86	5.75	2.41	8.54
Capa Hojarasca	3.12	5.62	2.20	11.73
Quila	5.49	8.96	2.22	9.76
Cob. arbustos	3.46	10.62	3.59	13.21
Cob. Hierbas	3.21	10.56	3.31	8.62
Cob. Regeneración arbórea	3.69	6.06	2.47	5.74
Cob. Reg. <i>Chusquea sp</i>	2.31	4.96	2.93	7.95
Cob. Detritus leñoso	3.83	8.65	3.05	7.43
Distancia al borde	5.19	9.56	3.56	11.51
Dens. Plántulas-prejuvenil		8.15		8.08

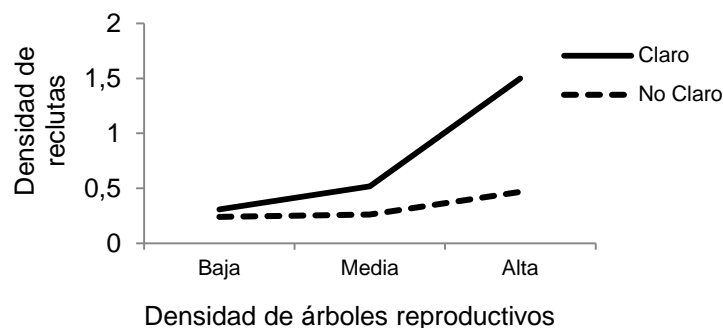


Figura 10. Densidad de reclutas en claros de bosque (>80% de apertura de dosel) y fuera de éstos (<80% de apertura de dosel) en función de la Densidad de árboles reproductivos, datos del Parche 2.

Discusión

Los patrones encontrados dan cuenta de una limitada dispersión de semillas de *P. lingue*, cayendo entre un 75% y 90% de las semillas a no más de 10 m de los árboles semilleros. Este patrón de dispersión es muy similar a lo hallado para *Aextoxicon punctatum*, en el bosque de Fray Jorge (Núñez-Ávila et al. 2010), árbol que cohabita con *P. lingue* y es dispersado por regurgitación por las mismas especies de aves. Esta limitada dispersión también coincide con lo hallado para otras Lauraceae de Centroamérica y Asia, en las que en promedio el 80% de sus semillas cae a una distancia menor a 10 m (pero hasta 25 m para una especie en Centroamérica) (Wenny, 2000a; b; Wu y Wang, 2001; Sri-Ngernyuang et al., 2007). Las plantas dispersadas por regurgitación tienden a tener una dispersión más limitada en distancia que aquellas dispersadas por defecación (Cousens et al., 2008), ya que el paso por todo un tracto digestivo requiere más tiempo y con eso existe mayor probabilidad que los animales alcancen mayores distancias de desplazamiento al momento de depositar las semillas. La limitada dispersión del pool de semillas de *P. lingue* se compondría entonces de dos fuentes: 1) Caída por gravedad, estos árboles producen una cantidad de frutos muy superior al nivel de saciado de los dispersores, por lo que una gran cantidad de semillas sin ser despulpadas caen por gravedad bajo la copa; 2) Conducta de las especies dispersoras, en este caso las aves que dispersan *P. lingue* depositan mayor parte de las semillas a corta distancia (≤ 10 m) y sólo una pequeña proporción de semillas son dispersadas a media y largas distancias.

Existen evidencias que indican que este patrón de dispersión puede variar por la diferente conducta de las especies dispersoras, Wenny (2000b) en Costa Rica encontró que entre las cinco principales aves dispersoras de la Lauraceae *Ocotea endresiana*, una de ellas (Cotingidae) era responsable de frecuente dispersión a distancias entre 40-65 m de los árboles reproductivos, mientras que el resto de aves (entre ellas un *Turdus*) dispersaba la mayoría de semillas a no más de 10 m. Un resultado similar registra Jordano et al. (2007) en la dispersión del árbol *Prunus mahaleb*; los mamíferos dispersaban semillas a una distancia promedio de 500 m de la planta madre, mientras que la mayoría de semillas dispersadas por aves pequeñas no alcanzaba más de 50 m de distancia. Las aves que no dispersan a gran distancia las semillas lo hacen porque luego de comer frutos permanecen en el árbol o bien regresan a éstos para continuar alimentándose, regurgitando así mayor parte de las semillas bajo el mismo árbol o muy cerca (Wheelwright, 1991; Wenny, 2000a). Este debe ser el caso de la conducta de *T. falcklandii*, más acentuado aún, debido a que el tiempo de demora de la regurgitación entre 7-10 min (luego del consumo del fruto de *P. lingue*) es breve comparado a otras semillas de tamaño similar entre 15-30 min (Wheelwright, 1991; Gho, 2010).

El reclutamiento si bien también tuvo un patrón espacial heterogéneo, no estuvo limitado a la zona que recibió mayor cantidad de semillas, existiendo muy débil correlación entre la densidad de reclutas con la distancia y densidad de los árboles reproductivos. Gran parte de la población de reclutas se extendía en bajas densidades en todo el rango de la superficie estudiada.

La discordancia hallada entre los patrones de lluvia de semillas y reclutamiento se puede deber a: 1) En temporadas anteriores, el patrón de lluvia de semillas alcanzó mayor distancia promedio, esto ya que el reclutamiento evaluado es el resultado de eventos de

dispersión de semillas en temporadas anteriores, cada una afectada por condiciones del año en particular. Este efecto tiene menor probabilidad de ser la causa, ya que el principal dispersor *T. falcklandii* es un generalista de hábitat y una de las aves más abundantes en todo el rango de distribución de *P. lingue*. Sus poblaciones varían poco entre años, no obstante su ocupación del bosque tiene un fuerte patrón estacional, siendo máxima la densidad de *T. falcklandii* en el bosque durante el verano y decayendo durante el otoño (Orellana, 2010). Por lo tanto, si la temporada de fructificación de *P. lingue* comienza más temprano que un año promedio, podría existir mayor dispersión de sus semillas ya que coincidiría con la etapa en que hay mayor densidad de *T. falcklandii* en el bosque. No obstante, es posible descartar como causa las variaciones interanuales de la producción de frutos ya que probablemente sólo afectarían la cantidad de semillas depositadas por gravedad. 2) Una mayor supervivencia de las semillas a distancias mayores de 10 m., es decir aquellas de la cola de la curva de dispersión, en congruencia con la teoría del escape de Janzen-Connell (1970-1971). A pesar de la gran cantidad de semillas depositadas a corta distancia de los árboles reproductivos, esto no se tradujo en un mayor número de reclutas, de hecho muchas zonas junto a los árboles semilleros, no poseían reclutas o bien estaban presentes en densidades bajo el promedio (Figura 6). Por otro lado, las zonas de máxima concentración de reclutas no se hallaban inmediatamente bajo las copas de los árboles (distancia promedio 4,5-15,2 m). Por lo tanto, esta discordancia entre el patrón de lluvia de semillas y reclutamiento debe ocurrir por una alta tasa de pérdida de semillas bajo las copas de los árboles semilleros.

