

DCH-FC

DOC-B

B 982

GRANIVORIA Y ESPACIAMIENTO ENTRE PLANTULAS Y SUS PLANTAS  
MADRES: EL EFECTO DE LA DISTANCIA ENTRE PLANTAS MADRES

Tesis  
entregada a la  
Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de  
Doctor en Ciencias con mención en Biología

Facultad de Ciencias

por

RAMIRO O. BUSTAMANTE

1992

01-0197597

Director de Tesis: Dr. Javier A. Simonetti



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION  
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

RAMIRO O. BUSTAMANTE

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito para el grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología.

Director de Tesis

Dr. Javier A. Simonetti

Comisión Informante de Tesis

Dr. Juan J. Armesto

Dra. Mary K. Arroyo

Dr. Luis Contreras

Dr. Julio Gutierrez

Dr. Italo Serey

-----  
*Juan J. Armesto*  
*Mary K. Arroyo*  
*Luis Contreras*  
*Julio Gutierrez*  
-----

DEDICATORIA

A mi padre

A Rosana

A mis hijos

## AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas que, de una u otra manera me han permitido a terminar este trabajo. Quiero agradecer a mi tutor Dr. Javier Simonetti, quien me ayudó y orientó en cada una de las etapas de la elaboración de esta tesis. Agradezco especialmente a mis amigos Italo Serey, Rodrigo Medel, Rodrigo Vásquez, Alan Walkowiak y Audrey Grez, quienes por largas horas me escucharon y soportaron pacientemente y me entregaron además, valiosos aportes teóricos y metodológicos que mejoraron la calidad de este estudio. Quiero agradecer muy especialmente a Rodrigo Vásquez, Susana Maldonado, Jorge Mella, Carezza Botto, Bárbara Saavedra y Lucho Ebensperger, por la valiosa ayuda que me entregaron en el terreno. Sin su colaboración no habría sido capaz de recolectar la información necesaria para realizar esta tesis.

Mucho del tiempo que gasté en esta tesis, se lo quité a mi familia. No obstante, nunca recibí de ella reproche alguno y, por el contrario, recibí permanente apoyo y comprensión. Vaya para mi esposa Rosana y mis hijos David y Cristian mi más sentido agradecimiento.

Agradezco finalmente a mi padre (q.e.p.d.). Desde mi niñez, él me orientó y me ayudó a descubrir mi vocación por la ciencia. Por ello, es que yo esté actualmente culminando

mi formación científica, se lo debo fundamentalmente a él. Aunque ya no esté para verme en este momento crucial, pienso que estaría muy orgulloso de mí. Por ello, le dedico con mucho amor esta tesis.

Agradezco a CONAF V Región, por las facilidades otorgadas durante el trabajo realizado en el Parque Nacional La Campana. Mi agradecimiento también va para M.V. López, por las facilidades que me otorgó para trabajar en el Fundo El Pangué, V región.

Esta tesis ha sido financiada por el proyecto FONDECYT 847/89, a R. Bustamante y por el Proyecto Ø24/91 de la Oficina de Coordinación Ejecutiva de Postgrado de la Universidad de Chile, a R. Bustamante.

## INDICE

Lista de Tablas .....	v
Lista de Figuras.....	vii
Resumen .....	ix
Introducción .....	1
Metodos .....	24
Resultados .....	38
Discusión .....	62
Anexo 1 .....	84
Anexo 2 .....	88
Anexo 3 .....	94
Referencias .....	98

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Resumen de los principales modelos revisados en esta tesis.....	12
Tabla 2.	Características estructurales de las poblaciones estudiadas en esta tesis.....	28
Tabla 3.	Distancia entre árboles parentales D, longitud del perfil de semillas en árboles aislados y relación D/L en cuatro poblaciones de <u>Cryptocarya alba</u> .....	30
Tabla 4.	Pendientes de los perfiles de semillas (I) en árboles aislados de <u>Cryptocarya alba</u> .....	40
Tabla 5.	Pendientes de los perfiles de semillas (I) en árboles cercanos en <u>Cryptocarya alba</u> .....	42
Tabla 6.	Pendientes del porcentaje de germinación de semillas germinadas en función de la distancia a la planta madre.....	45
Tabla 7.	Pendientes de curva de sobrevivencia de semillas P y curva de reclutamiento poblacional CRP en árboles aislados de <u>Cryptocarya alba</u> .....	47
Tabla 8.	Densidad de plántulas reclutadas en presencia y en ausencia de granívoros en árboles aislados y cercanos de <u>Cryptocarya alba</u> .....	50
Tabla 9.	Pendientes de curva de sobrevivencia de semillas P y curva de reclutamiento poblacional CRP a partir de perfiles uniformes de semillas bajo árboles aislados de <u>Cryptocarya alba</u> .....	52
Tabla 10.	Pendientes de las CRP observadas en árboles aislados de <u>Cryptocarya alba</u> .....	55
Tabla 11.	Pendientes de curva de sobrevivencia de semillas P y curva de reclutamiento poblacional CRP bajo árboles cercanos de <u>Cryptocarya alba</u> .....	58

Tabla 12.	Pendientes de las CRP observadas bajo árboles cercanos de <u>Cryptocarya alba</u> .....	61
Tabla 13.	Resumen de los resultados obtenidos en esta tesis.....	63
Tabla 14.	Proporción de semillas removidas de <u>Cryptocarya alba</u> , en función de la densidad de semillas...87	
Tabla 15.	Ajuste de Poisson para determinar si es que la estructura espacial de las plántulas de <u>Cryptocarya alba</u> se ajusta al azar .....	93
Tabla 16.	Tasa de remoción de semillas en aves y roedores en hábitats densos y abiertos.....	96

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Modelo de reclutamiento poblacional de Janzen (1970).....	4
Figura 2.	Variaciones en el perfil de semillas en función de la distancia entre las plantas madres.....	17
Figura 3.	Curva de reclutamiento poblacional (CRP) esperada bajo árboles aislados ( $D/L > 2$ ).....	18
Figura 4.	Curva de reclutamiento poblacional (CRP) esperada bajo árboles cercanos ( $D/L = 1$ ).....	21
Figura 5.	Perfil de semillas (I) en árboles aislados de <u>Cryptocarya alba</u> .....	39
Figura 6.	Perfiles de semillas (I) en árboles cercanos de <u>Cryptocarya alba</u> .....	41
Figura 7.	Proporción de semillas germinadas en función de la distancia a la planta madre.....	44
Figura 8.	Curva de sobrevivencia de semillas P en árboles aislados de <u>Cryptocarya alba</u> sin granívoros y con granívoros.....	46
Figura 9.	Curvas de reclutamiento poblacional (CRP) en árboles aislados de <u>Cryptocarya alba</u> sin granívoros y con granívoros.....	49
Figura 10.	Curvas de sobrevivencia de semillas P obtenidas de perfiles uniformes de semillas, en árboles aislados de <u>Cryptocarya alba</u> .....	51
Figura 11.	Curva reclutamiento poblacional (CRP) obtenida a partir de perfiles uniformes de semillas en árboles aislados de <u>Cryptocarya alba</u> .....	53
Figura 12.	Curvas de reclutamiento poblacional (CRP) observadas bajo árboles aislados de <u>Cryptocarya alba</u> .....	54

Figura 13.	Curvas de sobrevivencia de semillas P en árboles cercanos de <u>Cryptocarya alba</u> sin granívoros y con granívoros.....	57
Figura 14.	Curvas de reclutamiento poblacional (CRP) en árboles cercanos de <u>Cryptocarya alba</u> sin granívoros y con granívoros.....	59
Figura 15.	Curvas de reclutamiento poblacional (CRP) observadas bajo árboles cercanos de <u>Cryptocarya alba</u> .....	60
Figura 16.	Modelo alternativo de reclutamiento poblacional para una planta madre aislada tolerante a la sombra.....	71
Figura 17.	Modelo alternativo de reclutamiento poblacional para una planta madre aislada intolerante a la sombra.....	73

## RESUMEN

En esta tesis propongo un modelo gráfico que explora el efecto de la distancia entre las plantas madres sobre el espaciamiento entre las plántulas y sus madres, en presencia y en ausencia de granivoría. El supuesto básico de este modelo es que la distancia entre las plantas madres modifica la distribución de las semillas en el espacio via la sobreposición de los perfiles de semillas. Este modelo predice que sólo cuando las plantas están muy alejadas entre sí, los granívoros pueden modificar este espaciamiento, pero cuando las plantas madres están muy cercanas entre sí, estos organismos siempre van a ser irrelevantes. Los supuestos y predicciones de este modelo fueron contrastados experimentalmente en Cryptocarya alba, árbol perteneciente al matorral centro-chileno.

Los resultados indican que la distancia entre las plantas madres efectivamente modifica la distribución de semillas en el espacio, las probabilidades de reclutamiento de las plántulas y en consecuencia su estructura espacial. Además esta variable afecta la distribución espacial de los sitios seguros para las semillas via la continuidad o discontinuidad del dosel.

Se propone un modelo alternativo que considera el efecto conjunto de granívoros y distribución de sitios seguros. Se discuten en último término, la posibilidad de aplicar estos modelos para entender la regeneración poblacional en especies arbustivas y arbóreas del matorral centro-chileno.

## ABSTRACT

I advance a graphic model which explores the effects of the distance between parent plants on the spatial relationships between seedlings and their parents, in presence and absence of granivory. The model assumes that the distance between parents affects the spatial distribution of seeds via the overlap of the seed shadows. This model predicts that when plants are distant to each other, granivores may affect the spatial relationships of seedlings and parents, but when plants are closed to each other, they are irrelevant. The assumptions and predictions of this model were tested using Cryptocarya alba (Lauraceae), a common tree of the Chilean evergreen shrublands.

Results show that the distance between parent plants does modify the spatial distribution of seeds, their recruitment probabilities and the spatial structure of seedling population. Moreover, this variable affects the spatial distribution of safe sites via the continuity of the canopy of conspecific neighbours.

Furthermore, I advance an alternative model which includes both the granivory and abiotic conditions for

isolated plants.

Finally, I discuss these models in the context of the recruitment processes of other plant species of the chilean shrublands.

## INTRODUCCION

En plantas terrestres, el reclutamiento de nuevos individuos está determinado por los factores que afectan su sobrevivencia durante los primeros estados del ciclo de vida (Harper 1977, Solbrig 1980, Silvertown 1982). Un aspecto frecuentemente considerado en estudios de reclutamiento poblacional, ha sido conocer a qué distancia de la planta madre es más probable el establecimiento de nuevos individuos (Janzen 1970, Connell 1971, Cook 1980, Howe & Smallwood 1982, Howe 1986). Estos estudios han estado orientados a conocer por una parte, las causas de este espaciamiento (Janzen 1970, Howe & Smallwood 1982, Augspurger 1983a, b, 1984, Augspurger & Kelly 1984, Smith 1984, Howe 1986) y por otra, sus consecuencias poblacionales y comunitarias (Janzen 1970, Hubbell 1980, Connell et al. 1984, Fleming & Heithaus 1984, Becker et al. 1985, Streng et al. 1989).

Janzen (1970), propuso que los predadores especialistas o densodependientes consumen intensamente las semillas o plántulas existentes cerca de los árboles parentales. Esta conducta de los predadores determinaría que el establecimiento de nuevos individuos se produzca lejos de la

planta madre. Si éste es un fenómeno generalizado entre las diversas especies que componen un bosque, se pueden derivar las siguientes consecuencias poblacionales y comunitarias: dado que los nuevos individuos se establecen lejos de sus padres, se esperaría que al estado adulto, la población tuviera una estructura espacial regular y una densidad poblacional baja. Además, se esperaría un incremento en la diversidad de especies, debido a que la probabilidad que un árbol de una especie A sea reemplazado bajo él por uno de la especie B es mayor que la probabilidad que sea reemplazado por un conoespecífico. Esta hipótesis propuesta inicialmente para bosques tropicales, permitiría explicar la mayor diversidad de especies y menores densidades poblacionales observadas en estos bosques al compararlos con los bosques templados, en donde presuntamente los predadores serían más bien generalistas (Janzen 1970, Connell 1971, Clark & Clark 1984).

La hipótesis de Janzen (1970) supone que la densidad de semillas decrece con la distancia al árbol parental (perfil de semillas I, leptokúrtico y con pendiente  $b < 0$ ), las probabilidades de sobrevivencia de semillas y plántulas, aumentan con la distancia a la planta madre (curva de sobrevivencia P con pendiente  $b > 0$ ) y la distribución espacial de sitios seguros es independiente de la distancia a la planta madre (Howe & Smallwood 1982). En esta tesis

definiré como sitio seguro a aquel micrositio que provee a una semilla, los estímulos requeridos para romper su latencia, las condiciones adecuadas para iniciar la germinación y los recursos (agua y oxígeno) necesarios en el curso de la germinación. Esta definición enfatiza exclusivamente en los factores abióticos relevantes para la germinación y sobrevivencia de las semillas, a diferencia de la definición original (Harper 1970) en la cual se enfatizan tanto a factores bióticos como abióticos.

Al multiplicar las funciones I por P, se obtiene la curva de reclutamiento poblacional CRP, la cual representa la distribución de los nuevos individuos reclutados (Fig. 1). En el caso particular de la hipótesis de Janzen (1970), existe una combinación de valores de I que maximizan la función CRP lejos de la planta madre (Figura 1).

La hipótesis de Janzen (1970), ha sido la primera de numerosas proposiciones que han intentado dilucidar las consecuencias ecológicas y evolutivas de la dispersión (Hubbell 1980, Becker et al. 1985, McCanny 1985, Howe 1989, Thomas 1989). En esta sección, haré una revisión de estas proposiciones, comentaré sus supuestos y predicciones y finalmente, formularé un modelo gráfico original, en el cual incorporo una nueva variable no considerada hasta ahora -la distancia entre las plantas madres- y analizo cómo esta variable afecta las relaciones espaciales entre las plantas adultas y sus descendientes.

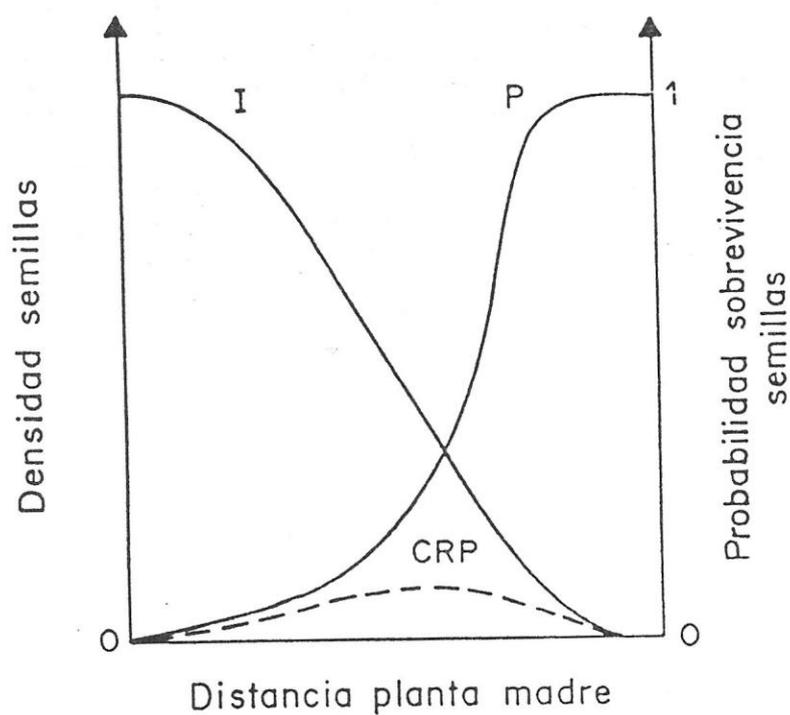


Figura 1.- Modelo de reclutamiento poblacional de Janzen (1970). La función I representa al perfil de semillas producido un vez que ha finalizado el proceso de dispersión. La función P representa la curva de sobrevivencia de semillas o plántulas. La curva de reclutamiento poblacional CRP se obtiene multiplicando I por P.

## 1) MODELOS DE RECLUTAMIENTO POBLACIONAL.

a) Howe & Smallwood (1982), proponen que además de los predadores de semillas y plántulas, existen otros factores bióticos de mortalidad, capaces de modificar las relaciones espaciales entre las plantas madres y sus descendientes: competencia intracohorte, competencia entre plántulas y adultos, efectos alelopáticos, patógenos, etc. Estos factores, al igual que los predadores, también serían particularmente intensos bajo el dosel de los adultos, lo cual determinaría que los descendientes se establezcan preferentemente lejos de la planta madre. Esta hipótesis (de ahora en adelante, la hipótesis del escape) ha sido corroborada para muchas especies de árboles tropicales (ver revisiones de Clark & Clark 1984, Connell 1984, Dirzo & Domínguez 1986, Schupp 1988), lo cual sugiere que el reclutamiento de nuevos individuos lejos de las plantas madres, sería un fenómeno común en árboles tropicales. Esta evidencia permite sugerir que en estos ambientes se habrían seleccionado atributos que favorecen la dispersión a la distancia, pues de esta manera los adultos reproductivos incrementan la sobrevivencia de sus descendientes y por ende, su éxito reproductivo (Clark & Clark 1984, Dirzo &

Dominguez 1986).