La mayoría de los reclutas (83-90%) eran individuos con altura menor a 25 cm, lo cual es indicador de una alta tasa de mortalidad en esta fase. Una alta mortalidad de plántulas ya ha sido documentada por Parada y Lusk (en preparación) en un bosque cercano a Concepción, quienes luego de dos años registraron un 100% de mortalidad para las plántulas de *P. lingue*, así como también para *Peumus boldus*, *Nothofagus obliqua* y *Luma apiculata*. Dado esta baja supervivencia, se puede inferir que *P. lingue* no utiliza una estrategia de regeneración con banco de plántulas.

En las áreas de estudio los brinzales de *P. lingue* fueron muy escasos, sólo hallándose 3 individuos (1,9 ind/ha), una cantidad muy inferior comparado a lo hallado por Veblen et al (1979) en un bosque adulto de valle en Villarrica de 56 ± 36 ind/ha brinzales *P. lingue*, así como Neumann (2002) en un bosque adulto de valle en Panguipulli >179 ind/ha, lo que indica que la especie está reclutando con dificultad en el sitio de estudio, esto a pesar de la presencia de importantes árboles semilleros dentro de los parcelas.

Las zonas con alta densidad de reclutas se ubicaron a menos de 10 metros de árboles semilleros en el Parche 2, coincidiendo con el límite descrito de dispersión de semillas, sin embargo en el Parche 1 se hallaron zonas de alta densidad de reclutamiento a más de 20 m. Estos sitios de mayor acumulación de reclutas tal vez se deben a una mayor sensibilidad a condiciones favorables del hábitat que minimizan las pérdidas de semillas y acumulan reclutas.

El alto grado de agrupamiento espacial de los reclutas coincide con lo hallado por Veblen (1979) para brinzales de *P. lingue*, *A. punctatum* y *E. cordifolia* (> 2 m alto), quien sugiere que este patrón, es favorecido en *P. lingue* a causa de la limitada dispersión de sus grandes semillas. No obstante, en este trabajo se observó agrupamiento espacial tanto a corta como

mayor distancia (>15 m) de los árboles semilleros, por lo tanto esto más bien puede ser efecto de una conducta no aleatoria de los dispersores de semillas (i.e. sitios de percha) o bien de las pérdidas de propágulos (i.e. depredación, no-germinación, ataque patógenos etc.). La alta correlación entre la ubicación de brinzales con zonas de alta densidad de plántulas y juveniles, sugiere que no existen desventajas asociadas a la competencia intraespecífica. Chacón & Muñoz (2007) descubren una baja habilidad competitiva en plántulas de *P. lingue*, las que en cultivos mixtos no interfieren en el crecimiento y desarrollo de plántulas de otras especies, a diferencia de *Peumus boldus* y *Drymis winterii*. En suma, estas evidencias indicarían que los sitios con mayor densidad de reclutas de *P. lingue* no conllevarían desventajas directas producto de la competencia intraespecífica en el desarrollo.

Las zonas de los Parches que se inundan de agua durante el invierno, así como las zonas cubiertas por los pastos Ciperáceas, son coberturas en donde estaba fuertemente restringida la presencia de reclutas. No obstante, en las zonas de bosque pantanoso (Mirtáceas) las densidades de reclutas registradas no difirió de forma significativa respecto al bosque no-pantanoso. De todas formas, en el bosque pantanoso no se registraron *peaks* y en general fue bajo el reclutamiento, por lo tanto en este gradiente de humedad del suelo *P. lingue* regenera con mayor dificultad a mayor saturación de agua.

Excluyendo las áreas inundadas (agua y Ciperáceas), la regeneración de *P. lingue* presenta una gran tolerancia de nicho, registrándose reclutas en el rango completo de casi todas las variables evaluadas. Su gran adaptabilidad al ambiente debe ser causa de su relativo gran tamaño de semilla, característica asociada a una mayor capacidad de soportar estreses ambientales como deficiencias en nutrientes, densa sombra, competencia, desecación y gruesas capas de hojarasca (Burke y Grime, 1996; Kitajima y Fenner, 2000; Leishman et al., 2000). Además, la semitolerancia a la sombra de *P. lingue* permite a sus reclutas explotar todo el gradiente de luz (Donoso, 1993).

En las zonas cubiertas por Quila (*Chusquea* spp) también se registró muy baja presencia de regeneración. Es conocido el efecto de las Bambusaceae en la regeneración, tanto en Chile así como en los bosques tropicales y templados en el mundo; cuando se dan sus condiciones de desarrollo proliferan abundantemente impidiendo o debilitando la regeneración arbórea bajo ellas, debido a efectos simultáneos de intercepción de la luz y de la hojarasca que producen, la que dificulta la germinación y produce un suelo más pobre en nutrientes (Huberman, 1959; Donoso, 1993; Veblen et al., 1996; Larpkern et al., 2011). La Quila (*Chusquea* spp) adulta puede formar un grueso manto de más 6 m de espesor, trepando hasta 20 m por los árboles. Cuando ocurre una apertura del dosel, estas especies reaccionan rápidamente hasta cubrir y apoderarse del sotobosque (Haverbeck, 1983). Si bien en este trabajo las zonas cubiertas por quila adulta registraron reclutamiento casi nulo, es necesario distinguir que cuando *Chusquea* spp trepa los árboles dejando la primera porción del suelo libre sí es posible el desarrollo de incluso alta densidad de regeneración arbórea, lo que fue detectado en el caso del Parche 2. Por otro lado, las zonas con Colihue muerto (*Chusquea culeu*) no tuvieron diferencias significativas en la densidad de reclutas de *P. lingue* observada respecto a zonas sin colihue (en algunos casos encontrando grandes densidades de individuos sobre éstas). Esta diferencia se puede explicar porque se ha descrito que el colihue tiene un efecto inhibitorio de menor intensidad, permitiendo el desarrollo de alguna regeneración de

tolerantes, además cuando muere el bambú libera recursos y permite regeneración de las especies del lugar (Veblen, 1982).

En este trabajo no se encontraron diferencias significativas de la densidad de reclutas entre claros y el dosel continuo en ambos Parches, aunque fue una variable de alta influencia en la marginalidad de nicho sólo en el Parche 2. Esto no coincidiría con trabajos anteriores: en Panguipulli, Neumann (2002), encuentra 6,6 veces más reclutas de *P. lingue* en claros que bajo dosel continuo. Mientras que en Villarrica, Veblen et al (1979) encuentran el mismo número de plántulas bajo dosel y en claros de bosque, sin embargo halla 14 veces más brinzales en los claros que bajo dosel continuo. Sin embargo, cuando se evalúa el efecto de la apertura del dosel en interacción con la densidad de árboles reproductivos de *P. lingue*, se visualizó un efecto de los claros en una mayor densidad de reclutas (Figura 10). Esto además pone en evidencia la limitada capacidad de dispersión de las semillas de *P. lingue*, ya que sólo los claros cercanos a zonas de mayor densidad de árboles reproductivos son colonizados por un gran número de reclutas, existiendo de esta forma dificultad de *P. lingue* de explotar oportunidades favorables. Por otro lado, cuando existen condiciones restrictivas en el suelo o sotobosque del claro, se anula el efecto facilitador de un claro, como el caso del Parche 1 en el que los mayores claros coincidían con zonas cubiertas por ciperáceas, motivo por el que no se detectaron efectos en el análisis. En suma, estos antecedentes señalan que la condición de claro por sí solo no garantiza mayor reclutamiento de *P. lingue*, siendo dependiente su efecto de la interacción con la proximidad a árboles semilleros y las condiciones de hábitat.

En el sotobosque se encontraron factores de alta influencia en el nicho de regeneración de *P. lingue*, lo cual concuerda a lo hallado para otras especies de bosque (Kitajima y Fenner, 2000). Para *P. lingue* en particular, la cobertura de arbustos tendría un efecto negativo, lo que se puede deber a que es un estrato que interfiere la luz, lo que va en dirección opuesta en el gradiente que se ve facilitada su regeneración. El efecto de las hierbas también ha sido documentado para otras plantas y coincide con lo planteado por Neumann (2002), la ausencia de hierbas y otros elementos del sotobosque generalmente es indicador de un dosel muy cerrado mientras que una muy abundante cobertura de hierbas puede producir una mayor resistencia por competencia al establecimiento de regeneración arbórea (Leishman et al., 2000).

La proximidad al corredor no causó efectos en la sombra de semillas de *P. lingue*; no se observó un mayor número total de semillas dispersadas, ni mayores distancias de dispersión hacia esa dirección. Si bien, en un experimento natural a gran escala en Carolina del Sur EEUU, se comprueba que los corredores facilitan la dispersión a mayor distancia de semillas por aves (Tewksbury et al., 2002; Levey et al., 2005), este efecto no puede ser generalizado ampliamente para otras especies y ambientes: en la Mata Atlántica (Brasil) no se encontró incremento de la dispersión de semillas en parches conectados por corredores para plantas zoocóricas (Pivello et al., 2006). En este caso, debido al resultado de limitada dispersión de semillas, es poco probable que existan efectos del corredor en la sombra de semillas, ya que es una escala espacial mayor a la que este proceso en particular opera.

Respecto al efecto del borde, si bien fue una variable que contribuyó explicando la marginalidad y especialización de nicho de plántulas y brinzales en el análisis ENFA, las

tendencias fueron contradictorias entre Parches, con un efecto positivo de la distancia al borde en el Parche 1 y un efecto negativo en el Parche 2. Por lo que, este efecto más bien debe responder a una correlación con otras variables. De existir un efecto de borde sobre el reclutamiento, este se limitaría a las zonas con una distancia no mayor a 6 m del borde, franja en la que no se registraron grandes densidades de reclutas. Sin embargo, fueron detectados algunos brinzales en el borde, por lo que aquellos individuos que logran establecerse en esta zona pueden desarrollarse.

El patrón espacial discordante entre la lluvia de semillas y el reclutamiento indica que el alto y concentrado stock de semillas producido junto a los padres no produce un proporcional número de plántulas en esta zona. Esta discordancia espacial es común en los patrones de regeneración de otras plantas, lo que se debe a un aumento en la probabilidad de supervivencia en función de la distancia a los árboles padres, sumado a efectos de la variabilidad espacial de las pérdidas de propágulos. Esto ha sido documentado para varias especies de árboles y arbustos en Norteamérica, Japón, España (Houle, 1992; Jordano y Herrera, 1995; Akashi, 1997; Rey y Alcantara, 2000; Tomita et al., 2002; Sagnard et al., 2007; Calviño-Cancela y Martín-Herrero, 2009), así como para la especie chilena *Araucaria araucana* (Sanguinetti y Kitzberger, 2009), sin embargo con excepción de (Bustamante y Simonetti, 2000; García y Houle, 2005; García et al., 2005). En el caso de *P. lingue*, la discordancia observada es indicador de: 1) una fuerte pérdida de semillas que ocurre luego de la caída de la semilla al suelo. Lo más probable, es que la pérdida se deba a la depredación de semillas, la que ocurre a una muy alta tasa detectada en ensayos de evaluación (Vásquez & Gho datos no publicados). Además, la capacidad de germinación de las semillas de *P. lingue* es relativamente alta (~70%), pero su energía germinativa muy baja (demora entre 10 a 15 meses alcanzar ese porcentaje de germinación) (Donoso y Escobar, 2006), por lo tanto luego de caer al suelo, estas grandes semillas deben permanecer durante un prolongado periodo en la hojarasca, vulnerables a la depredación. 2). La proporción de semillas que caen por gravedad sin ser despulpadas, no germinan dado que la pulpa es un fuerte inhibidor de la germinación (Donoso y Escobar, 2006), además en este estado son aún más atractivas para los roedores, incrementando además la presión de depredación bajo las copas. 3) Las semillas que son dispersadas a mayor distancia, deben experimentar una exagerada mayor probabilidad de supervivencia dado el alto número de reclutas hallado en todo rango de distancias a pesar de la baja proporción de semillas dispersada a distancias mayores a 10 m. Si el patrón observado es explicado por este mecanismo, entonces coincidiría con la teoría del escape Janzen-Connell (1970-1971).