Se ha sugerido que la hipótesis del escape también podría ser válida en plantas de ambientes templados (McCanny & Cavers 1987). No obstante, las investigaciones en el contexto de esta hipótesis, son comparativamente más escasas (Platt 1976, Salmonson 1978, Lemen 1981, McCanny & Cavers 1987). Algunos investigadores sugieren realizar un mayor número de estudios en ambientes templados de modo de poder dilucidar si los patrones y procesos de reclutamiento observados, concuerdan o no con aquellos de sus contrapartes tropicales (Clark & Clark 1984).

b) Hubbell (1980), ha sugerido que es posible obtener un reclutamiento preferencial cerca de los adultos (CRP con pendiente  $b < 0$ ), bajo las mismas condiciones del modelo de Janzen (1970), esto es un perfil de semillas I decreciente ( $b < 0$ ) y una curva de sobrevivencia de semillas P creciente ( $b > 0$ ). Este patrón de reclutamiento se obtiene si la producción de semillas de las plantas madres es muy elevada y los predadores de semillas (de ahora en adelante granívoros) se "sacian" y no son capaces de consumirlas todas. Así, un elevado consumo cerca de la planta parental, puede ser compensado por una gran producción de semillas. El reclutamiento bajo el dosel de los padres predicho por Hubbell (1980), determinaría una estructura espacial en agregados (Hubbell 1979, 1980) y no una distribución

regular de los adultos, como fue sugerido inicialmente por Janzen (1970). De hecho, es cuestionable si a través del espaciamiento entre las plantas jóvenes y padres, se puede extrapolar la estructura espacial de los adultos en una población (Hubbell 1980, Clark & Clark 1984). En efecto, la distancia a la cual se recluta un nuevo individuo sería consecuencia de procesos demográficos que ocurrirían a una escala espacial muy reducida (Hubbell 1980) y su efecto sobre la estructura espacial podría detectarse a lo más sobre los primeros estados del ciclo de vida de las plantas. Bajo la hipótesis de Hubbell (1980), las probabilidades de reemplazo de una especie A cualquiera sería mayor bajo el dosel de los adultos y se puede predecir una disminución de la diversidad, a menos que a una escala espacial mayor se estructuren agregados de conoespecíficos, segregados espacialmente de otros agregados de especies diferentes.

c) Becker et al. (1985) han derivado la misma predicción de Janzen (1970), i.e. un reclutamiento preferencial lejos de los padres, debido a que las semillas dispersadas lejos de sus padres tendrían mayores probabilidades de germinar y establecerse en los claros del bosque. Este planteamiento enfatiza las limitantes abióticas para la germinación y establecimiento más que en las bióticas. Este planteamiento es equivalente a la "hipótesis de la colonización o de la perturbación" (Howe & Smallwood 1982, Howe 1986), la cual

plantea que la dispersión de semillas es ventajosa porque permitiría la ocupación de sitios seguros presentes en los claros. Estos nuevos hábitats serían transientes en el tiempo y aparecerían producto del régimen de perturbaciones que caracteriza a la población. Esta hipótesis es aplicable sólo a las especies de plantas que requieren de claros para establecerse (intolerantes a la sombra, sensu Denslow 1987, Clark & Clark 1987). Otras especies pueden ser tolerantes a la sombra y la germinación y establecimiento pueden producirse bajo el dosel de las plantas madres (Schupp 1988). En resumen, según Becker et al. (1985) las relaciones espaciales entre las plantas jóvenes y sus padres están determinadas básicamente por una distribución espacial heterogénea de los sitios seguros.

d) McCanny (1985), planteó una serie de modelos gráficos, en los cuales se modifica la pendiente de la curva de sobrevivencia de semillas P, sin modificar la forma del perfil de semillas I (con pendiente negativa  $b < 0$ ). De esta manera se generan diferentes tipos de CRPs:

a) si P presenta una pendiente  $b > 0$  entonces la CRP puede tener pendiente positiva (CRP "tipo Janzen"), pendiente negativa (CRP "tipo Hubbell") o bien pendiente cero si la curva I (con pendiente negativa) y la curva P (con pendiente positiva) se compensan de tal modo que  $I \times P = \text{Cte.}$

b) si P presenta una pendiente  $b = 0$ , entonces la CRP tiene

una pendiente negativa, idéntica a la del perfil de semillas I.

c) si P presenta una pendiente  $b < 0$ , entonces la CRP tiene una pendiente negativa, cuyo valor es mayor que la pendiente del perfil de semillas I.

En rigor, los modelos gráficos propuestos por McCanny (1985), no hacen aportes originales al estudio del espaciamiento entre los descendientes y sus padres. Son más bien un buen resumen de los modelos más importantes propuestos a la fecha. Además, no se hace referencia explícita a ningún factor biótico o abiótico en particular, que pudiera causar los cambios en la pendiente de la curva de sobrevivencia P.

e) Howe (1989) formuló un modelo de reclutamiento poblacional en el cual incorpora los patrones de diseminación de semillas de los frugívoros. El modelo establece que en aquellas especies cuyas semillas son defecadas en agregados, el reclutamiento de plántulas bajo las plantas madres es posible debido a que las condiciones de intensa agregación que experimentan las semillas y plántulas habrían seleccionado caracteres que les permiten sobrevivir bajo el dosel de las plantas madres, en donde presuntamente la predación y la competencia serían particularmente intensas. Por el contrario, en aquellas especies cuyas semillas son defecadas en forma aislada, el

reclutamiento de las plántulas bajo las plantas madres es poco probable debido a que las semillas y plántulas de estas especies, no serían capaces de sobrevivir cerca de las plantas madres. En estas plantas, se habrían seleccionado caracteres que facilitan la dispersión más que aquellos que confieren resistencia frente a competencia o predación.

g) Thomas (1989) incluye modelos de tres niveles tróficos y explora de qué manera los predadores de los herbívoros y granívoros afectan el espaciamiento entre los descendientes y sus padres. Entre otras posibilidades, el modelo predice que en ausencia de sus predadores, los granívoros y herbívoros especialistas generan una CRP idéntica a la predicha por Janzen (1970): una mayor densidad de reclutas lejos de la planta madre. En presencia de predadores densodependientes, la mayor densidad de reclutas tiende a producirse cerca de la planta madre, debido a que estos organismos se van a concentrar donde sus presas (herbívoros y granívoros) son más abundantes, esto es, bajo el dosel de las plantas madres, reduciendo así la mortalidad de semillas y plántulas y por lo tanto un reclutamiento preferencial cerca de los padres. En resumen, el modelo de Thomas (1989) permite concluir que la incorporación de un factor distal como los predadores de herbívoros y granívoros, modifica completamente el efecto de los factores proximales e.g. herbívoros y granívoros, lo cual genera CRPs opuestas a las

predichas por los modelos clásicos, los cuales incluían sólo a dos niveles tróficos (ver Janzen 1970, Hubbell 1980, McCanny 1985, Howe 1989).

En resumen, los modelos de reclutamiento revisados (ver Tabla 1), comparten las siguientes características:

- (i) las relaciones espaciales entre los adultos y sus descendientes, son sólo consecuencia de la acción de factores bióticos (granivoría, herbivoría, competencia, patógenos) que afectan la sobrevivencia de las semillas o plántulas P.
- (ii) la distribución espacial de los sitios seguros es independiente de la distancia a la planta madre, luego son irrelevantes para determinar el espaciamiento entre los padres y sus descendientes. Cabe hacer notar, que el modelo de Beckert et al. (1985) es la excepción, ya que según este modelo, la distribución heterogénea de los sitios seguros es el factor que determina la distancia a la cual se van a establecer los descendientes.
- (iii) todas las semillas producidas por un adulto son viables y esta viabilidad no decae con el tiempo. Si esto es cierto, el consumo de semillas va a ser siempre relevante para el reclutamiento poblacional ya que las semillas siempre tendrán el potencial para generar un nuevo individuo.
- (iv) las plantas madres se encuentran muy distantes unas de

Tabla 1.- Resumen de los principales modelos revisados en esta tesis, en los cuales se predice a que distancia se producirá el reclutamiento de nuevos individuos. Para cada modelo se resume el factor ecológico que actúa sobre las semillas o las plántulas y la predicción (o predicciones) asociada (s).

Autor	Factores ecológicos	Distancia de reclutamiento respecto planta madre
Howe & Smallwood (1982)	Competencia y patógenos importantes cerca de planta madre	Lejos
Hubbell (1980)	Elevada producción de semillas y predadores especialistas o densodependientes se "sacian" cerca de planta madre.	Cerca
Becker et al. (1985)	Semillas y plántulas requieren de gaps para germinar y establecerse	Lejos
McCanny (1985)	Factores de mortalidad (no especificados) pueden: - decrecer con distancia planta madre ..... - incrementa con distancia planta madre ..... - Independiente de distancia planta madre .....	Variable Cerca Cerca
Howe (1989)	Dispersores depositan semillas en: - agregados ..... - aislados .....	Cerca Lejos
Thomas (1989)	Predación sobre consumidores de semillas o plántulas: - sin predación ..... - con predación (por especialistas o densodependientes).....	Lejos Cerca

otras, lo cual significa que los perfiles de semillas siempre van decrecer en función de la distancia a la planta madre (Harper 1977).

Curiosamente, son escasos los estudios, en los cuales se hayan evaluado experimentalmente estos supuestos. Por ejemplo, respecto del supuesto (iv), éste puede cumplirse solo bajo determinadas condiciones (el bosque tropical de Janzen, 1970) y lo más común es que las plantas adultas se encuentren relativamente cercanas entre sí (Boucher 1981, Hubbell 1980, Fleming y Heithaus 1981), tanto en ambientes templados como en ambientes tropicales (Armesto et al. 1986). En la siguiente sección, propongo un modelo de reclutamiento poblacional, que incluye a la distancia entre las plantas madres como una variable explícita, bajo el supuesto que si las plantas adultas se encuentran relativamente cercanas entre sí, se podría modificar la abundancia de las semillas en el espacio, via una superposición parcial o total de sus respectivos perfiles de semillas. Definiré como distancia entre plantas madres (D) a la distancia existente entre la base de una planta adulta y la base de su más cercana conespecífica.

## 2) EL MODELO

Como ya se vio, los modelos de reclutamiento revisados, han ignorado consistentemente el hecho que las plantas adultas se pueden encontrar a diferentes distancias

con ello, eventuales variaciones en la forma de las CRPs. El modelo que yo propongo, explora los efectos de la distancia entre plantas madres sobre el espaciamiento entre las plántulas y los adultos, bajo dos situaciones posibles: (i) plantas aisladas ( $D/L \geq 2$ ) y (ii) plantas cercanas de sus conoespecíficos ( $D/L = 1$ ).

La existencia de sobreposición entre los perfiles de semillas, pueden generar zonas de distinta densidad de semillas al interior de una población y con ello, zonas más o menos atractivas para los granívoros (Reichman & Oberstein 1977, Price & Reichman 1987). El modelo que propongo, se centra en los granívoros como los únicos factores de mortalidad de semillas, considerando específicamente sus respuestas de consumo frente a la densidad de semillas, o sea si ellos son densodependientes (la proporción de semillas consumidas incrementa con la densidad de semillas), densoindependientes (la proporción de semillas consumidas es independiente de la densidad de semillas) o bien, inversamente densodependientes (la proporción de semillas consumidas decrece con un aumento en la densidad de semillas). Es claro que pueden existir factores abióticos de mortalidad de semillas, pero en este modelo éstos no son considerados. En esta tesis entenderé como granívoro a aquel animal que se alimenta de semillas y como consecuencia de ello, provoca la muerte de éstas. Se incluyen en esta

categoría trófica a aves, mamíferos, insectos y hongos (Brown & Ojeda 1986). Finalmente, el modelo que propongo, supone (i) la existencia de una población uniespecífica, (ii) la distribución espacial de sitios seguros es independiente de la distancia a las plantas madres, (iii) todas las semillas producidas son viables y (iv) esta viabilidad no cambia con el tiempo.

### 2.1) PLANTAS MADRES AISLADAS.

El perfil de semillas (I) de una planta madre aislada ( $D/L \geq 2$ ) se puede considerar como un gradiente de densidad de semillas, el cual decrece con la distancia a la planta madre (Fig. 2a). En ausencia de granívoros, la CRP es idéntica al perfil de semillas I y las plántulas reclutarán preferentemente bajo la planta madre. Si los granívoros son densodependientes (Wilson & Janzen 1972, Janzen et al. 1976, Platt 1976, Sork & Boucher 1977, Stapanian & Smith 1978, Janzen 1982), la curva de sobrevivencia de semillas P crece con la distancia a la plantas madres y en consecuencia, el número de plántulas reclutadas aumentará con la distancia a un adulto (CRP con pendiente  $b > 0$ ; Fig. 3a). Si los granívoros son densoindependientes (Howe & Smallwood 1982, Sork 1983, Mittelbach & Gross 1984, Webb & Willson 1985, Crawley 1986, Howe 1989), la curva de sobrevivencia de semillas P es independiente de la distancia a la planta madre y el reclutamiento de plántulas será mayor

cerca de la planta madre (CRP con pendiente  $b < 0$  idéntica a la pendiente del perfil de semillas I; Fig. 3b). Finalmente, si los granívoros son inversamente densodependientes (Howe 1986, 1989, Fleming & Heithaus 1981), la curva de sobrevivencia de semillas P decrecerá significativamente desde las plantas madres y en consecuencia, la densidad de plántulas reclutadas será mayor cerca de la planta madre (CRP con pendiente  $b < 0$ ; Fig. 3c). En conclusión, cuando se satisface la condición  $D/L \geq 2$ , sólo granívoros densodependientes provocan un cambio significativo en la distancia de reclutamiento de las plántulas desde las plantas madres. Los granívoros densoindependientes e inversamente densodependientes son irrelevantes en la determinación de esta variable.

## 2.2) Plantas madres cercanas.

Cuando las plantas madres están cercanas entre sí ( $D/L = 1$ ; Fig. 2b), el perfil de semillas I es uniforme. En ausencia de granívoros, la CRP es idéntica al perfil de semillas I. En presencia de granívoros, éstos consumen semillas en igual proporción a lo largo de todo el gradiente espacial, independientemente si son sensibles o no a la densidad de semillas. En consecuencia, la curva de sobrevivencia de semillas P es una constante y el reclutamiento de plántulas va a ser independiente de la distancia a la planta madre (CRP con pendiente  $b = 0$ ; Figura

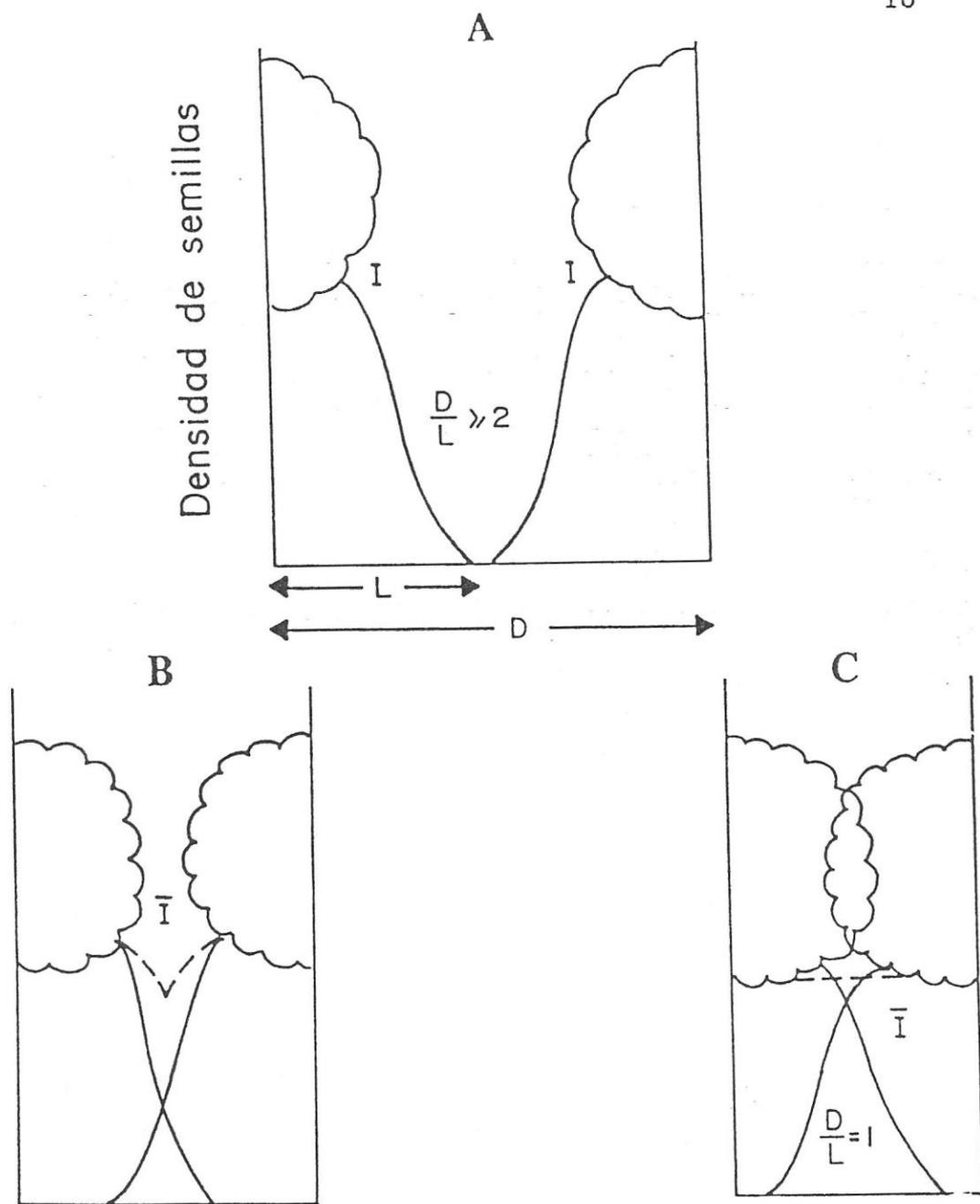


Figura 2.- Variaciones en la forma del perfil de semillas en función de la distancia entre plantas madres.  $D$  = distancia a la planta madre,  $L$  = longitud del perfil de semillas. En plantas muy separadas entre sí, sus respectivos perfiles de semillas no se superponen ( $D/L \geq 2$ ; A). Al disminuir la distancia entre plantas madres, los perfiles de semillas se superponen (B) hasta alcanzar una distancia tal que se produce una superposición completa entre los perfiles de semillas ( $D/L = 1$ , C).

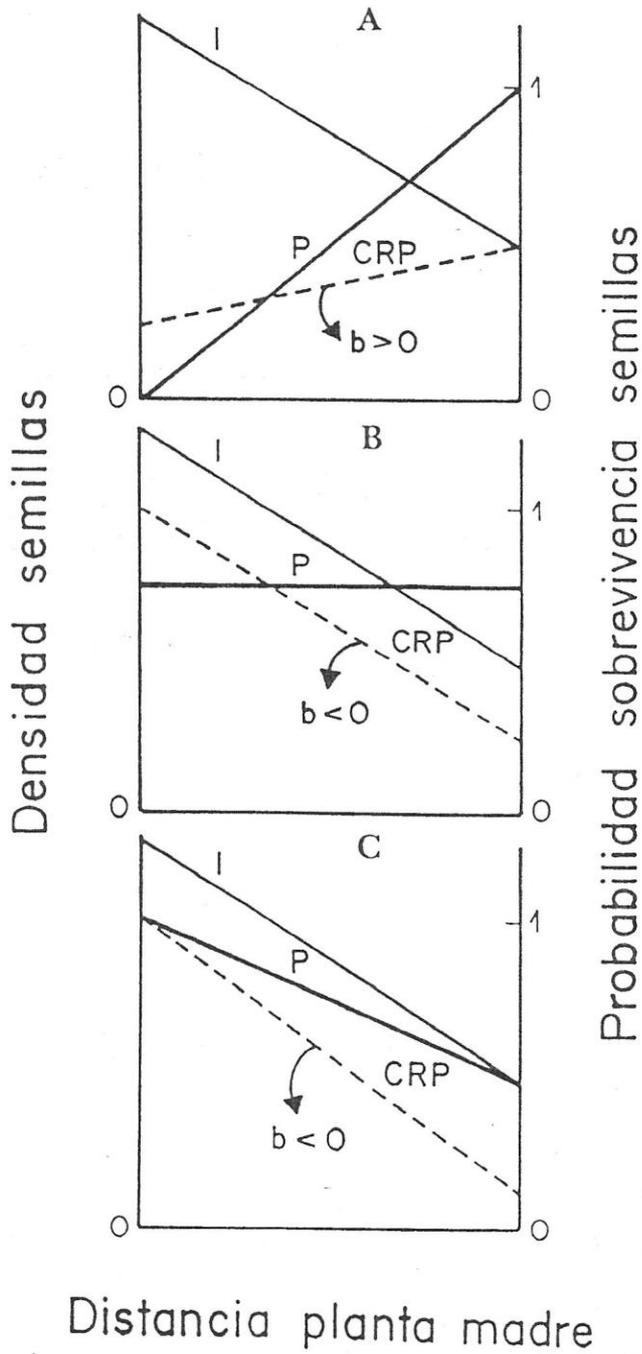


Figura 3.- Curva de reclutamiento poblacional (CRP) esperada bajo árboles aislados ( $D/L \geq 2$ ). Se muestran los efectos que producen los granívoros a) densodependientes, b) densoindependientes y c) inversamente densodependientes

4). O sea, cuando  $D/L = 1$ , la granivoría siempre será irrelevante en la determinación del espaciamiento entre las plántulas y sus padres.

Como corolario, el modelo sugiere que los granívoros son un factor proximal que puede afectar el espaciamiento entre las plántulas y sus plantas madres, pero que la distancia entre las plantas madres es el factor distal que modula dicho efecto, via modificaciones en la distribución de las semillas en el espacio.

En conclusión, el modelo gráfico que he formulado complementa los otros modelos formulados a la fecha (Janzen 1970, Hubbell 1980, McCanny 1985, Becker et al. 1985, Howe 1989, Thomas 1989) pues incorpora, la distancia entre las plantas adultas, lo que permite estudiar los procesos de reclutamiento de plántulas en un contexto poblacional. Además, define las condiciones bajo las cuales los granívoros pueden afectar el espaciamiento entre las plántulas y sus plantas madres. Finalmente, es un modelo teórico más general que los planteados hasta la fecha, pues incluye a los modelos de Janzen (1970), Hubbell (1980) y McCanny (1985) como casos particulares.

### 3) Objetivo General.

El objetivo general de esta tesis es poner a prueba la hipótesis que la distancia entre las plantas madres es una

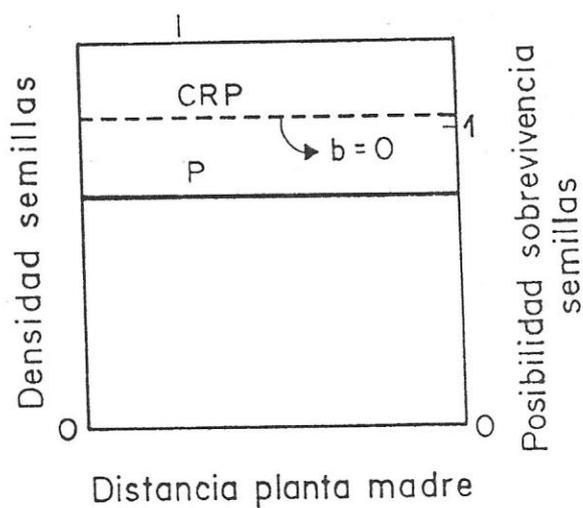


Figura 4.- Curva de reclutamiento poblacional (CRP) esperada bajo árboles cercanos de conoespecíficos ( $D/L = 1$ ). La forma de la CRP es uniforme, independientemente de las respuestas de los granívoros frente a la densidad de semillas. En ausencia de granívoros la CRP es idéntica al perfil de semillas I.

variable que modula los efectos de los granívoros sobre el espaciamiento entre las plántulas y sus padres vía modificaciones en la distribución de semillas en el espacio. En términos operacionales, pondré a prueba esta hipótesis a través de la verificación empírica de los supuestos y predicciones del modelo de reclutamiento, usando como sujeto de estudio a Cryptocarya alba (Lauraceae), árbol dominante del matorral centro-chileno. Además, discutiré la validez de los supuestos y predicciones del modelo, y discutiré algunas implicancias teóricas, específicamente respecto de la estructura espacial de la población. Finalmente analizaré los resultados obtenidos, en el contexto del matorral centro-chileno.

#### 4) Objetivos específicos

Evaluar experimentalmente las siguientes proposiciones:

- a) una planta madre aislada ( $D/L \geq 2$ ), posee un perfil de semillas decreciente (pendiente  $b < 0$ ).
- b) si dos conoespecíficos cercanos sobreponen completamente sus perfiles de semillas ( $D/L = 1$ ), el perfil de semillas resultante es uniforme (pendiente  $b = 0$ ).
- c) la distribución de sitios seguros es independiente de la distancia a la planta madre.
- d) bajo una planta madre aislada ( $D/L \geq 2$ ), la forma de la CRP depende del efecto de los granívoros sobre la curva de sobrevivencia de semillas  $P$ , o sea:

(i) granívoros densodependientes determinan que  $P$  sea una función creciente, en consecuencia la CRP resultante tendrá pendiente positiva (Fig. 3a).

(ii) granívoros densoindependientes determinan que  $P$  sea una función constante, en consecuencia la CRP tendrá una pendiente negativa (Fig. 3b).

(iii) granívoros inversamente densodependientes determinan que  $P$  sea una función decreciente, en consecuencia la CRP tendrá una pendiente negativa (Fig. 3c).

e) bajo una planta madre cercana ( $D/L = 1$ ), los granívoros determinarán una función  $P$  uniforme ( $b = 0$ ), en consecuencia la CRP resultante será una función uniforme ( $b = 0$ ; ver Figura 4).

## MATERIALES Y METODOS

1) Antecedentes biológicos de Cryptocarva alba.

Cryptocarva alba (MOOL.) LOOSER (Lauraceae), es una especie arbórea que se distribuye preferentemente en las laderas de exposición Sur del matorral (Armesto & Martínez 1978). Esta especie es considerada la más abundante del matorral centro-chileno (Mooney et al. 1977), y es frecuente encontrarla junto a otras especies arbóreas tales como Lithraea caustica, Myrceugenella chequen, Persea lingue y Peumus boldus, (Villaseñor & Serey 1980/81).

La floración en C. alba ocurre desde Noviembre a Enero, la fructificación va desde Enero a Mayo (Mooney et al. 1977). Este último evento fenológico se superpone parcialmente con el periodo de dispersión de los frutos el cual se produce entre Marzo y Julio. Finalmente, la emergencia de plántulas se produce aproximadamente entre Septiembre y Octubre.

La dispersión de las semillas de C. alba puede ser pasiva (gravedad) o activa, a través de zorros (Dusicyon spp., Jaksic et al. 1980, Armesto et al. 1987, Bustamante et al. 1992) y aves (Columba araucana, Mimus thenca, Pyrope pyrope, Turdus falklandii; obs. pers.). Las semillas

dispersadas por gravedad se concentran bajo el dosel de los árboles adultos y una menor proporción es dispersada por zorros y aves hacia los espacios abiertos del matorral (Bustamante et al. 1992). Evidencias experimentales sugieren que la capacidad de germinación de las semillas se perdería completamente, luego de tres meses de transcurrida la dispersión (Bustamante & Walkowiak 1991, Henriquez et al. 1992).

Los consumidores de semillas de C. alba son roedores (Akodon longipilis, A. olivaceus, Oryzomys longicaudatus, Phyllotis darwini) y aves (Lophortyx californica, Nothoprocta perdicaria; M.V. López com. pers.).

Evidencias experimentales de campo, indican que los granívoros del matorral centro-chileno consumen semillas de C. alba de modo densoindependiente, esto es, la proporción de semillas consumidas es independiente de la densidad a la cual se encuentren las semillas (Anexo I).

Si bien C. alba es la especie arbórea que presenta una mayor dominancia en el matorral centro-chileno (Mooney et al. 1977), los estudios relacionados con algunos aspectos cruciales para su reproducción, como son la sobrevivencia de semillas y plántulas y los procesos de regeneración poblacional, son inexistentes en la literatura, Por ello, trabajar con esta especie, me permitirá por una parte, poner a prueba la hipótesis propuesta en esta tesis y por otra,

obtener información valiosa de biología reproductiva de esta especie. Desde el punto de vista práctico, esta especie es además un excelente sujeto de estudio, por cuanto la producción de semillas es abundante todos los años, las semillas germinan fácilmente y además, todos los eventos del ciclo de vida relevantes para esta tesis (e.g. dispersión, germinación y establecimiento de plántulas), se producen dentro de un año calendario.

## 2) Antecedentes de las poblaciones estudiadas

Trabajé con cuatro poblaciones de Cryptocarya alba ubicadas en la Cordillera de la Costa, V Región: Carrizo y Pedregal, Fundo El Pangué ( $33^{\circ} 18' S$ ,  $71^{\circ} 11' O$ ) y Granizo y Cajón Grande, Parque Nacional La Campana ( $32^{\circ} 57' S$ ,  $71^{\circ} 08' O$ ). Las poblaciones de Carrizo, Granizo y Cajón Grande forman parte del bosque de Peumo y Boldo (Villaseñor & Serey 1980/81, Balduzzi et al. 1980/81). Este tipo de bosque crece en laderas de exposición Sur, entre los 400 y los 1000 m.s.n.m. Otras especies componentes de este bosque son Peumus boldus (boldo), Myrceugenella chequen (chequén), Lithraea caustica (litre), Schinus latifolius (molle) y Quillaja saponaria (quillay).

La población Pedregal en tanto, forma parte del bosque de Lingue (Villaseñor & Serey 1980/81, Balduzzi et al. 1980/81), en el cual la especie Persea lingue (lingue) es la especie dominante, acompañada por Mirceugenella chequen,

Peumus boldus y Cryptocarya alba. Este tipo de bosque se encuentra restringido a los 500 m.s.n.m., en laderas de exposición Norte de muy baja pendiente y cerca de cursos de agua. Otras características estructurales de las poblaciones estudiadas se resumen en la Tabla 2.

Tabla 2.- Características estructurales de las poblaciones de *Cryptocarya alba* estudiadas en esta tesis. Se muestran las densidades poblacionales medias  $\pm 1$  ee. Los valores entre paréntesis, corresponden al número de cuadrados utilizados para estimar la densidad poblacional (cada uno de 100 m<sup>2</sup> de área), usados para las estimaciones de densidad.

Atributos	Carrizo	Pedregal	Granizo	C. Grande
Densidad (1) (ind./m <sup>2</sup> )	0,9 $\pm$ 0,3 (n = 3)	0,7 $\pm$ 0,3 (n = 3)	1,1 $\pm$ 0,1 (n = 4)	1,3 $\pm$ 0,2 (n = 5)
Exposición	Sur	Plano	Sureste	Sur
Tipo de bosque	Peumo y Boldo	Lingue	Peumo y Boldo	Peumo y Boldo
Spp. arbóreas acompañantes	Litre Boldo Quillay	Lingue Boldo	Chequén Boldo Litre	Boldo Chequén Molle
Perturbación antrópica (2)	Ganado	Corta leña	Ganado	Ganado

(1) Se consideraron individuos adultos de DAP > 10 cm.

(2) En todas las poblaciones salvo la población Pedregal, hay evidencias de incendios ocurridos en el pasado (troncos quemados).

Arboles aislados de Cryptocarya alba son casi inexistentes en el matorral. Por ello, defini operacionalmente como árbol aislado a aquel adulto reproductivo presente en los bordes de los manchones mésicos, capaz de proyectar su perfil de semillas hacia los hábitats ralos. La forma de los perfiles de semillas de los árboles de borde no difieren de los perfiles de semillas de árboles aislados (Harper 1977). Este criterio para definir un árbol aislado me permite satisfacer la condición  $D/L \geq 2$ , exigida por el modelo para árboles verdaderamente aislados. Por otro lado, según mi modelo, un árbol cercano a un conespecífico (de ahora en adelante árbol cercano) se define por  $D/L = 1$ . Para decidir qué valores de D y L satisfacen esa condición en C. alba, estimé ambas variables en condiciones naturales. Para estimar D, evalué el espaciamento medio entre vecinos más cercanos. En cada población, estudié una muestra aleatoria de aproximadamente 50 medidas de distancias entre vecinos más cercanos con DAP > 10 cm. Para estimar L, medí el promedio de la longitud del perfil de semillas en una muestra de árboles adultos aislados. Luego, evalué la Gran Media de D, de L y además la relación D/L. Este último valor resultó ser muy cercano a 1, según lo exigido por el modelo (Tabla 3). Luego, decidí utilizar como valor representativo de la distancia entre árboles cercanos de C. alba, al valor entero más cercano de la Gran Media (2,1 m), o sea 2 m.

Tabla 3.- Estimación de la distancia entre árboles parentales D, longitud del perfil de semillas en árboles aislados L y relación D/L en cuatro poblaciones de Cryptocarya alba. Los valores indican el promedio  $\pm 1$  ee. Entre paréntesis se indican los tamaños muestrales.

Población	D (m)	L (m)	D/L
Carrizo	$2,7 \pm 0,2$ (56)*	$1,4 \pm 0,5$ (8) **	1,9
Pedregal	$1,9 \pm 0,1$ (50)	$3,8 \pm 0,3$ (7)	0,5
La Campana	$1,9 \pm 0,2$ (50)	$2,9 \pm 0,6$ (8)	0,7
Cajón Grande	$1,8 \pm 0,1$ (49)	$1,5 \pm 0,5$ (6)	1,2
Gran Media	$2,1 \pm 0,2$	$2,4 \pm 0,6$	$1,1 \pm 0,3$

\* número de parejas entre vecinos más cercanos.