Una excepción a este patrón ocurre en los claros próximos a los árboles semilleros, en donde se registró mayor reclutamiento cerca de los árboles semilleros (Figura 10). Se ha comprobado de forma exitosa que el tratamiento de las semillas de *P. lingue* a exposición directa a luz del sol acelera su germinación (Gho, 2010). Por lo tanto, una posible explicación a este patrón, es que en los claros la germinación de las semillas es más rápida, estimulada por la luz directa y mayor temperatura, lo que permitiría a una mayor proporción de semillas escapar de la depredación, al permanecer por menos tiempo en el *stock* de semillas del suelo.

CONCLUSIONES

Si bien para plantas dispersadas por animales es posible encontrar patrones espaciales de lluvia de semillas complejos afectados por la conducta del animal (Santamaría et al., 2007; Cousens et al., 2008). Esto no ocurrió en esta evaluación, en el que se encuentra un patrón de lluvia de semillas de *P. lingue* concentrado junto a los árboles semilleros. Sin embargo, la distribución espacial de los reclutas presentó una muy baja correlación con la cercanía a los árboles semilleros. Por lo tanto, no se cumple la hipótesis planteada para el caso de la lluvia de semillas, pero sí para la distribución de reclutas. Esta discordancia se puede explicar en que el pequeño porcentaje de semillas dispersadas a distancias medianas, sería suficiente para colonizar con plántulas toda la extensión de áreas estudiadas, por lo que se puede concluir *P. lingue* tiene una capacidad suficiente de colonización a ese rango de distancia. No obstante, la conducta de las aves dispersoras deja un patrón concentrado con los árboles semilleros ya que probablemente debido al efecto conjunto de que mayor parte de las aves permanecen en el entorno la copa de los árboles luego de alimentarse y el tiempo entre la ingesta y regurgitación de la semilla de *P. lingue* es muy corto.

Respecto a la concordancia espacial entre la lluvia de semillas y reclutamiento de *P. lingue* se comprueba parcialmente la hipótesis planteada; no existió correlación espacial entre estos patrones, sin embargo el hábitat tuvo poca influencia explicando el patrón espacial de los reclutas. Lo último a raíz que el nicho de regeneración tanto para todos los reclutas, como para sólo el segmento de juveniles de *P. lingue* fue poco especializado. Esto se puede explicar a que probablemente exista una escasa probabilidad de supervivencia de los propágulos en el área junto a los árboles reproductivos. Y sobre la poca influencia del hábitat, ya que el gran tamaño de la semilla de *P. lingue* le otorga una tolerancia muy amplia a los distintos estreses ambientales. Resalta la enorme importancia de la interacción de *P. lingue* con sus frugívoros ya que además de permitir la germinación de las semillas (al remover la pulpa) (Donoso y Escobar, 2006), son los responsables de trasladar las semillas a mayor distancia, permitiendo el escape a la gran mortalidad que ocurre bajo las copas de los árboles paternos.

Respecto a potenciales efectos del corredor sobre el patrón de dispersión de semillas o reclutamiento no se cumple la hipótesis planteada, probablemente debido a que la escala y alcance espacial a la que la dispersión de esta especie opera es mucho más acotada.

El estudio de la distribución espacial de plántulas y juveniles suplementa importantes vacíos de información respecto al muestreo de la lluvia de semillas. Es necesario considerar la naturaleza de múltiples etapas del reclutamiento en las plantas. Dado que es común encontrar una baja correlación del patrón de lluvia de semillas con el de reclutamiento, si se aborda sólo la fase de dispersión de semillas de una especie, esta puede dar una imagen equivoca del rumbo de la regeneración.

A pesar del gran número de plantas jóvenes de *P. lingue* que se encuentra en el bosque, mayor parte de éstas no sobreviven. Futuros estudios debieran abordar el proceso de desarrollo de plantas juveniles a árboles adultos, ya que debe ser el proceso que este limitando la regeneración de la población. Por otro lado, dado que la migración a mayor escala es un proceso clave para la recolonización de zonas en donde esta especie fue extirpada, se sugiere evaluar la capacidad de colonización a gran distancia, incluyendo el

potencial efecto de los corredores en los (probablemente muy escasos) eventos de dispersión a larga distancia.

BIBLIOGRAFÍA

- Akashi, N. 1997. Dispersion pattern and mortality of seeds and seedlings of *Fagus crenata* Blume in a cool temperate forest in western Japan. *Ecological Research* 12(2): 159-165.
- Baddeley, A., and R. Turner. 2005. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software* 12(6): 1-42.
- Barot S, Gignoux J, and Menaut JC. 1999. Demography of a savanna palm tree: Predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80(6): 1987-2005.
- Bender, D.J., L. Tischendorf, and L. Fahrig. 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology* 18: 17-39.
- Bivand, R., E.J. Pebesma, and V. Gómez-Rubio. 2008. *Applied Spatial Data Analysis with R*. Springer, New York, USA. 374p.
- Burke, M.J.W., and J.P. Grime. 1996. An Experimental Study of Plant Community Invasibility. *Ecology* 77(3): 776-790.
- Bustamante, R.O., and J.A. Simonetti. 2000. Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. *Plant Ecology* 147: 173-183.
- CONAMA. 2008. Resolución de Clasificación de Especies. Disponible en <http://especies.mma.gob.cl>. Leído el 8 de octubre 2010.
- Calviño-Cancela, M., and J. Martín-Herrero. 2009. Effectiveness of a varied assemblage of seed dispersers of a fleshy-fruited plant. *Ecology* 90(12): 3503-15.
- Camarero, J., E. Gutierrez, M.-J. Fortin, and E. Ribbens. 2005. Spatial patterns of tree recruitment in a relict population of *Pinus uncinata*: forest expansion through stratified diffusion. *Journal of Biogeography* 32(11): 1979-1992.
- Chabrierie, O., and D. Alard. 2005. Comparison of three seed trap types in a chalk grassland: toward a standardised protocol. *Plant Ecology* 176(1): 101-112.
- Chacon, P., and A. Munoz. 2007. Competitive abilities among seedlings of three tree species differing in seed size: A garden experiment using species of Chilean temperate forest. *New Zealand Journal of Botany* 45(4): 593-603.