\*\* número de árboles aislados utilizados

## 2) Verificación de supuestos.

Supuesto 1: plantas madres aisladas ( $D/L \geq 2$ ) poseen perfiles de semillas con pendiente negativa ( $b < 0$ ).

Para verificar este supuesto, evalué el perfil de semillas de los árboles aislados en las cuatro poblaciones de estudio. Cada 50 cm, colecté desde la base de cada árbol, 200 cc de suelo hasta una distancia aproximada de 5 m en dirección de los espacios abiertos. Más allá de esta distancia es muy poco probable encontrar semillas en el suelo. El muestreo lo realicé en Junio de 1990.

Supuesto 2: Si plantas madres cercanas sobreponen completamente sus respectivos perfiles de semillas ( $D/L = 1$ ), el perfil resultante tiene pendiente cero ( $b = 0$ ).

Para verificar este supuesto, evalué la abundancia de semillas entre parejas de conespecíficos separados a 2 m, en las cuatro poblaciones. Desde la base de uno de los árboles y en dirección a su pareja, colecté 200 cc de suelo cada 50 cm. El muestreo lo realicé en Junio de 1990.

Supuesto 3: La distribución de sitios seguros para las semillas es independiente de la distancia a la planta madre.

Para verificar este supuesto realicé un seguimiento de semillas en terreno, durante tres meses, para evaluar el efecto acumulado de todas las variables abióticas (irradiación, luz, disponibilidad de agua) sobre la

capacidad de germinación de las semillas. Bajo árboles aislados, dispuse semillas a una densidad constante (20 semillas / 130 cm<sup>2</sup>) a 0, 1, 2, 5 m desde el tronco de los árboles (> 10 cm DBH). Cada grupo de semillas lo excluí de la acción de los granívoros con malla plástica doble. Este procedimiento es suficiente para impedir el consumo de las semillas por parte de aves y roedores, según lo indican algunas pruebas preliminares. El experimento lo repliqué bajo seis árboles adultos diferentes y tuvo una duración de tres meses (Julio - Octubre de 1990). Al finalizarlo, registré el porcentaje de semillas germinadas. Bajo árboles cercanos, dispuse el mismo protocolo experimental descrito para árboles aislados, utilizando seis réplicas, exclusión de granívoros, la misma duración temporal y registré el mismo tipo de información. Si la distribución de sitios seguros es independiente de la distancia a la planta madre entonces el porcentaje de semillas germinadas en función de la distancia a la planta madre, no debiera modificarse.

### 3) Verificación de predicciones.

Predicción 1: Bajo una planta madre aislada ( $D/L \geq 2$ ), la forma de la CRP depende del efecto de los granívoros sobre la curva de sobrevivencia de semillas P. En el caso de las semillas de Cryptocarya alba, dado que los granívoros las consumen de modo densoindependiente (ver Anexo I), la curva P esperada es una función constante ( $b = 0$ ) y, en

consecuencia, la CRP esperada tendrá una pendiente negativa ( $b < 0$ ).

Realicé los siguientes experimentos:

a) simulé perfiles decrecientes ( $b < 0$ ) de semillas bajo árboles aislados, a densidades de 20, 15, 8 y 5 semillas a una distancia de 0, 1, 2 y 5 m en dirección de los hábitats ralos. Construí un total de 6 perfiles de semillas, bajo 6 árboles adultos diferentes, un perfil por árbol. Las semillas las puse en el interior de recipientes (área 130 cm<sup>2</sup>) enterrados en el suelo y rellenos con suelo y hojarasca. Paralelamente, construí otros 6 perfiles de semillas, uno por árbol, separados aproximadamente a 30 cm de los perfiles anteriores, utilizando el mismo protocolo experimental, salvo que en este caso se impidió el acceso de los granívoros. Este experimento (e.g. perfil de semillas con acceso de los granívoros vs. perfil de semillas sin acceso de los granívoros) me permite evaluar la magnitud del efecto de los granívoros sobre el reclutamiento de plántulas. Los granívoros se excluyeron cubriendo los recipientes con malla plástica doble.

b) simulé experimentalmente perfiles uniformes ( $b = 0$ ) de semillas bajo seis árboles aislados. Mi modelo predice que al revertir el perfil de semillas desde una función decreciente a una función constante ( $b = 0$ ), la curva P generada por los granívoros, siempre debería tener una

pendiente cero (Figura 4). Para realizar este experimento, dispuse 20 semillas de Cryptocarya. alba a 0, 1, 2 y 5 m desde la base de seis árboles parentales hacia los hábitats ralos, en el interior de recipientes (área 130 cm<sup>2</sup>). Los experimentos los comencé en Julio de 1990 y los finalicé en Enero de 1991. En esta última fecha evalué el porcentaje de semillas remanentes y la densidad total de plántulas que emergieron durante la temporada.

c) evalué las CRP bajo los árboles aislados en las cuatro poblaciones de C. alba. Estas observaciones me permitieron evaluar si las CRP obtenidas experimentalmente son concordantes con las CRP observadas en la naturaleza. En cada población escogí una muestra de árboles adultos aislados y conté el número de plántulas recién establecidas, cada 0,5 m desde la base de cada árbol hasta 5 m en dirección a los hábitats ralos, utilizando un cuadrado de madera de 0,25 m<sup>2</sup>. Realicé todas las observaciones entre Septiembre y Octubre de 1990, periodo en que se inicia el reclutamiento de las plántulas.

Predicción 2: Bajo plantas madres cercanas ( $D/L = 1$ ) los granívoros siempre determinan una curva P constante ( $b = 0$ ) y en consecuencia, la CRP resultante siempre será una función constante ( $b = 0$ ).

Para poner a prueba esta predicción, simulé perfiles uniformes ( $b = 0$ ) de semillas bajo árboles cercanos,

colocando 20 semillas de *C. alba* a 0, 1, 2 y 5 m desde la base de un árbol parental hacia su vecino más cercano. Las semillas las puse dentro de recipientes (área 130 cm<sup>2</sup>) rellenas con tierra y hojarasca en su interior. En total construí seis perfiles de semillas bajo seis parejas de árboles cercanos diferentes, un perfil por pareja. Paralelamente, construí otros seis perfiles uniformes (b = 0) separados aproximadamente a 30 cm de los anteriores, utilizando el mismo protocolo experimental, pero impedí el acceso a los granívoros mediante malla plástica doble. Este experimento (perfil de semillas con acceso de granívoros vs. perfil de semillas sin acceso de granívoros) me permite evaluar la magnitud del efecto de los granívoros sobre el reclutamiento de plántulas. Comencé este experimento en Julio de 1990 y lo terminé en Enero de 1991. En esta última fecha estimé el porcentaje de semillas remanentes y la densidad total de plántulas emergidas.

Para verificar si las CRP observadas son concordantes con las CRP obtenidas experimentalmente, evalué las CRP bajo árboles cercanos en las cuatro poblaciones estudiadas. En cada población escogí al azar parejas de árboles vecinos más cercanos. En cada pareja, escogí una planta base y conté cada 0, 5 m en dirección a su vecino, el número de plántulas establecidas utilizando un cuadrado de madera de 0.25 m<sup>2</sup>. Estas observaciones las realicé durante Septiembre y Octubre

de 1990.

4) Algunas consideraciones metodológicas

a) los experimentos de campo los realicé solamente en la población Carrizo.

b) los niveles de densidad utilizados en los experimentos superan hasta en 15 veces las densidades de semillas observadas en terreno (aprox. 0,01 semilla/cm<sup>2</sup>). De este modo, los resultados obtenidos podrían ser más bien representativos de años con gran producción de semillas.

c) el protocolo experimental utilizado, supone que la remoción de semillas está directamente correlacionada con el consumo de semillas (Webb & Willson 1985).

d) el porcentaje de semillas remanentes en función de la distancia a la planta madre es un estimador de la curva P. La densidad de plántulas en función de la distancia a la planta madre es un estimador de la CRP.

e) los hongos pueden ser importantes predadores de semillas de C. alba (Bustamante & Walkowiak 1991). No obstante lo anterior, no me fue posible evaluar la mortalidad por hongos debido a las dificultades técnicas de excluirlas experimentalmente en el campo. El diseño experimental realizado supone que el factor hongo estuvo presente en todos los tratamientos.

f) para estudiar los perfiles de semillas (I) y las curvas de reclutamiento poblacional (CRP) bajo árboles aislados,

la distancia desde las plantas madres fue estandarizada en relación al ancho del dosel de los árboles adultos observados. De este modo, una semilla o una plántulas ubicada a una distancia menor que uno, significa que ella se encuentra ubicada bajo el dosel y si se encuentra a una distancia mayor que uno, está fuera del dosel.

## RESULTADOS

## 1) Verificación de supuestos

Supuesto 1: plantas madres aisladas ( $D/L \geq 2$ ) poseen un perfil de semillas con pendiente negativa ( $b < 0$ ).

Los perfiles de semillas en árboles aislados, decrecen con la distancia a la planta madre en todas las poblaciones estudiadas (Figura 5). No obstante la alta variabilidad en los valores de densidad de semillas, las pendientes estimadas a nivel de cada población, son significativamente diferentes de cero en todos los casos (Tabla 4).

Supuesto 2: Si dos plantas madres cercanas sobreponen completamente sus perfiles de semillas ( $D/L = 1$ ), el perfil resultante tiene pendiente cero ( $b = 0$ ).

Los perfiles de semillas bajo árboles cercanos tienden a ser uniformes (Fig. 6). Aún cuando se observa una alta variabilidad en los valores de densidad de semillas, las pendientes de los perfiles de semillas, no difieren significativamente de cero en las cuatro poblaciones estudiadas (Tabla 5).

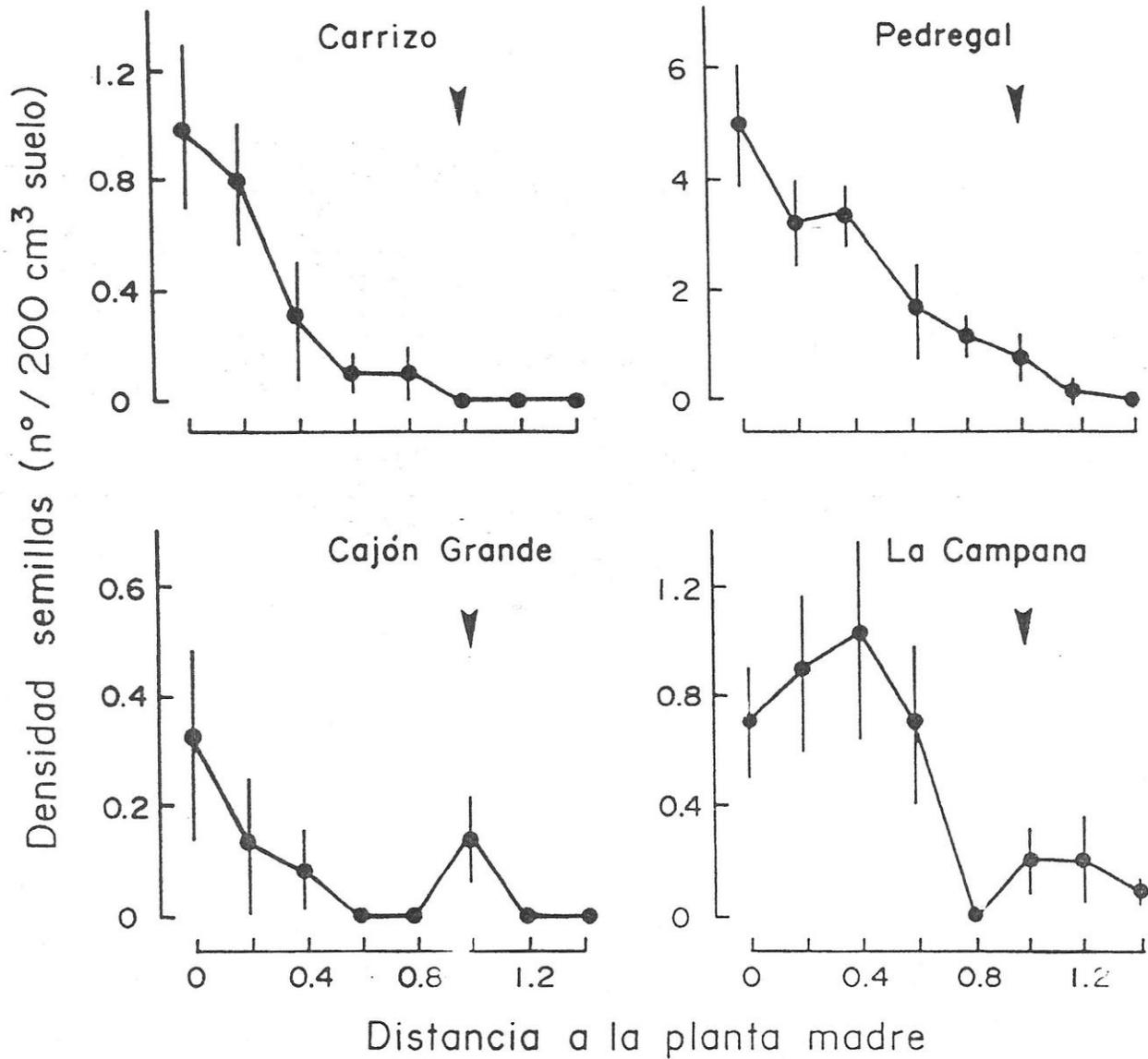


Figura 5.- Perfiles de semillas (I) en árboles aislados de *Cryptocarya alba*. La distancia a la planta madre ha sido estandarizada respecto del ancho del dosel de los árboles estudiados. En este caso, el valor 1 indica el borde del dosel. Los puntos en los gráficos representan el promedio  $\pm$  1 ee.

Tabla 4.- Pendientes de los perfiles de semillas (I) bajo árboles aislados de Cryptocarya alba. Los números entre paréntesis indican el número de árboles muestreados en cada población.

Población	Pendiente (Promedio $\pm$ 1 ee)	t	g.l.	p
Carrizo (10)	-0,70 $\pm$ 0,16	-4,3	76	<< 0,001
Pedregal (7)	-3,70 $\pm$ 0,54	-6,8	81	<< 0,0001
C. Grande (6)	-0,27 $\pm$ 0,08	-3,3	68	< 0,01
La Campana (8)	-0,66 $\pm$ 0,21	-3,2	96	< 0,01

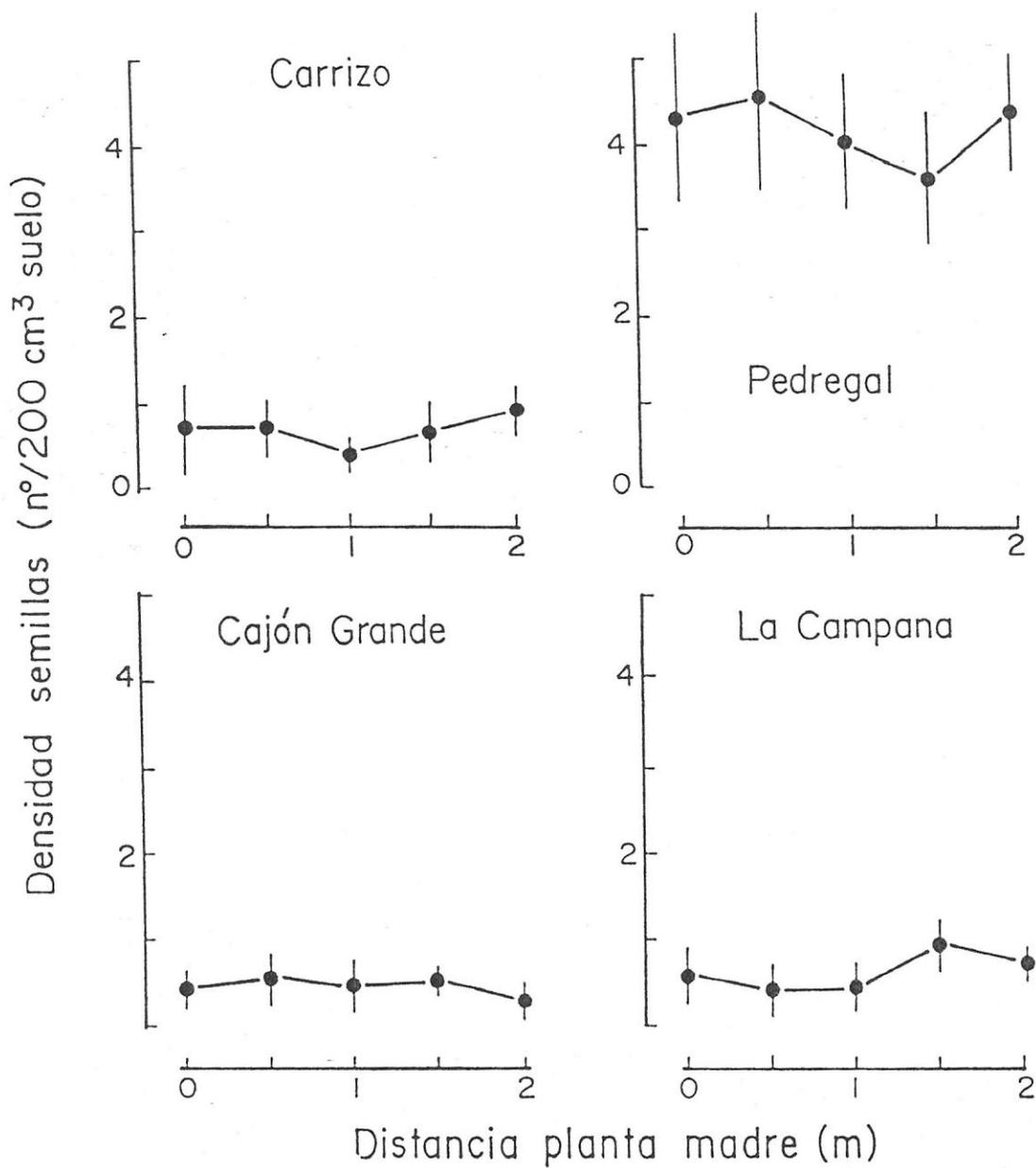


Figura 6.- Perfiles de semillas (I) en árboles cercanos de *Cryptocarya alba*. Los puntos en los gráficos representan el promedio  $\pm$  1 ee.

Tabla 5.- Pendientes de los perfiles de semillas (I) bajo árboles cercanos de Cryptocarya alba. Los números entre paréntesis, indican el número de parejas muestreadas.

Población	Pendiente (Promedio $\pm$ 1 ee)	t	g.l.	p
Carrizo (7)	0,01 $\pm$ 0,09	0,15	34	> 0,8
Pedregal (10)	-0,21 $\pm$ 0,29	0,71	48	> 0,4
C. Grande (10)	0,03 $\pm$ 0,03	0,79	39	> 0,4
La Campana (10)	0,06 $\pm$ 0,14	0,43	39	> 0,6

Supuesto 3: La distribución de sitios seguros para las semillas es independiente de la distancia a la planta madre. Si esto es cierto, entonces el porcentaje de semillas germinadas en función de la distancia a la planta madre se mantendrá constante ( $b = 0$ ).

Bajo árboles aislados, el porcentaje de semillas germinadas decrece con la distancia a la planta madre (Figura 7a), en forma significativa (Tabla 6). Bajo árboles cercanos en tanto, el porcentaje de semillas germinadas en función de la distancia a la planta madre, se mantiene constante (Figura 7b), con una pendiente que no es significativamente diferente de cero (Tabla 6).

### 3) Verificación de las predicciones

Predicción 1: bajo plantas madres aisladas ( $D/L \geq 2$ ), los granívoros densoindependientes (ver Anexo 1), generan una curva P con pendiente cero ( $b = 0$ ), en consecuencia, la CRP resultante tendrá una pendiente negativa ( $b < 0$ ).

La curva de sobrevivencia de semillas P generada por los granívoros presenta una pendiente negativa (Figura 8) y significativamente diferente de cero (Tabla 7). En el caso de la curva P observada en ausencia de granívoros, aún cuando las exclusiones no fueron 100% eficientes (hubo consumo parcial de semillas en al menos dos situaciones, ver Figura 8), éste no fue tan intenso como para afectar su pendiente, la cual no fue significativamente diferente de cero (ver Tabla 7).

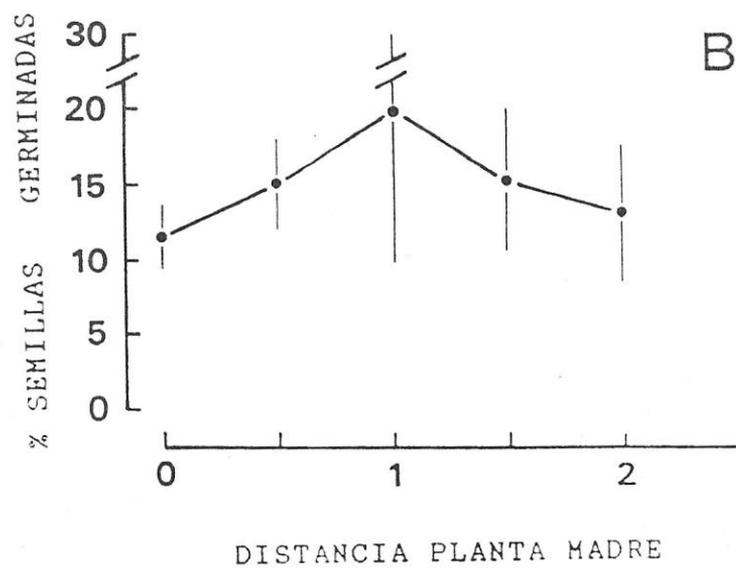
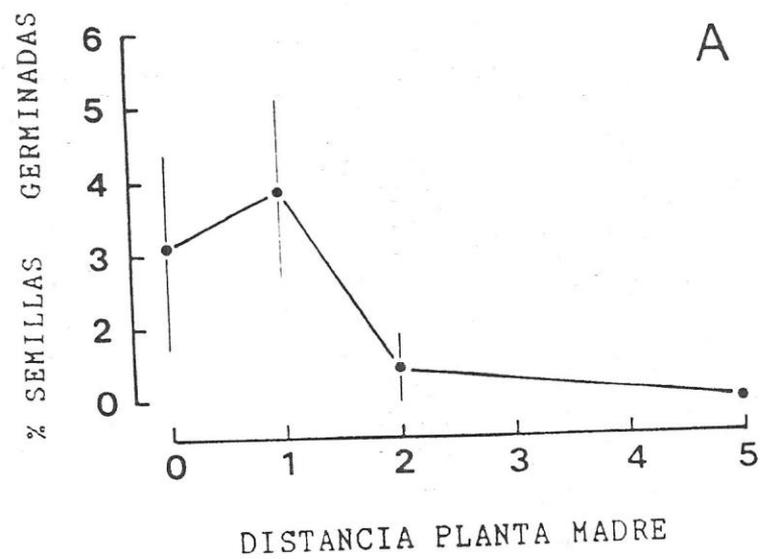


Figura 7.- Proporción de semillas germinadas en función de la distancia a la planta madre en Cryptocarya alba en a) árboles aislados y b) árboles cercanos.

Tabla 6.- Estimación de la pendiente del porcentaje de semillas germinadas en función de la distancia a la planta madre, para árboles aislados y cercanos de Cryptocarya alba.

Tipo de Arbol	Pendiente (Promedio $\pm$ 1 ee)	t	g.l.	P
Aislado	-1,01 $\pm$ 0,50	-2,02	23	= 0,05
Cercano	0,65 $\pm$ 1,02	0,64	23	> 0,53

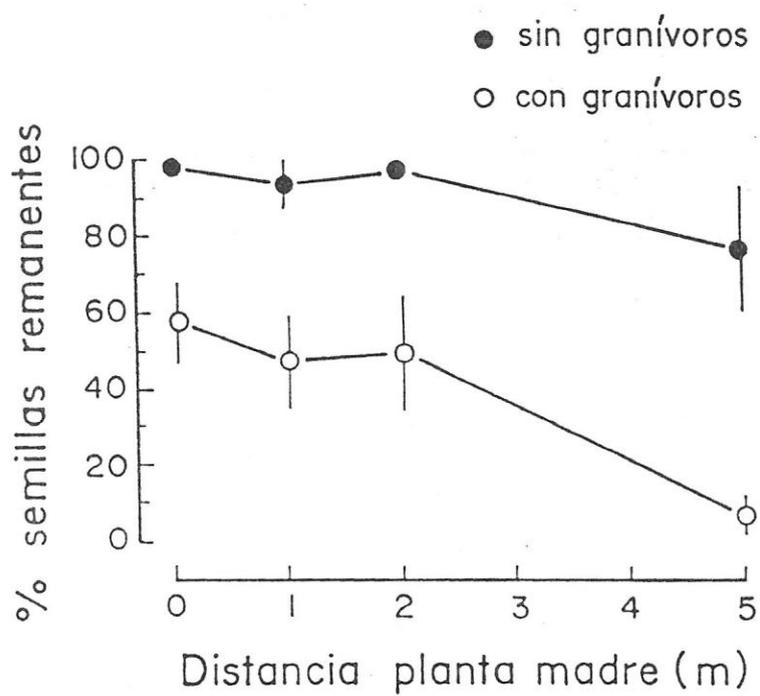


Figura 8.- Curva de sobrevivencia de semillas (P) en árboles aislados de *Cryptocarya alba* a) sin granívoros y b) con granívoros.

Tabla 7.- Pendientes de la curva de sobrevivencia de semillas P y curva de reclutamiento poblacional CRP en árboles aislados de Cryptocarya alba.

	Pendiente (Promedio $\pm$ 1 ee)	t	g.l.	p
a) con granivoros				
P	-0,15 $\pm$ 0,05	-2,81	23	< 0,05
CRP	-0,15 $\pm$ 0,08	-2,00	23	= 0,06
b) sin granivoros				
P	0,06 $\pm$ 0,04	1,63	23	> 0,10
CRP	-0,83 $\pm$ 0,19	-4,28	23	<< 0,001

Las CRP obtenidas tanto en presencia como en ausencia de granívoros tuvieron una pendiente negativa (Fig. 9). Sin embargo, sólo en ausencia de granívoros su valor fue significativamente diferente de cero (Tabla 7). Al comparar los interceptos de las CRP, estos resultaron ser significativamente diferentes entre sí ( $t = 2,45$ , g.l. = 45,  $P < 0,01$ , ver Figura 9). Finalmente, al comparar la abundancia total de plántulas que finalmente lograron establecerse a Enero de 1991, ésta fue significativamente mayor en ausencia de granívoros que en presencia de granívoros (ANOVA,  $F = 4,67$ , g.l. = 1,  $P < 0,05$ ; ver Tabla 8).

La curva de sobrevivencia de semillas  $P$  generada por los granívoros a partir de un perfil uniforme de semillas ( $b = 0$ ) realizado en forma artificial, presenta una pendiente negativa (Figura 10) y significativamente diferente de cero (Tabla 10). La CRP resultante también presenta una pendiente negativa (Figura 11) y significativamente diferente de cero (Tabla 9). Las CRP observadas naturalmente en las cuatro poblaciones en estudio (Figura 12) tienen pendientes negativas y significativamente diferentes de cero (Tabla 10). Cabe destacar que en todas las poblaciones estudiadas, las plántulas se ubican exclusivamente bajo el dosel, tendiendo a concentrarse preferentemente en la base de los árboles adultos (Figura 12).

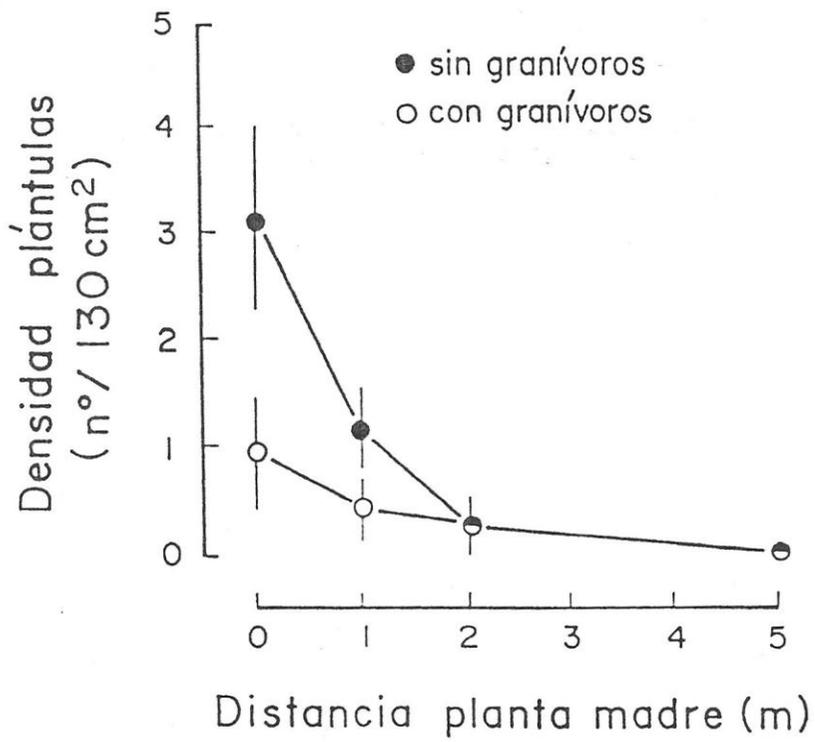


Figura 9.- Curvas de reclutamiento poblacional (CRP) bajo árboles aislados de *Cryptocarya alba* a) sin granívoros y b) con granívoros.

Tabla 8.- Densidad de plántulas reclutadas (número de plántulas / 130 cm<sup>2</sup>, a Enero de 1990, bajo árboles aislados y árboles cercanos de Cryptocarya alba, en presencia y en ausencia de granívoros. Se muestra el promedio  $\pm$  1 ee, obtenidos al agrupar todos los valores de densidad de plántulas registrados bajo los árboles adultos. El número total de réplicas en cada tratamiento fue de 24.

---

	Con granívoros	Sin granívoros
A. Aislados	0,38 $\pm$ 0,16	0,92 $\pm$ 0,29
A. Cercanos	1,13 $\pm$ 0,24	2,21 $\pm$ 0,45

---

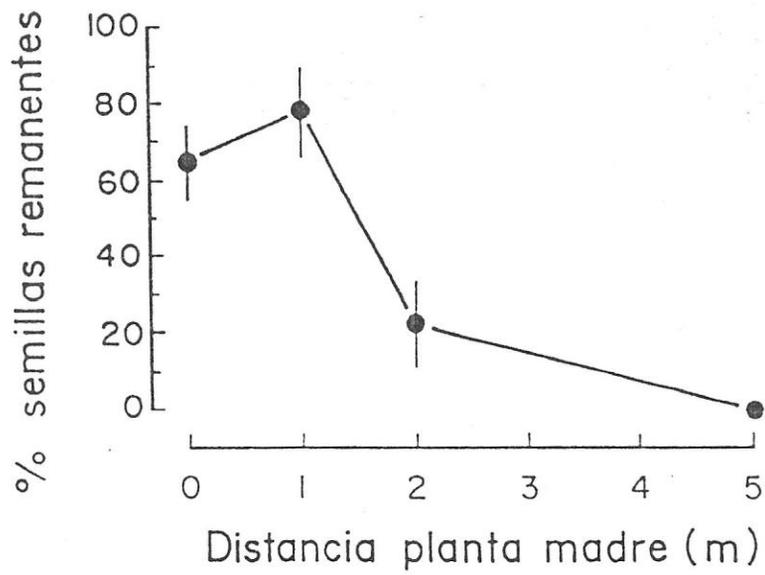


Figura 10.- Curva de sobrevivencia de semillas (P) obtenidas de perfiles uniformes de semillas en árboles aislados en Cryptocarya alba.

Tabla 9.- Pendientes de la curva de sobrevivencia de semillas P y la curva de reclutamiento poblacional CRP obtenidas a partir de perfiles uniformes de semillas bajo árboles aislados de Cryptocarya alba.

Curvas	Pendiente (Promedio $\pm$ 1 ee)	t	g.l.	p
P	-0,25 $\pm$ 0,05	-4,9	23	< 0,001
CRP	-0,17 $\pm$ 0,08	-2,2	23	< 0,05

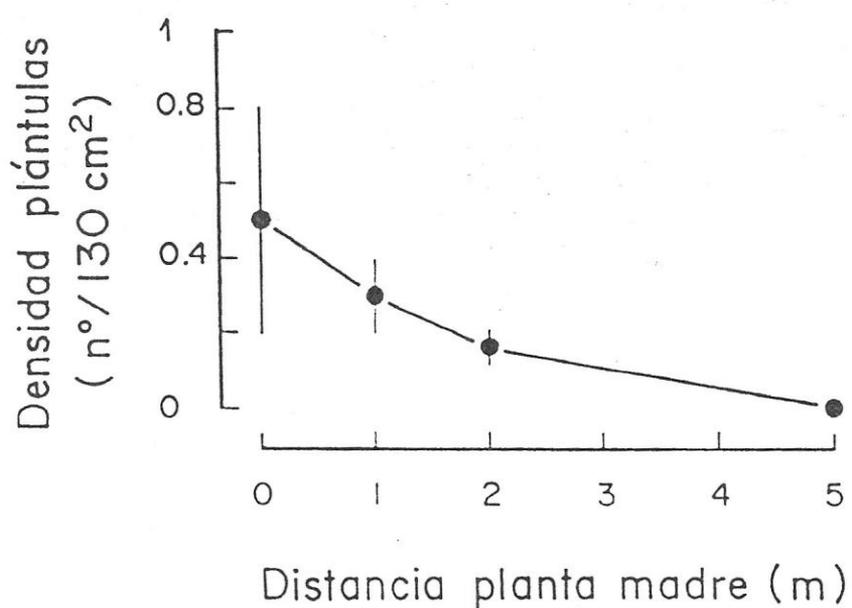


Figura 11.- Curva de reclutamiento poblacional (CRP) obtenida a partir de perfiles uniformes de semillas en árboles aislados de Cryptocarya alba.