- Clark, C.J., J.R. Poulsen, B.M. Bolker, E.F. Connor, and V.T. Parker. 2005. Comparative Seed Shadows of Bird-, Monkey-, and Wind-Dispersed Trees. *Ecology* 86(10): 2684-2694.
- Clark, J.S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin, and J. HilleRisLambers. 1999. Seed Dispersal Near and Far: Patterns Across Temperate and Tropical Forests. *Ecology* 80(5): 1475-1494.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. p. 298-312. In Den Boer, P.J., Gradwell, G. (eds.), *Dynamics of populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Cousens, R., C. Dytham, and R. Law. 2008. *Dispersal in Plants*. 221p.
- Crawley, M.J. 2000. Seed Predators and Plant Population Dynamics. p. 167-182. In Fenner, M. (ed.), *Seeds, The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd ed. CABI Publishing. 410p.
- Dale, M. 1999. *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 326p.
- Damschen, E.I., N.M. Haddad, J.L. Orrock, J.J. Tewksbury, and D.J. Levey. 2006. Corridors increase plant species richness at large scales. *Science (New York, N.Y.)* 313(5791): 1284-1286.
- Donoso, C. 1981. *Tipos Forestales de los Bosques Nativos de Chile*. Documento de Trabajo N°38. Investigación y Desarrollo Forestal. (CONAF, PNUD-FAO). 70p.
- Donoso, C. 1989. *Árboles nativos de Chile*. Valdivia, Chile. 116p.
- Donoso, C. 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 484p.
- Donoso, C., and B. Escobar. 2006. *Persea lingue*. p. 501-509. In Donoso, C. (ed.), *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Marisa Cuneo, Valdivia. 678p.
- Donoso, C., and A. Lara. 1996. Utilización de los bosques nativos en Chile: pasado, presente y futuro. p. 363-388. In Armesto, J.J., Villagrán, C., Arroyo, M.T.K. (eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 470p.
- Durant, S.M., M.E. Craft, C. Foley, K. Hampson, A.L. Lobora, M. Msuha, E. Eblate, J. Bukombe, J. McHetto, and N. Pettorelli. 2010. Does size matter? An investigation of habitat use across a carnivore assemblage in the Serengeti, Tanzania. *The Journal of animal ecology* 79(5): 1012-22.
- Emery, X., and J. Ortiz. 2007. Weighted sample variograms as a tool to better assess the spatial variability of soil properties. *Geoderma* 140(1-2): 81-89.

- Fortin, M.-J., and M. Dale. 2005. *Spatial Analysis, A Guide for Ecologists*. Cambridge, UK. 365p.
- Gajardo, R. 1994. *La vegetación natural de Chile, clasificación y distribución geográfica*. Editorial Universitaria, Santiago. 165p.
- García, D., and G. Houle. 2005. Fine-scale spatial patterns of recruitment in red oak (*Quercus rubra*): What matters most, abiotic or biotic factors? *Ecoscience* 12(2): 223-235.
- García, C., P. Jordano, and J. a Godoy. 2007. Contemporary pollen and seed dispersal in a *Prunus mahaleb* population: patterns in distance and direction. *Molecular ecology* 16(9): 1947-1955.
- García, D., J.R. Obeso, and I. Martínez. 2005. Spatial concordance between seed rain and seedling establishment in bird-dispersed trees: does scale matter? *Journal of Ecology* 93(4): 693-704.
- Gho, D. 2010. *Aves y micromamíferos consumidores de frutos de Persea lingue (Lauraceae) en el valle central del sur de Chile*. Tesis Licenciatura en Biología. Universidad Austral de Chile. 57p.
- Godoy, J. a, and P. Jordano. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular ecology* 10(9): 2275-83.
- González, M. 1998. *Persea lingue*. IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. Disponible en www.uicn.org. Leído el 8 de septiembre de 2010.
- Goodwin, B.J. 2003. Is landscape connectivity a dependent or independent variable? *Landscape Ecology* 18(7): 687-699.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52(1): 107-145.
- Haddad, N., and J. Tewksbury. 2006. Impacts of corridors on populations and communities. p. 390-415. In Crooks, K., Sanjayan, M. (eds.), *Connectivity Conservation*. Cambridge University Press, New York. 712p.
- Haverbeck, R. 1983. Estudio de crecimiento, variación morfológica y reacción al corte de coligue (*Chusquea culeou* Desv.) en un bosque de Coigue Tepa-Mañío, en el predio San Pablo de Tregua, Panguipulli. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 124p.
- Hirzel, a. H., J. Hausser, D. Chessel, and N. Perrin. 2002. Ecological-Niche Factor Analysis: How To Compute Habitat-Suitability Maps Without Absence Data? *Ecology* 83(7): 2027-2036.
- Hoffmann, A.E. 1982. *Flora silvestre de Chile, zona araucana*. Fundación Claudio Gay. 257p.

- Houle, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology* 80: 99-108.
- Huberman, M.A. 1959. Bamboo Silviculture. *Unasyuva* 13: 36-43.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Journalist* 104(940): 501-528.
- Jaña, R. 2007. Seed rain of bird-dispersed species in riparian and upland forests in a rural landscape of northern Chiloé island , Chile. Tesis de Magíster en Ciencias Biológicas, con mención en Ecología y Biología Evolutiva. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 56p.
- Jones, C.C., S.A. Acker, and C.B. Halpern. 2010. Combining local- and large-scale models to predict the distributions of invasive plant species. *Ecological Applications* 20(2): 311-326.
- Jordano, P., and C. Herrera. 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* 2(3): 230-237.
- Jordano, P., C. García, J. a Godoy, and J.L. García-Castaño. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(9): 3278-3282.
- Kew-NHML-IUCN. 2010. Plants under pressure – a global assessment. Richmond. UK. 16p.
- Kitajima, K., and M. Fenner. 2000. The Ecology of Seedling Regeneration. p. 331-361. In Fenner, M. (ed.), *Seeds, The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd ed. CABI, New York. 410p.
- Korhonen, L., K.T. Korhonen, M. Rautiainen, and P. Stenberg. 2006. Estimation of Forest Canopy Cover : a Comparison of Field Measurement Techniques. *Silva Fennica* 40(4): 577-588.
- Larpkern, P., S.R. Moe, and O. Totland. 2011. Bamboo dominance reduces tree regeneration in a disturbed tropical forest. *Oecologia* 165(1): 161-168.
- Law, R., J. Illian, D.F.R.P. Burslem, G. Gratzner, C.V.S. Gunatilleke, and I. a. U.N. Gunatilleke. 2009. Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology* 97(4): 616-628.
- Leishman, M.R., I.J. Wright, A.T. Moles, and M. Westoby. 2000. The Evolutionary Ecology of Seed Size. p. 31-57. In Fenner, M. (ed.), *Seeds, The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd ed. CABI, New York, USA. 410p.
- Levey, D.J., B.M. Bolker, J.J. Tewksbury, S. Sargent, and N.M. Haddad. 2005. Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science (New York, N.Y.)* 309(5731): 146-148.