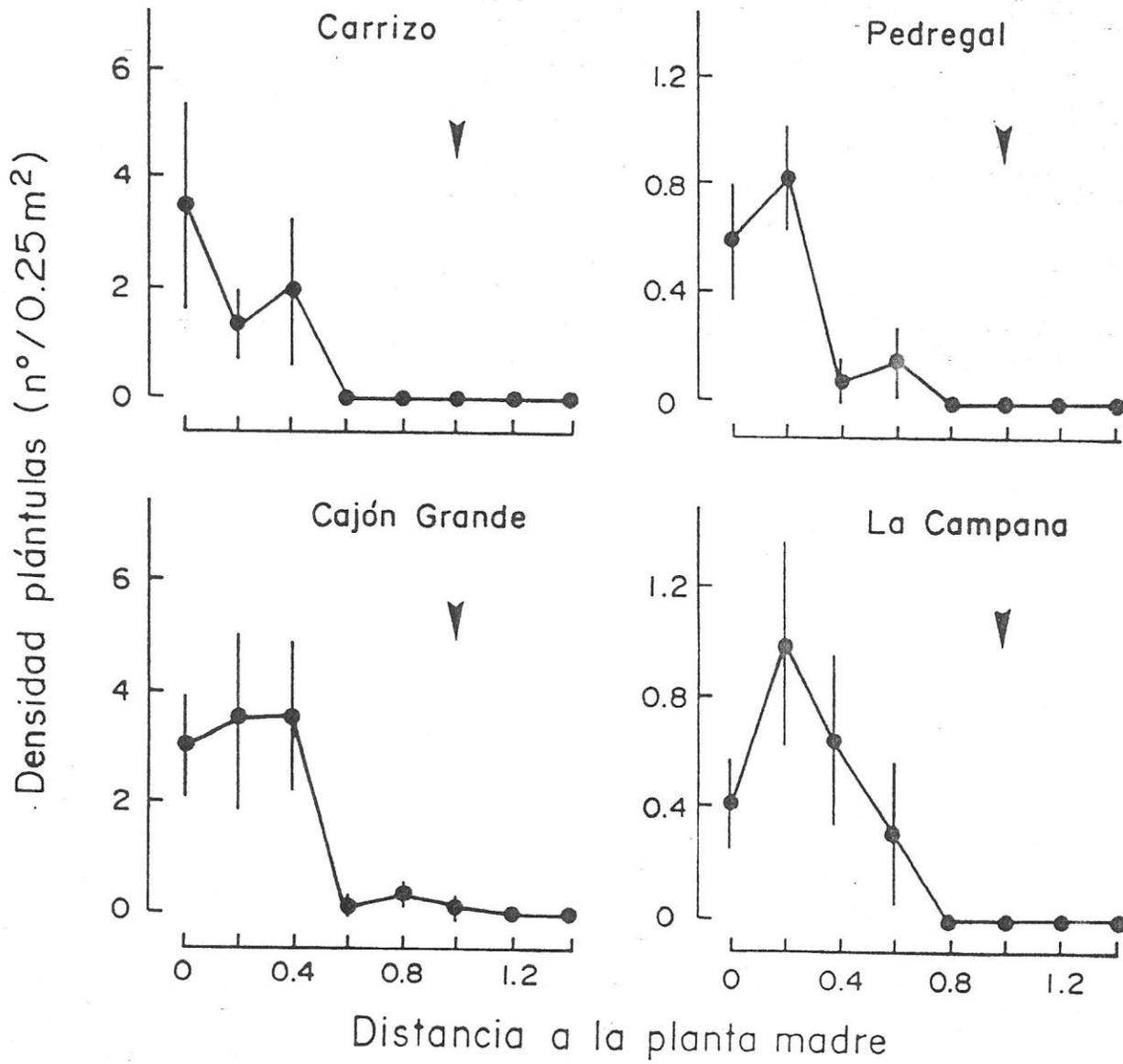


Figura 12.- Curvas de reclutamiento poblacional (CRP) observadas bajo árboles aislados de *Cryptocarya alba*.

Tabla 10.- Pendientes de las CRP observadas bajo arboles aislados de Cryptocarva alba.

Población	Pendiente (Promedio $\pm$ 1 ee)	t	g.l.	F
Carrizo	-2,23 $\pm$ 0,22	-1,01	37	< 0,05
Pedregal	-0,52 $\pm$ 0,11	-4,65	89	<< 0,0001
Cajón Grande	-2,97 $\pm$ 0,67	-4,42	56	<< 0,001
La Campana	-0,49 $\pm$ 0,16	-3,06	86	< 0,01

Predicción 2: Bajo plantas madres cercanas ( $D/L = 1$ ), los granívoros determinan una curva P constante ( $b = 0$ ) y, la CRP resultante siempre será una función constante ( $b = 0$ ).

La curva de sobrevivencia de semillas P en presencia de granívoros (Figura 13) presenta una pendiente que no es significativamente diferente de cero (Tabla 11a). Se aprecia que la mortalidad de semillas por consumo fue muy bajo ( $< 20\%$  a lo largo de todo el transecto). De igual forma, las CRP obtenidas, tanto en presencia como en ausencia de granívoros (Figura 14) presentan una pendiente que no es significativamente diferente de cero (Tabla 11b). Al comparar los interceptos de las CRP, éstos son significativamente diferentes entre sí ( $t = 1,19$ , g.l. = 44,  $P > 0,10$ ). Al comparar la abundancia total de plántulas que lograron establecerse a Enero de 1991, esta fue significativamente mayor en ausencia de granívoros que en presencia de granívoros (ANOVA,  $F = 4,17$ , g.l. = 1,  $P < 0,05$ , ver Tabla 9). Finalmente, las pendientes de las CRP observadas en las cuatro poblaciones en estudio (Figura 15) no difieren significativamente de cero (Tabla 13).

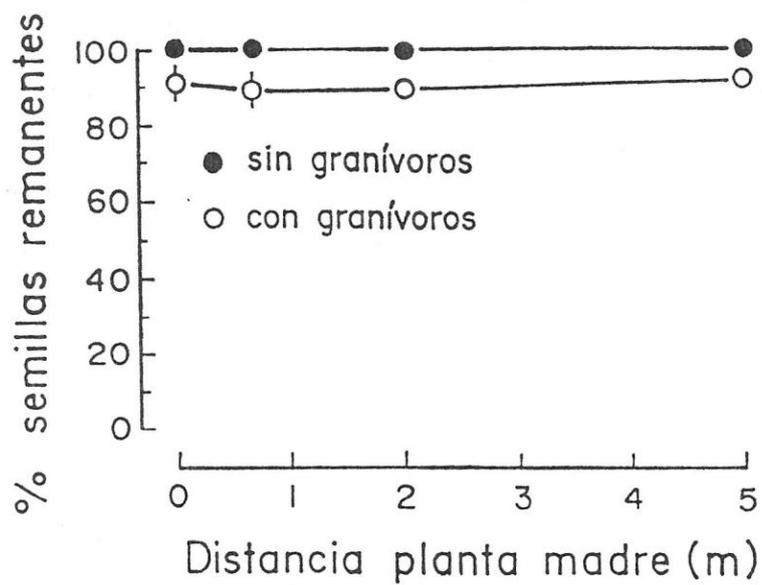


Figura 13.- Curvas de sobrevivencia de semillas (P) en árboles cercanos de Cryptocarya alba a) sin granívoros y b) con granívoros.

Tabla 11.- Pendientes de la curva de sobrevivencia de semillas P y de la curva de reclutamiento poblacional CRP bajo árboles cercanos de Cryptocarya alba.

	Pendiente (Promedio $\pm$ 1 ee)	t	g.l.	p
-----				
a) con granívoros				
P	-0,01 $\pm$ 0,01	-0,60	23	> 0,50
CRP	0,08 $\pm$ 0,22	0,38	23	> 0,50
-----				
b) sin granívoros				
P	0,02 $\pm$ 0,01	1,40	23	> 0,15
CRP	-0,45 $\pm$ 0,40	-1,13	23	> 0,20
-----				

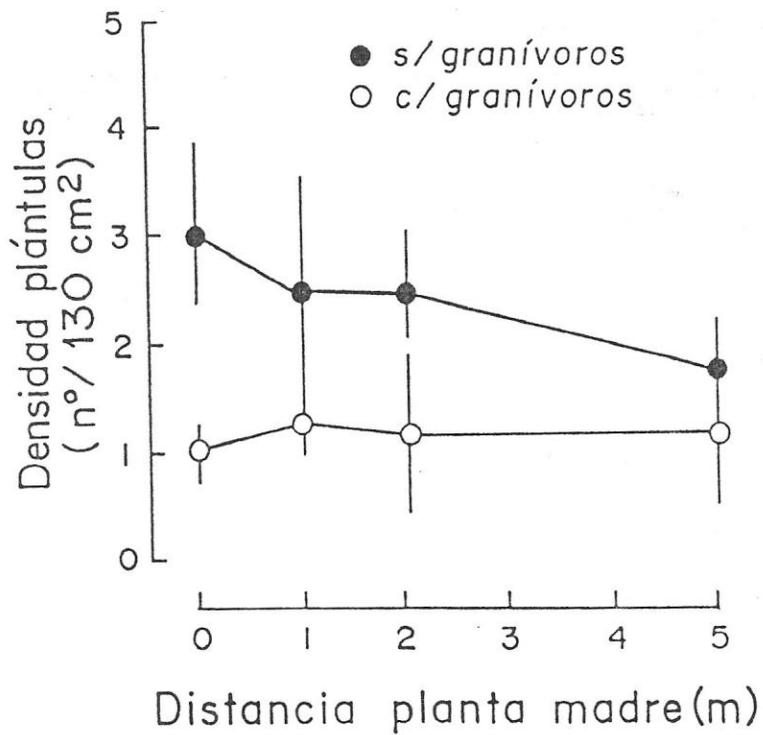


Figura 14.- Curvas de reclutamiento poblacional (CRP) obtenidas experimentalmente en árboles cercanos de Cryptocarya alba a) sin granívoros y b) con granívoros.

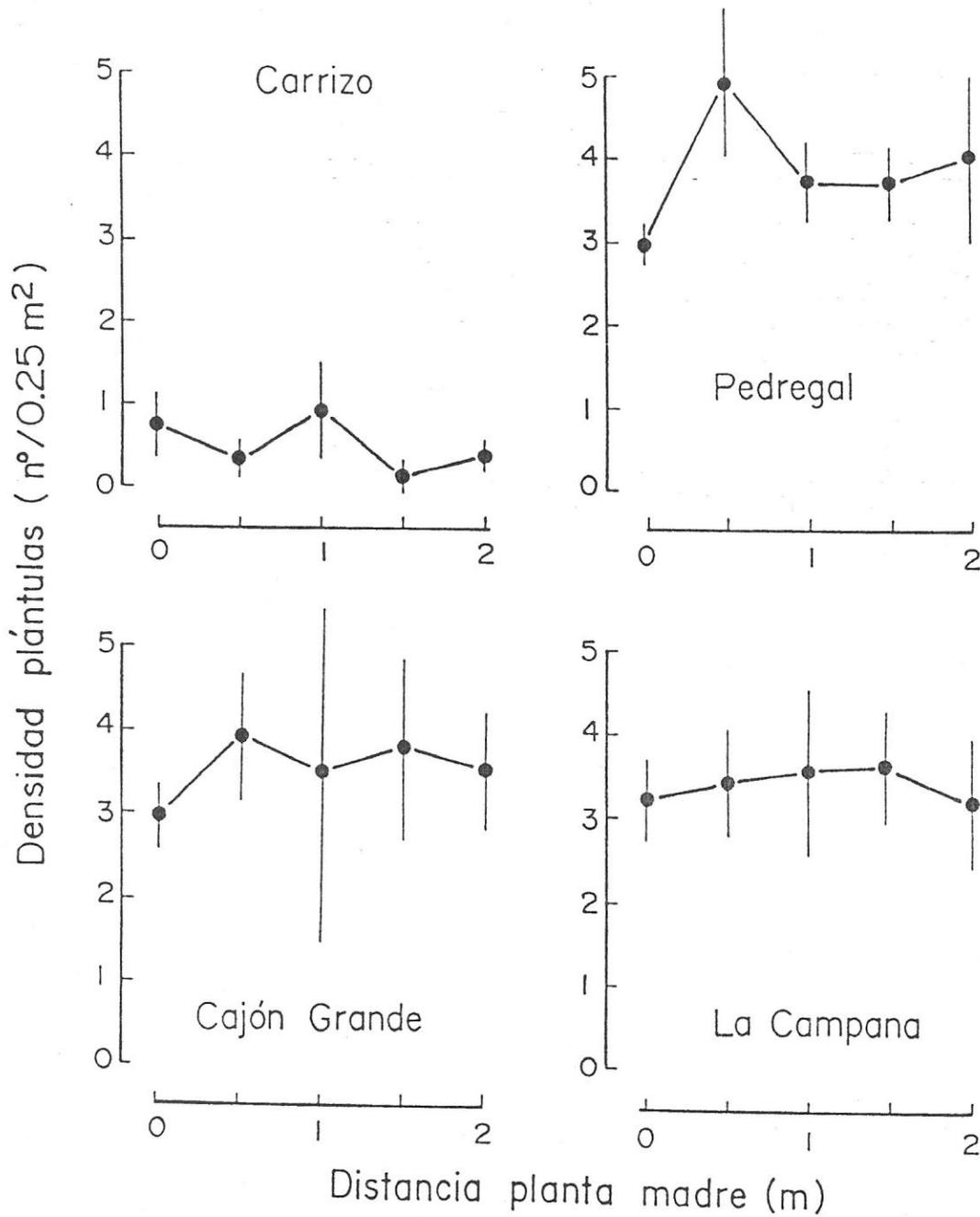


Figura 15.- Curvas de reclutamiento poblacional (CRP) observadas bajo árboles cercanos de *Cryptocarya alba*.

Tabla 12.- Pendientes de las CRP observadas bajo árboles cercanos de Cryptocarya alba.

Población	Pendiente (Promedio $\pm$ 1 ee)	t	g.l.	P
Carrizo	-0,10 $\pm$ 0,11	-0,94	34	P > 0,30
Pedregal	0,09 $\pm$ 0,30	0,29	49	P > 0,50
Cajón Grande	0,24 $\pm$ 0,54	0,44	39	P > 0,50
La Campana	0,16 $\pm$ 0,36	0,45	39	P > 0,50

## DISCUSION

Los modelos de reclutamiento poblacional formulados a la fecha suponen que las plantas madres se encuentran muy distanciadas entre sí (Janzen 1970, Hubbell 1980, Becker et al. 1985, McCanny 1985, Howe 1989, Thomas 1989). El estudio de los procesos de reclutamiento poblacional en el contexto de una población de plantas madres, permite derivar relaciones espaciales no consideradas anteriormente. El objetivo fundamental de esta tesis fue poner a prueba la hipótesis que la distancia entre plantas adultas es una variable que puede modular los efectos de los granívoros sobre la distribución espacial de la plántulas respecto de sus padres. Para ello formulé un modelo gráfico que explora el efecto de los granívoros sobre la CRP, bajo condiciones de planta madre aislada ( $D/L \geq 2$ ) y planta madre cercana ( $D/L = 1$ ). La puesta a prueba de esta hipótesis general la realicé verificando experimentalmente la validez de los supuestos y predicciones del modelo formulado, utilizando a Cryptocarya alba (MOOL.) LOOSER (Lauraceae) como sujeto de estudio. Los resultados obtenidos en esta tesis se resumen en la Tabla 13.

Tabla 13.- Resumen de los resultados. El signo (+) indica que el supuesto o la predicción del modelo ha sido corroborados; el signo (-) denota lo opuesto. Las letras (na) indican que el supuesto o la predicción no es atingente al tipo de planta en cuestión.

-----		
Planta		
-----	-----	-----
Supuesto ó Predicción	Aislada (D/L > 2)	Cercana (D/L = 1)
-----	-----	-----
a) Supuesto 1: Perfil semillas con pendiente $b < 0$	+	na
b) Supuesto 2: Perfil semillas con pendiente $b = 0$	na	+
c) Supuesto 3: Distribución de sitios seguros independiente distancia planta madre	-	+
e) Predicción 1: Granívoros densoindependen- dientes generan curva P con pendiente $b = 0$	-	na
f) Predicción 2: Granívoros siempre determinan curva P con pendiente $b = 0$ .	na	+
-----		

En esta sección voy a comentar críticamente los supuestos y predicciones del modelo a partir de la evidencia experimental obtenida. Discutiré algunas implicancias teóricas del modelo, específicamente hacia la estructura espacial de las poblaciones. Finalmente, voy a discutir lo aprendido sobre el reclutamiento de plántulas en C. alba, en el contexto del matorral centro-chileno.

## 1) Evaluación de supuestos y predicciones

La corroboración empírica de los supuestos 1 y 2 (Tabla 13) permite concluir que efectivamente la distancia entre plantas madres afecta los patrones de distribución y abundancia de semillas en el espacio. Las semillas pueden concentrarse bajo las plantas madres aisladas formando parches de alta densidad (Figura 5) o bien distribuirse en forma homogénea bajo el dosel de los árboles cercanos (Figura 6). En relación al supuesto 3 (ver Tabla 13), éste se cumple sólo si los árboles están muy cercanos entre sí. En efecto, la sobreposición de sus doseles determinaría un ambiente homogéneo, posiblemente en términos de luminosidad y humedad del suelo, lo cual determinará que la probabilidad de germinación sea la misma a cualquier distancia de la planta madre.

Bajo plantas aisladas, la distribución de sitios seguros para las semillas no es independiente de la distancia a la planta madre (Tabla 13). Si el adulto está alejado de otros conoespecíficos, la presencia de su dosel define dos ambientes contrastantes: bajo y fuera del dosel. En este caso, la distribución de sitios seguros va a ser heterogénea para especies de plantas tolerantes e intolerantes a la sombra: si es tolerante a la sombra (sensu Denslow 1987), éstos se encuentran bajo el dosel y si es

intolerante a la sombra (sensu Denslow 1987), éstos se van a concentrar fuera del dosel. O sea, la distancia entre los adultos, define la distribución los sitios seguros para las semillas via la estructuración de un dosel continuo (árboles cercanos) o bien discontinuo (árboles aislados).

La obtención de curvas P con pendiente negativa a partir de perfiles de semillas con pendiente negativa, (Figura 8), no es concordante con la predicción 2, pues ésta establece que si los granívoros son densoindependientes (Anexo 1), la función P deberá tener una pendiente cero. Los resultados obtenidos (Figura 8), sugieren que los granívoros se habrían comportado como si fueran inversamente densodependientes. Sin embargo, la curva P con pendiente negativa (Figura 10), obtenida esta vez al construir experimentalmente perfiles uniformes de semillas, permite concluir que las variaciones en la densidad de las semillas podrían en algunos casos, no afectar los patrones de consumo de semillas. O sea, una función P con pendiente negativa no necesariamente va a ser consecuencia de la acción de granívoros inversamente densodependientes, como lo establece mi modelo. Este mismo resultado podría producirse si los granívoros dominantes cerca de las plantas madres son diferentes a los granívoros existentes lejos de ellas y si estos últimos consumen mas semillas, a densidad constante (Anexo 3).

Al construir experimentalmente un perfil uniforme de semillas bajo las plantas madres cercanas, el consumo de semillas resultó ser constante (Figura 10) y, la CRP obtenida tuvo una pendiente cero (Figura 11). En este caso, se corrobora que los granívoros siempre tienen el mismo patrón de consumo debido a la existencia de una densidad homogénea de semillas.

En resumen, la evidencia experimental contradice la mayoría de los supuestos y predicciones de mi modelo, en plantas madres aislada pero no en plantas madres cercanas (ver Tabla 13).

No obstante lo anterior, mis resultados demuestran la importancia de considerar la distancia entre las plantas madres como una variable relevante para estudiar el reclutamiento de las plántulas ya que, por una parte, modifica la forma de los perfiles de semillas (lo cual puede ser relevante para los granívoros) y por otra, afecta la distribución de los sitios seguros para las semillas, específicamente cuando los árboles adultos se encuentran muy separados entre sí. Además, mis resultados demuestran que una distribución heterogénea de semillas en el espacio, como por ejemplo la distribución de semillas bajo plantas aisladas, no es lo único que determina al efecto de los granívoros sobre el espaciamiento entre las plántulas y los adultos, como había sido considerado inicialmente por mi

modelo; una segregación espacial de ensambles de granívoros diferentes, cada uno con diferentes tasas de consumo de semillas, también pueden afectar la curva de sobrevivencia de semillas  $P$  y determinar en algunos casos, pendientes idénticas a las predichas inicialmente por mi modelo.

Propongo revisar algunos conceptos utilizados en los modelos de reclutamiento propuestos a la fecha, incluido el mío. En primer lugar, la definición de árbol aislado o árbol muy separado de sus conoespecíficos, comunmente utilizado en estos modelos, debe replantearse (Janzen 1970, Hubbell 1980, McCanny 1985, Howe 1989, Thomas 1989, mi modelo). No es lo mismo un árbol separado de sus conoespecíficos, dentro de un bosque con un dosel continuo de vecinos interespecíficos (e.g. el bosque tropical de Janzen 1970), que un árbol muy separado de sus vecinos en una población uniespecífica, uno ubicado en el borde de un claro, un árbol sobreviviente de un bosque original talado, o bien un adulto colonizador recién establecido. Mientras en el primer caso, la dispersión de semillas se realiza dentro de un hábitat en donde los sitios seguros se encuentran homogéneamente distribuidos, en el segundo caso es muy probable que las condiciones abióticas existentes bajo el dosel sean completamente diferentes a las existentes fuera del dosel (Uhl et al. 1982, Uhl & Buschbacher 1985, Del Pozo et al. 1985, Guevara et al. 1986, Janzen 1987, Guevara &

Laborde 1990, Williams-Linera 1990a, 1990b, Nepstad et al. 1991). Bajo un árbol aislado "tipo Janzen", el reclutamiento puede producirse cerca o lejos de la planta madre, según operen los factores bióticos de mortalidad de semillas y plántulas (granivoría, herbivoría, competencia, patógenos). Bajo un árbol aislado del segundo tipo (i.e. árbol "verdaderamente aislado"), el reclutamiento de plántulas se va a producir en último término, cerca o lejos del dosel, según las condiciones abióticas que requieren las semillas para germinar y establecerse.

Segundo, si las semillas son dispersadas a "sitios inseguros", su consumo por parte de los granívoros, por intenso que sea, va a ser irrelevante para el establecimiento de plántulas pues de todas maneras estas semillas no tienen posibilidades de establecerse (Andersen 1989). En resumen, la distribución de los sitios seguros para las semillas, define las condiciones bajo las cuales los granívoros van a ser o no relevantes sobre el reclutamiento de las plántulas. Este efecto conjunto de factores abióticos (sitios seguros) y bióticos (granívoros) no ha sido considerado en ninguno de los modelos de reclutamiento formulados a la fecha, incluido el mío.

Propongo formular un nuevo modelo de reclutamiento para plantas madres aisladas que incluya, por una parte, al contraste abiótico existente bajo y fuera del dosel y, por

otra, a una presión de granivoría que incrementa al alejarse de la planta madre (curva P con pendiente positiva), que se mantiene constante (curva P con pendiente neutra) o bien que decrece con la distancia a la planta madre (curva P con pendiente negativa).

Si la distribución de sitios seguros es independiente de la distancia a la planta madre, las CRPs esperadas son idénticas a las propuestas inicialmente por mi modelo de reclutamiento (Figuras 3a, 3b y 3c). Las especies que satisfacen estas condiciones serían especies generalistas para las cuales la germinación de semillas se puede producir bajo o fuera del dosel, con igual probabilidad. Si las especies son tolerantes a la sombra (o bien especies primarias sensu Brokaw 1985), los sitios seguros están concentrados donde hay menor luminosidad, o sea bajo el dosel de la planta madre. Si éstas son intolerantes a la sombra (o bien pioneras sensu Brokaw 1985), los sitios seguros están donde existe mayor luminosidad, o sea fuera del dosel de la planta madre. Al superponer gráficamente el efecto dosel, junto con los tres tipos de curvas P generadas por granivoría (e.g. con pendiente positiva, neutra o negativa), se obtienen las CRPs ilustradas en las Figuras 15 y 16.

En el caso de las especies tolerantes a la sombra, todas las CRP están truncadas a la derecha (Figuras 15a, b y c). Si la curva P posee una pendiente positiva, la CRP tiene pendiente positiva y su máximo está en el límite del dosel

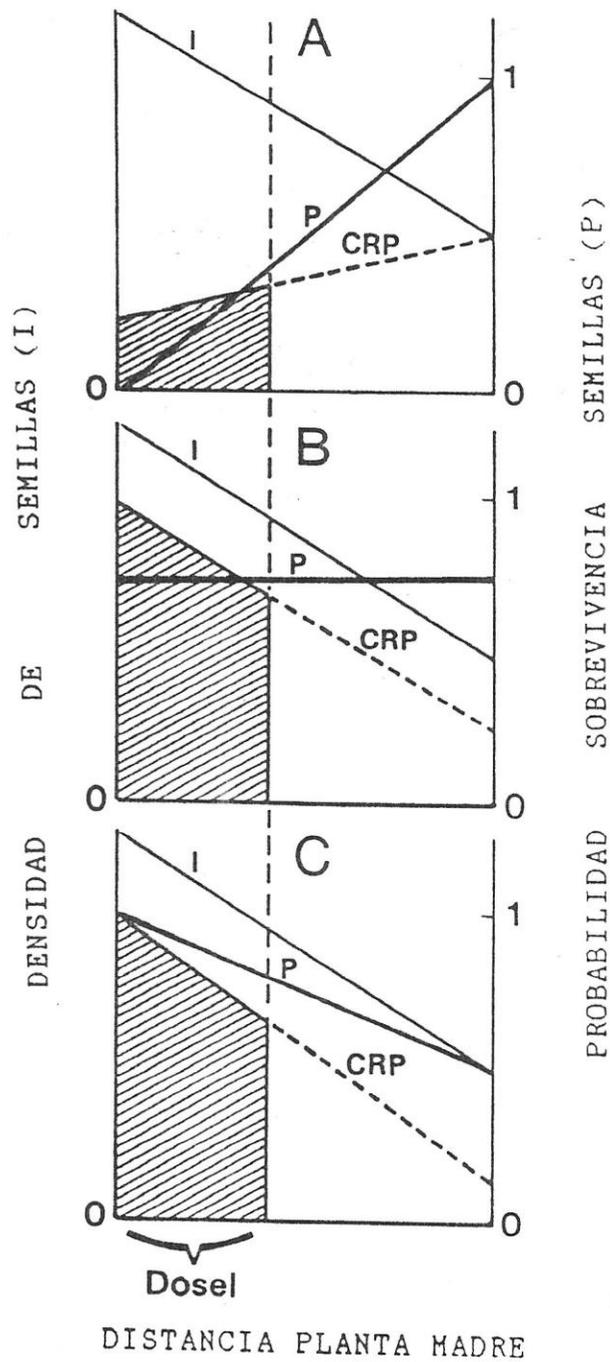


Figura 15.- Modelo alternativo de reclutamiento poblacional para una planta madre aislada tolerante a la sombra. Se distinguen dos áreas: bajo y fuera del dosel de la planta madre. CRPs obtenidas si la curva P tiene a) pendiente positiva, b) pendiente neutra y c) pendiente negativa.

(Figura 15a). Si la curva P posee una pendiente neutra (Figura 15b) o negativa (Figura 15c), en ambos casos las CRP tienen pendiente negativa, y sus puntos máximos se ubican inmediatamente al lado del árbol parental.

Si las plantas son intolerantes a la sombra, todas las CRPs están truncadas a la izquierda (Figuras 16a, b, c). Si la curva P posee una pendiente positiva, la CRP posee pendiente positiva y su máximo se ubica lejos del dosel del árbol parental (Figura 16a). Si la curva P posee una pendiente neutra (Figura 16b) o negativa (Figura 16c), en ambos casos las CRP poseen una pendiente negativa, con sus máximos ubicados justo en el límite del dosel.

De estos modelos se deduce que los granívoros van a limitar fuertemente el reclutamiento de las plántulas si las semillas que van a ser consumidas con mayor intensidad son justamente aquellas que fueron dispersadas hacia sus sitios seguros (Andersen 1989) (ver Figuras 15a y 16c). Dada la importancia de estas semillas para la persistencia de las poblaciones, uno debiera esperar que bajo estas condiciones (Figuras 15a y 16c) se seleccionen atributos que minimicen el riesgo de predación. Si las semillas mayormente consumidas son las dispersadas fuera de sus "sitios seguros" (ver Figuras 15c y 16a), la granivoría será comparativamente menor sobre el reclutamiento de plántulas, pues estas semillas aún en ausencia de granívoros, no tienen ninguna

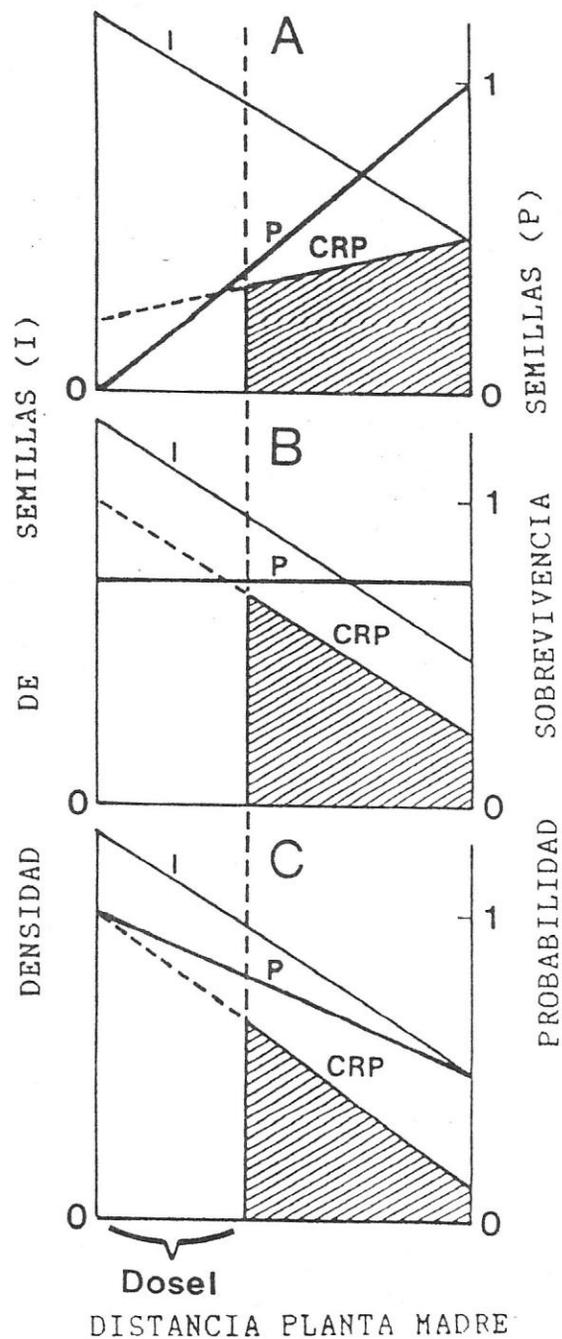


Figura 16.- Modelo alternativo de reclutamiento poblacional para una planta aislada intolerante a la sombra. Se distinguen dos zonas: bajo y fuera del dosel de la planta madre. CRPs predichas si la curva P tiene a) pendiente positiva, b) pendiente neutra y c) pendiente negativa.

posibilidad de originar nuevas plántulas. En el caso de los modelos de las Figuras 15c y 16a, el reclutamiento de plántulas se vería limitado sólo si el consumo de las semillas ubicadas en los sitios seguros es lo suficientemente intenso como para reducir significativamente la densidad de semillas y por ende el número de plántulas que llegan a establecerse.

## 2) Implicancias sobre la estructura espacial

El modelo de reclutamiento poblacional propuesto en esta tesis, permite deducir algunas consecuencias poblacionales. Si las plantas madres están aisladas, las semillas se van a concentrar preferentemente bajo el dosel. En términos de probabilidades de reclutamiento de las plántulas, existe una disminución al alejarse de la planta madre, por lo que es esperable la formación de agregados de plántulas, cerca de la planta madre. La acción de los granívoros hace que las plántulas tiendan a concentrarse cerca o lejos de las plantas madres, pero en ambos casos, la estructura espacial de las plántulas va a ser en agregados, por cuanto, sus probabilidades de reclutamiento están heterogéneamente distribuidas. Esta estructura espacial en agregados, es corroborada al estudiar algunos patrones de distribución espacial descritos en bosques tropicales. En efecto, en una elevada proporción de especies de árboles, los individuos más jóvenes presentan una distribución

espacial en agregados, bajo las plantas madres, como consecuencia de granivoría (Hubbell 1979, 1980).

Si las plantas madres están muy cercanas entre sí, el perfil de semillas resultante es uniforme en ausencia o en presencia de granívoros. Un perfil de semillas uniforme determina que la probabilidad de reclutamiento sea la misma a cualquier distancia entre las plantas madres. Bajo estas condiciones, se puede predecir que la estructura espacial de las plántulas va a ser aleatoria (Anexo 2). Esta predicción se ve corroborada en tres de las cuatro poblaciones estudiadas en esta tesis (Anexo 2).

No encontré en la literatura estudios de estructura espacial en plantas, comparables a la condición de planta madre cercana, como la definida en esta tesis. Esto hace en principio difícil aplicar un protocolo comparativo, en la búsqueda de otras evidencias que apoyen o rechacen la hipótesis de aleatoriedad. No obstante, algunos estudios de estructura espacial de árboles juveniles (DAP < 20 cm) me permiten contrastar de modo indirecto esta hipótesis, bajo el supuesto que la estructura espacial detectada en las plantas juveniles es la misma que tenían al estado de plántula.