- Levin, S.A., H. Muller-Landau, R. Nathan, and J. Chave. 2003. The Ecology and Evolution of Seed Dispersal: A Theoretical Perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34(1): 575-604.
- Loiselle, B. a., C.H. Graham, J.M. Goerck, and M.C. Ribeiro. 2010. Assessing the impact of deforestation and climate change on the range size and environmental niche of bird species in the Atlantic forests, Brazil. *Journal of Biogeography*: 1288-1301.
- Long, P.R., S. Zefania, R.H. French-Constant, and T. Székely. 2008. Estimating the population size of an endangered shorebird, the Madagascar plover, using a habitat suitability model. *Animal Conservation* 11(2): 118-127.
- Luebert, F., and P. Pliscoff. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria, Santiago. 316p.
- Lund, U., and C. Agostinelli. 2007. circular: Circular Statistics. R package version 0.2-3
- Martínez, A. 1999. Silvicultura práctica en renovales puros y mixtos y bosques remanentes originales del tipo forestal Roble - Raulí - Coigüe. p. 145-175. In Donoso, C., Lara, A. (eds.), *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 421p.
- Martínez, I., A. Escudero, and F. Carreño. 2008. Modelos predictivos de distribución espacialmente explícitos con datos de presencia. p. 411-448. In Maestre, F.T., Escudero, A., Bonet, A. (eds.), *Introducción al Análisis Espacial de Datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones*. DYKINSON. Madrid. 849p.
- Muñoz, M., and M.T. Serra. 2006. Documento de Trabajo. Estado de Conservación de las Plantas de Chile. MNHN-CONAMA.16p.
- Nathan, R., and H. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in ecology & evolution* (Personal edition) 15(7): 278-285.
- Neumann, R. 2002. Análisis de estructura y dinámica de un bosque remanente original de Roble-Laurel-Lingue, en el fundo "San Julian" comuna de Panguipulli, X Región. Tesis de grado. Facultad de Ingeniería Forestal. Universidad Austral de Chile. 103p.
- Núñez-Ávila, M., M. Uriarte, P. Marquet, J. Armesto. 2010. Limitación en la dispersión de semillas de *Aextoxicon punctatum* en el bosque Fray Jorge: integrando herramientas moleculares y modelos matemáticos. Presentado en Reunión Binacional de Ecología. Buenos Aires, Argentina.
- Ojeda, N. 1987. Estudio florístico y vegetacional del bosque de roble-larrel-lingue, en el centro-sur de Chile. Tesis de grado. Escuela de Ingeniería Forestal. Universidad Austral de Chile.122p.
- Oldfield, S. 2008. Choices for tree conservation. *Oryx* 42(02): 159-160.

Oldfield, S., C. Lusty, and A. Mackinven. 1998. *The World List of Threatened Trees*. World Conservation Press. UNEP-WCMC, Cambridge, UK. 650p.

Orellana, J.I. 2010. Relación entre las abundancias de *Turdus falcklandii* y las abundancias de frutos de plantas ornitorcas: implicancias para la dispersión de semillas en bosques templados del sur de Chile. Tesis de Magíster en Ciencias Mención Producción, Manejo y Conservación de Recursos Naturales. Universidad de los Lagos.

Parada, T., and C. Lusk. (en preparación) Patterns of tree seedling mortality in a temperate-mediterranean transition zone forest in Chile.

Pebesma, E.J. 2004. Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers & Geosciences* 30: 683-691.

Pivello, V.R., D. Petenon, F.M.D. Jesus, S.T. Meirelles, M.M. Vidal, R.D.A.S. Alonso, G.A.D.C. Franco, and J.P. Metzger. 2006. Chuva de sementes em fragmentos de Floresta Atlântica (São Paulo, SP, Brasil), sob diferentes situações de conectividade, estrutura florestal e proximidade da borda. *Acta Botanica Brasilica* 20(4): 845-859.

R, Team Development Core. 2010. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en <http://www.R-project.org/>.

Recart, A. 1925. El lingue (*Persea lingue*) y su acción venenosa sobre el ganado. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Agronómicas. Universidad de Chile. 23p.

Rey, P.J., and J.M. Alcantara. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.

Richmond, a. 2002. Two-point declustering for weighting data pairs in experimental variogram calculations. *Computers & Geosciences* 28(2): 231-241.

Rockström, J., W. Steffen, K. Noone, Å. Persson, F.S.I.I.I. Chapin, E. Lambin, T.M. Lenton, M. Scheffer, C. Folke, H.J. Schellnhuber, B. Nykvist, C.A.D. Wit, T. Hughes, S.V.D. Leeuw, H. Rodhe, S. Sörlin, P.K. Snyder, R. Costanza, U. Svedin, M. Falkenmark, L. Karlberg, R.W. Corell, V.J. Fabry, J. Hansen, B. Walker, D. Liverman, K. Richardson, P. Crutzen, and J. Foley. 2009. Planetary Boundaries: Exploring the Safe Operating Space for Humanity. *Ecology And Society* 14(2):32.

Rossi, R.E., D.J. Mulla, A.G. Journel, and E.H. Franz. 1992. Geostatistical Tools for Modeling and Interpreting Ecological Spatial Dependence. *Ecological Monographs* 62(2): 277.

Rovere, A.E., and A.C. Premoli. 2005. Dispersión asimétrica de semillas de *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado de Chiloé , Chile. *Ecología Austral* 15: 1-7.

- Sagnard, F., C. Pichot, P. Dreyfus, P. Jordano, and B. Fady. 2007. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: Recolonization dynamics in a plantation forest. *Ecological Modelling* 203(3-4): 464-474.
- Salas, C., V. LeMay, P. Núñez, P. Pacheco, and A. Espinosa. 2006. Spatial patterns in an old-growth *Nothofagus obliqua* forest in south-central Chile. *Forest Ecology and Management* 231(1-3): 38-46.
- San Martín, C., C. Ramírez, H. Figueroa, and N. Ojeda. 1991. Estudio sinecológico del bosque de roble-laurel-lingue del centro-sur de Chile. *Bosque* 12(2): 11-27.
- Sanguinetti, J., and T. Kitzberger. 2009. Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana*. *Revista chilena de historia natural* 82(3): 319-335.
- Santamaría, L., J. Rodríguez-Pérez, A.R. Larrinaga, and B. Pias. 2007. Predicting spatial patterns of plant recruitment using animal-displacement kernels. *PloS one* 2(10): e1008.
- Sattler, T., F. Bontadina, A.H. Hirzel, and R. Arlettaz. 2007. Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status. *Journal of Applied Ecology* 44(6): 1188-1199.
- Seidler, T.G., and J.B. Plotkin. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS biology* 4(11): e344.
- Sri-Ngernyuan, K., M. Kanzaki, and A. Itoh. 2007. Seed production and dispersal of four Lauraceae species in a tropical lower montane forest, Northern Thailand. *Maejo International Journal of Science and Technology* 1: 73-87.
- Stevenson, P.R., and I.N. Vargas. 2008. Sample size and appropriate design of fruit and seed traps in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 24(01): 95-105.
- Stokstad, E. 2010. Despite progress, biodiversity declines. *Science (New York, N.Y.)* 329(5997): 1272-1273.
- Szwagrzyk, J. 1992. Small-scale spatial patterns of trees in a mixed *Pinus-sylvestris* *Fagus-sylvatica* Forest. *Forest Ecology and Management* 51(4): 301-315.
- Tewksbury, J.J., D.J. Levey, N.M. Haddad, S. Sargent, J.L. Orrock, A. Weldon, B.J. Danielson, J. Brinkerhoff, E.I. Damschen, and P. Townsend. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99(20): 12923-12926.
- Tomita, M., Y. Hirabuki, and K. Seiwa. 2002. Post-Dispersal Changes in the Spatial Distribution of *Fagus crenata* Seeds. *Ecology* 83(6): 1560-1565.
- Townsend, P., and D.J. Levey. 2005. An experimental test of whether habitat corridors affect pollen transfer. *Ecology* 86(2): 466-475.

- Vander Wall, S.B., P.-M. Forget, J.E. Lambert, and P.E. Hulme. 2005. Seed Fate Pathways: Filling the Gap between Parent and Offspring. p. 1-8. In Forget, P.-M., Lambert, J.E., Hulme, P.E., Vander Wall, S.B. (eds.), *Seed Fate. Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CABI Publishing. 410 p.
- Veblen, T.T. 1982. Growth Patterns of Chusquea Bamboos in the Understory of Chilean Nothofagus forests and Their Influences in Forest Dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109(4): 474.
- Veblen, T.T., D.H. Ashton, and F.M. Schlegel. 1979. Tree Regeneration Strategies in a Lowland Nothofagus-Dominated Forest in South-Central Chile. *Journal of Biogeography* 6(4): 329.
- Veblen, T.T., C. Donoso, T. Kitzberger, and A.J. Rebertus. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean Nothofagus forests. p. 293-353. In Veblen, T.T., Hill, R.S., Read, J. (eds.), *The Ecology and Biogeography of Nothofagus forests*. Yale University Press, New Haven/London. 403p.
- Vega, J.H., M.A. Ortega, and R. Guerrero. 2008. Análisis de la distribución del colorín pecho naranja (*Passerina leclancherii*): una especie endémica de la vertiente del pacífico mexicano. *Ornitología Neotropical* 19: 265-274.
- Wenny, D.G. 2000a. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70(2): 331-351.
- Wenny, D.G. 2000b. Seed Dispersal of a High Quality Fruit by Specialized Frugivores: High Quality Dispersal?1. *Biotropica* 32(2): 327-337.
- Wheelwright, N.T. 1991. How Long do Fruit-Eating Birds Stay in the Plants Where They Feed? *Biotropica* 23(1): 29-41.
- Wu, D.R., and B.S. Wang. 2001. Seed and seedling ecology of the endangered *Phoebe bournei* (Lauraceae). *Acta Ecologica Sinica* (11).
- Wu, J., W. Norvell, and R. Welch. 2006. Kriging on highly skewed data for DTPA-extractable soil Zn with auxiliary information for pH and organic carbon. *Geoderma* 134(1-2): 187-199.

APÉNDICES

Apéndice I. Método de cálculo de coordenadas espaciales

Cálculo de coordenadas a partir de una distancia y un azimut conocidos

Los árboles fueron los primeros objetos dentro del bosque que fueron espacialmente referenciados. Para el primer punto dentro del bosque referenciado el punto de referencia espacial puede ser un punto del cual se desconocen sus coordenadas o bien se conocen por otro sistema. Este punto inicial se toma como el punto cero del sistema de referencia. En este estudio se usó la segunda opción, al exterior del bosque en cada parche se tomaron con un GPS las coordenadas de inicio de referenciado. Desde ese punto se midió la distancia y el azimut norte al cual se encontraba el primer árbol a referenciar. Iterativamente se repitió esta medición, tomando los árboles ya referenciados como puntos de referencia para los nuevos puntos. De esta forma se referenciaron todos los árboles dentro de cada parcela y en un radio de 20 m a ésta. Luego, durante la instalación de las trampas de semillas se realizó el posicionamiento de cada trampa mediante el mismo método.

Las coordenadas espaciales de cada objeto referenciado al interior del bosque a partir de éste método, se obtienen a partir de las siguientes fórmulas:

$$\begin{aligned}x &= \Delta x + x_R \\y &= \Delta y + y_R\end{aligned}$$

Donde x_R e y_R corresponden a las coordenadas x e y del punto de referencia, mientras Δx y Δy están dados por las siguientes relaciones trigonométricas

$$\begin{aligned}d * \text{coseno } \alpha &= \Delta y \\d * \text{seno } \alpha &= \Delta x\end{aligned}$$

d corresponde a la distancia y α al azimut norte a la cual el punto de interés se encuentra respecto al punto de referencia (Figura I.1). Debido a que generalmente se cuenta con muchos datos es ideal automatizar el proceso de cálculo mediante una rutina de programación.

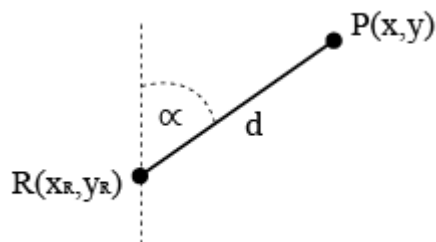


Figura I.1. Esquema de posicionamiento de un punto sobre otro punto de referencia; el punto interés P de coordenadas (x,y) a una distancia d y un azimut norte α del punto de referencia R de coordenadas conocidas (x_R,y_R) .

Cálculo de coordenadas a partir de distancias a dos puntos conocidos

Este método evita la medición del azimut, medición más lenta y engorrosa en campo. No obstante, es de mayor dificultad de cálculo. Este método se aplicó en el caso del posicionamiento de reclutas y variables del hábitat, proceso que fue realizado luego de haber posicionado árboles y trampas, últimos objetos que sirvieron de puntos de referencia para medir la ubicación relativa de los primeros. Como se indicó anteriormente, para cada recluta se midió las distancias a dos puntos de referencia. A partir de estas mediciones, el cálculo de las coordenadas de cada recluta se obtiene a partir de la resolución de un sistema de intersección de dos circunferencias.

Si una primera circunferencia está centrada en el primer punto de referencia R_1 de coordenadas (a,b) , y una segunda circunferencia en el segundo punto de referencia R_2 de coordenadas (c,d) , y sus radios están dados por sus distancias respectivas (d_1 y d_2 respectivamente) al punto de interés a posicionar. Entonces las coordenadas (x,y) del punto de interés corresponden a la intersección de ambas circunferencias (Figura I.2).

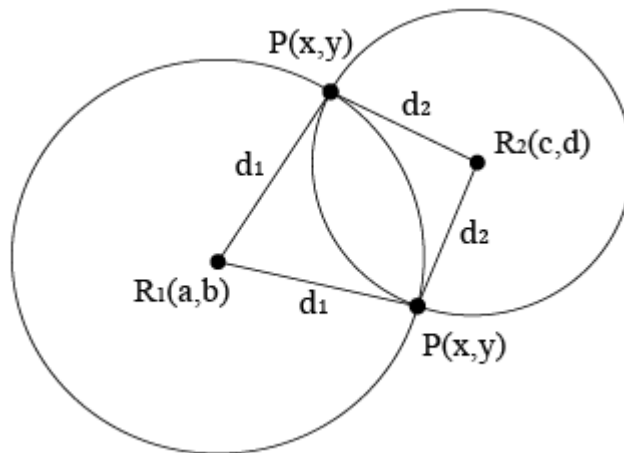


Figura I.2. Esquema de posicionamiento de un punto a dos puntos de referencia mediante la intersección de dos círculos; el punto P de coordenadas (x,y) a una distancia d_1 a un punto de referencia R_1 de coordenadas conocidas (a,b) y a una distancia d_2 del punto de referencia R_2 de coordenadas conocidas (c,d) .

La ecuación de una circunferencia está dada por la siguiente fórmula:

$$(x - x_0)^2 + (y - y_0)^2 = r^2$$

Donde x_0 e y_0 corresponden a las coordenadas del centro de la circunferencia y r a su radio. Entonces la determinación de las coordenadas de intersección de las circunferencias centradas en (a,b) y (c,d) se reduce a la resolución del siguiente sistema:

$$\begin{cases} x^2 - 2ax + a^2 + y^2 - 2by + b^2 = r_1^2 \\ x^2 - 2cx + c^2 + y^2 - 2dy + d^2 = r_2^2 \end{cases}$$

En el caso de circunferencias tangentes existirá una solución, sin embargo la mayor parte de los casos corresponden a circunferencias secantes, por lo tanto existirán dos puntos solución del sistema (Figura I.2). En estos casos, la distinción de cuál de las dos soluciones es la correcta se sustenta en una simple referencia espacial adicional que se debió tomar en campo; para cada punto se registró si éste se ubicaba al N ó S o bien E ú O de los puntos de referencia. Entonces, si por ejemplo el punto de interés se ubica al N de los puntos de referencia, entonces la solución correcta será aquella con la coordenada y mayor, mientras que en el segundo eje esta relación se establece con la coordenada x.

Apéndice II. Complemento análisis ENFA

Cuadro II.1. Correlación entre las variables ingresadas al ENFA y los factores extraídos para el Parche 1. Los porcentajes indican la cantidad de especialización contenida por cada factor. El Factor 1 contiene el 100% de marginalidad, signos + indican que los reclutas se ubican en valores altos de esa variable, mientras que signos - indican lo contrario. El resto de factores corresponden a Especialización, en este caso un valor mayor a 0 indica que los reclutas ocupan un rango más estrecho del disponible en las áreas, más * indican mayor especialización en esa variable.

Parche 1	Factor 1 (9%)	Factor 2 (21%)	Factor 3 (9%)	Factor 4 (8%)	Factor 5 (8%)	Factor 6 (6%)	Factor 7 (5%)
Dens. árboles frutos	--	*****	**	0	**	0	****
Dens. árboles muertos	++++	0	0	*	*	*	***
Dens. p. árboles frutos	-	***	0	0	***	0	*
Lluvia de semillas	-	0	*	**	*	***	****
Apertura del dosel	0	0	**	*	0	**	****
Grosor capa hojarasca	0	0	**	0	*	**	****
Pendiente	0	0	*	*	***	*	*
Sotobosque							
Hojarasca	+	0	0	0	0	****	***
Arbustos	-	0	**	0	*****	*	0
Hierbas	+++	0	0	0	**	***	0
Trepadoras	+	*	*	*	*	*	**
Reg. arbórea	+	0	*	**	**	****	0
Reg. Chusquea	++++	0	0	0	*	*	0
Detritus leñoso	--	0	***	*****	***	0	*
Cobertura de Quila	----	***	*****	*	**	*****	**
Distancia al corredor	+	*	0	**	*	***	*
Distancia al borde	++++	*	*****	*****	***	*	**

Cuadro II.2. Correlación entre las variables ingresadas al ENFA y los factores extraídos para el Parche 2. Los porcentajes indican la cantidad de especialización contenida por cada factor. Se interpreta de igual manera que el cuadro anterior.

Parche 2	Factor 1 (5%)	Factor 2 (10%)	Factor 3 (10%)	Factor 4 (9%)	Factor 5 (8%)	Factor 6 (7%)	Factor 7 (6%)
Dens. árboles frutos	+++	*****	*****	*****	*****	****	*****
Dens. árboles muertos	--	**	***	*	*	*	***
Dens. p. árboles frutos	++++	0	*****	*****	*****	*****	***
Lluvia de semillas	+++	*	*	**	0	*	**
Apertura del dosel	++	0	0	*	0	*	*
Grosor capa hojarasca	++	0	*	0	*	*	****
Pendiente	++	*	0	0	*	0	*
Sotobosque							
Hojarasca	+	**	*****	*	*	0	0
Arbustos	----	**	*	**	***	***	*
Hierbas	-	***	*	0	0	****	*
Trepadoras	0	*	0	*	*	*	0
Reg. arbórea	--	0	**	0	0	**	***
Reg. Chusquea	++	*	*	**	*	***	*
Detritus leñoso	--	*	0	*	*	*	*
Cobertura de Quila	++	0	0	0	0	*	*
Distancia al corredor	--	**	*	**	*	***	**
Distancia al borde	0	*****	**	**	***	***	**