En un estudio realizado en bosques templados y tropicales (Armesto et al. 1986), se encontró que en el 80 % de los casos (n = 10) la estructura espacial de los

juveniles es del tipo aleatorio (Armesto et al. 1986). Este patrón espacial es explicado por la existencia de perturbaciones de gran escala (e.g. deslizamientos de tierra, fuego, vulcanismo, tormentas de nieve, huracanes) las cuales generan parches homogéneos. De este modo, la probabilidad de reclutamiento es constante dentro de estos parches. Yo propongo que la estructura espacial aleatoria observada en estas plantas, también puede explicarse por un factor intrínseco a la población, como es la cercanía entre conoespecíficos. Esta cercanía determina que las probabilidades de reclutamiento de plántulas sean constantes, via la formación de una zona en donde la densidad de semillas es homogénea.

El mecanismo generador de aleatoriedad que propongo no es excluyente del propuesto por Armesto et al. (1986). Lo que cambia en las dos proposiciones es el tiempo y el modo en que operan los mecanismos homogenizadores de las probabilidades de reclutamiento. Las perturbaciones de gran escala homogenizan los recursos dentro de la zona perturbada, lo cual determina una estructura espacial aleatoria en las especies pioneras que inician la colonización del parche (Armesto et al. 1986). Por otro lado, la homogenización de las probabilidades de reclutamiento, via una distribución homogénea de las semillas en el espacio, es independiente del estado

sucesional de las especies y, para operar sólo requiere de la presencia de una población de adultos establecidos, a una densidad tal que existan sobreposiciones completas de los perfiles de semillas.

### 3) Granivoría y reclutamiento de plántulas de Cryptocarya alba.

El modelo propuesto en esta tesis explica y predice muy bien el efecto de los granívoros sobre las CRP de Cryptocarya alba, bajo árboles cercanos pero no bajo árboles aislados. En el primer caso, mis experimentos demostraron que los granívoros son incapaces de modificar el espaciamiento entre las plántulas y sus padres. Ellos producen una curva P con pendiente neutra (Figura 10) y en consecuencia una CRP plana igual que la CRP obtenida en su ausencia (Figura 14). Estos resultados son además concordantes con las CRP planas observadas en el campo (Figura 15). Al comparar en términos globales el total de plántulas que logran establecerse a Enero de 1991 (5,3%) con el porcentaje de semillas removidas por roedores y aves (9,8%), se concluye que el efecto de los granívoros no puede explicar por sí solo esta reducción drástica en la densidad de plántulas. En efecto, el 43% de las semillas fue atacado por hongos y un 32% no fue viable desde la partida, lo cual hace que un 75% de las semillas, aún en ausencia de granívoros no tenga ninguna probabilidad de llegar a

plántulas (Bustamante & Walkowiak 1991). Estos resultados no invalidan el modelo, ya que éste predice un consumo de semillas homogéneo independientemente de la intensidad de granivoría.

En el caso de los árboles aislados, las discrepancias entre el modelo y los resultados, se deben en primer lugar a que el supuesto de independencia entre distribución de sitios seguros y distancia a la planta madre no es sostenible en el matorral, debido a un marcado contraste abiótico entre las zonas ubicadas bajo el dosel y las zonas ubicadas fuera del dosel (Del Pozo et al. 1985). En este contexto, Cryptocarya alba sería una especie tolerante a la sombra o bien una especie primaria (sensu Brokaw 1985), pues los sitios seguros para sus semillas se encuentran concentrados bajo el dosel de los adultos y la germinación de las semillas fuera del dosel no se produce (Figura 7a). Fuentes et al. (1984) y Fuentes et al. (1986) observaron que otras especies del matorral que coexisten con C. alba, como Quillaja saponaria y Colliguaya odorifera, germinan mucho mejor hacia los espacios abiertos, lo cual sugiere que estas especies serían intolerantes a la sombra o especies pioneras.

El hecho que C. alba, sea una especie tolerante a la sombra, permite explicar la total ausencia de plántulas fuera del dosel de los árboles adultos (Figura 12), no

obstante que las semillas pueden ser dispersadas fuera del dosel de los árboles (Figura 5).

En resumen, las restricciones abióticas para la germinación de las semillas de Cryptocarya alba, serían el primer factor que impide el reclutamiento de las plántulas fuera del dosel de los árboles adultos aislados (Figura 12).

Otra fuente de discrepancia entre el modelo y los resultados, se debe a que el consumo de semillas de Cryptocarya alba no es afectado por las variaciones en la densidad de semillas en el espacio. En efecto, los resultados indicaron que una curva P con pendiente negativa y por ende una CRP con pendiente negativa, se puede obtener a partir de semillas distribuidas en forma homogénea (perfil de semillas con pendiente neutra) o heterogénea (perfil de semillas con pendiente negativa) (ver Figuras 8 y 10). Esto significa que el consumo de semillas de Cryptocarya alba, siempre será mayor lejos de los árboles aislados que cerca de ellos. Yo propongo que este efecto se produce porque los granívoros dominantes lejos de los árboles (aves, López 1990) consumen más semillas que los granívoros dominantes cerca de los árboles (roedores, Simonetti 1989), a igual densidad de semillas (Bustamante et al. 1992, ver Anexo 3).

La granivoría sería entonces el segundo factor ecológico que limita el reclutamiento de las plántulas fuera del dosel de los árboles adultos (Figura 11). Además, esta

interacción biótica no afecta al espaciamiento entre las plántulas y sus plantas madres, pues siempre las plántulas se van a concentrar bajo el dosel de los adultos, con o sin su presencia (Figura 9).

Los factores ecológicos que limitan la sobrevivencia de las plántulas ya establecidas hacia etapas posteriores de su ciclo de vida como por ejemplo desecación y herbivoría son más intensos fuera del dosel de los árboles (Fuentes et al. 1984, Fuentes et al. 1986). Estas restricciones constituyen entonces una barrera adicional que impide la regeneración natural de Cryptocarva alba hacia los espacios abiertos del matorral y refuerzan aún más los patrones de reclutamiento de plántulas observadas en el campo (Figura 11).

Un árbol aislado de Cryptocarva alba, se ajusta bien al modelo de reclutamiento propuesto para una especie tolerante a la sombra, en la cual el consumo de sus semillas incrementa fuera del dosel (Figura 15c). Según este modelo, los granívoros podrían deprimir el reclutamiento de las plántulas, dependiendo de cuán intenso es el consumo de semillas bajo el dosel. En el caso de C. alba, mis resultados indican que el consumo de semillas bajo árboles aislados, fue lo suficientemente intenso como para modificar significativamente la pendiente (de negativa a cero) y el intercepto de la CRP (ver Figura 9 y Tabla 7). Esto significa que el consumo de semillas "deprimió" la CRP,

hasta tal punto que la densidad de plántulas reclutadas a Enero de 1991 fue significativamente menor en presencia de granívoros (Tabla 8).

Algunas especies arbóreas y arbustivas que coexisten con Cryptocarya alba, pueden ser asignadas a los modelos propuestos en las Figuras 15 y 16, bajo el supuesto que el patrón de consumo de sus semillas, al igual que el caso de C. alba, incrementa significativamente al alejarse de la planta madre. En el caso de otras Lauraceas del matorral que coexisten con C. alba, como Bielschmiedia miersii y Persea lingue, o bien Lithraea caustica (Anacardiaceae) y Peumus boldus (Monimiaceae), con requerimientos similares a C. alba para la germinación (obs. pers.), se ajustarian también al al modelo de la Figura 15c. En el caso de las especies pioneras como Baccharis linearis y Acacia caven (Armesto & Pickett 1985), ellas se ajustarian al modelo propuesto en la Figura 16c, dado que sus sitios seguros están ubicados fuera del dosel de los árboles adultos.

En relación a las especies pioneras, si la mayor presión de granivoría se produce en los sitios seguros para las semillas (e.g. fuera del dosel de las plantas madres), entonces se debieran seleccionar atributos que minimicen el riesgo de predación post-dispersión. Por ejemplo, la existencia de una testa dura en las semillas (el caso de Acacia caven), ha sido interpretado como un atributo

que permite a las semillas "escapar" de los granívoros (Janzen 1969, Feener 1985), aún cuando este mismo atributo puede dificultar la germinación de las semillas (Gutierrez & Armesto 1981). En el caso de Acacia caven, un escaso consumo de semillas post-dispersión, como consecuencia de poseer una testa dura, podría permitir la colonización hacia áreas perturbadas (Armesto & Pickett 1985), más aún si se sabe que antes que se produzca la dispersión, las semillas sufren una elevada mortalidad en los árboles, por la acción de brúquidos (Sáiz et al. 1977).

#### 4) Conclusiones

En esta tesis, he demostrado que la distancia entre plantas madres es una variable relevante para estudiar el espaciamiento entre los reclutas y sus plantas madres. Primero, esta variable modifica la distribución y abundancia de las semillas, lo que afecta los patrones de consumo de semillas, las probabilidades de reclutamiento de las plántulas y su estructura espacial. Es así como bajo árboles aislados las plántulas debieran distribuirse en agregados y bajo plantas cercanas, debieran distribuirse al azar. Segundo, esta variable determina la continuidad del dosel, lo cual afecta la distribución de sitios seguros para las semillas, en particular bajo plantas aisladas. Esto me obliga a modificar la definición clásica de planta madre aisladas (sensu Janzen 1970) por otra, que incluya

explícitamente las condiciones abióticas bajo y fuera del dosel. Además, los modelos deducidos en esta tesis, permiten hacer predicciones explícitas en algunas especies de árboles y arbustos del matorral centro-chileno, lo cual podría orientar estudios posteriores de los procesos de regeneración y sucesión en este sistema.

En síntesis, concluyo que los granívoros y los factores abióticos son factores proximales que pueden afectar el espaciamiento entre los reclutas y sus plantas madres, pero que la distancia entre las plantas madres es un factor distal que modula dicho efecto, vía modificaciones en la distribución y abundancia de semillas y vía la continuidad del dosel.

## ANEXO 1

## EVALUACION DEL CONSUMO DE SEMILLAS EN FUNCION DE LA DENSIDAD DE SEMILLAS

Un antecedente biológico importante para realizar las predicciones precisas acerca de cómo el consumo de semillas afecta a los patrones de reclutamiento de plántulas, es conocer si la proporción de semillas consumidas es afectada por la densidad de semillas. Es así como los granívoros se pueden clasificar en densodependientes (la proporción de semillas consumidas incrementa al aumentar la densidad de semillas), densoindependientes (la proporción de semillas consumidas es independiente de cambios en la densidad de semillas) o bien inversamente densodependientes (la proporción de semillas consumidas decrece al aumentar la densidad de semillas).

Con el objeto de caracterizar las respuestas de consumo de semillas de los granívoros del matorral centro-chileno (aves y roedores) frente a la densidad de semillas, realicé experimentos de cafeteria con semillas de *C. alba* dispuestas a diferentes densidades. Puse semillas en el suelo, a densidades de 5, 10 y 50 semillas /900 cm<sup>2</sup>, siendo la densidad intermedia (10 semillas /900 cm<sup>2</sup>) la densidad

observada en terreno. Este experimento se realizó durante los años 1989 y 1990: en el año 1989, con 50 réplicas por tratamiento (150 réplicas en total) y en el año 1990, con 35 réplicas por tratamiento (105 réplicas en total).

En cada año, las réplicas se distribuyeron aleatoriamente dentro de aproximadamente una hectárea, en el área de la población Carrizo (Fundo el Pangue, V Región). Este área es particularmente heterogénea, con bosquetes de C. alba (en ladera exposición Sur), hábitats sin arbustos y hábitats ralos de vegetación dominados por Baccharis linearis. Al cabo de tres días, registré la proporción de semillas removidas. Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla 15.

Los resultados indican que la proporción de semillas consumidas fue significativamente mayor en el año 1989 (ANOVA,  $F = 15,9$ , g.l. = 1,  $P \ll 0,001$ ). Sin embargo, en ambos años, la proporción de semillas consumidas no fue afectada por la densidad de semillas (ANOVA,  $F = 0,23$ , g.l. = 2,  $P > 0,50$  y  $F = 1,89$ , g.l. = 2,  $P > 0,15$  para los años 1989 y 1990 respectivamente).

Estos resultados permiten concluir que los granívoros del matorral centro-chileno, específicamente las aves y los roedores, son densoindependientes, respecto de las semillas de Cryptocarya alba esto es, la proporción de semillas consumidas es independiente de la densidad a la cual éstas se encuentran.

En términos del modelo de reclutamiento poblacional propuesto en esta tesis, la curva de sobrevivencia de semillas P que generen estos organismos bajo árboles aislados, va a tener pendiente cero y en consecuencia, la CRP resultante tendrá una pendiente negativa (ver Figura 3b). Esto significa que en el matorral-centro chileno, en presencia de granívoros, las plántulas tenderán a reclutar preferentemente bajo las plantas adultas, de igual manera que si estos organismos no estuvieran presentes.

Tabla 14.- Proporción de semillas removidas de Cryptocarva alba, localidad El Pangue (V Región), en Julio de 1989 y 1990. Se dispusieron tres tratamientos con densidades iniciales de 5, 10 y 50 semillas/ 900 cm<sup>2</sup>. Se muestran los valores medios  $\pm$  1 ee.

Años	Densidad de semillas (individuos/ 900 cm <sup>2</sup> )			
	5	10	50	Gran Media
1989*	0,57 (0,05)	0,61 (0,04)	0,37 (0,03)	0,51 (0,03)
1990**	0,25 (0,04)	0,25 (0,03)	0,17 (0,01)	0,22 (0,02)

\* el número de réplicas por tratamientos fue de 50

\*\* el número de réplicas por tratamientos fue de 35

## ANEXO 2

ESTRUCTURA ESPACIAL DE PLANTULAS BAJO PLANTAS MADRES  
CERCANAS

A partir de algunos de los modelos clásicos de reclutamiento poblacional en plantas (Janzen 1970, Hubbell 1980, McCanny 1985, Becker et al. 1985, Howe 1989, Thomas 1989), se ha intentado predecir el efecto que tendrían los granívoros y herbívoros sobre la estructura espacial de la población, bajo el supuesto que la distribución espacial de los adultos es en último término, una función de la distribución inicial que tuvieron las semillas o las plántulas que los generaron (Fleming & Heithaus 1981).

La proposición que los granívoros y herbívoros pueden afectar la estructura espacial de las plantas adultas (Janzen 1970, Hubbell 1979, 1980) ha criticada (Hubbell 1980, Clark & Clark 1984). En efecto, se sabe actualmente que la estructura espacial de una población, es el resultado final de la acción de diferentes factores bióticos (entre ellos la granivoría) y abióticos los cuales operan a escalas espaciales y temporales muy diversas (Hubbell 1980, Armesto et al. 1986, Ward & Parker 1989).

Curiosamente, no existe a la fecha un tratamiento formal derivado de los modelos de reclutamiento poblacional analizados en esta tesis, que permita derivar de ellos, predicciones sobre la estructura espacial de las plantas. Tomando en cuenta lo anterior, utilizaré mi modelo de reclutamiento y exploraré matemáticamente sus consecuencias sobre la estructura espacial de las plántulas. Restringiré mi análisis solamente a este estado de las plantas, puesto que el efecto de los granívoros puede enmascarse hacia clases superiores (juveniles, adultos) por la acción de otros factores que puedan a su vez afectar la estructura espacial. Trabajaré solamente con la condición planta madre aislada ( $D/L = 1$ ) de modo de mantener constante a los factores abióticos.

Sea  $D$  la distancia entre plantas madres y  $d_i$  ( $i = 0, 1, 2, 3, \dots, j$ ) un intervalo de distancia tal que

$$\begin{aligned} d_i &= d_j && \text{para todo } i \neq j && (1) \\ \sum_{i=1}^j d_i &= D \end{aligned}$$

Sea  $S$  el número total de semillas dispersadas entre dos plantas madres;  $s_i$  es el número de semillas en cualquier intervalo de distancia  $d_i$ , tal que

$$s_0 = s_1 = s_2 = \dots = s_j \quad (3)$$

Si la probabilidad que tiene una semilla de establecerse como plántula en un intervalo  $d_i$  es

$$p_i = \frac{s_i}{S} \quad (4)$$

se obtiene que

$$p_0 = p_1 = p_2 = \dots = p_j \quad (5)$$

para todo  $d_i$ .

O sea, la probabilidad que tiene una semilla de establecerse como plántula es constante para cualquier intervalo de distancia  $d_i$ . Si además se cumple que (i) los valores de  $p_i$  son muy pequeños (e.g. si  $S$  es muy grande) y (ii) la presencia de una plántula establecida en cualquier punto, no afecta la probabilidad de que una semilla se establezca como plántula en un punto vecino, entonces la ocupación de cada uno de los intervalos de distancia  $d_i$  por 0, 1, 2, ..., X plántulas se distribuye según la función de Poisson (Diggle 1983, Elliot 1983), la cual se expresa como

$$p(X) = \frac{e^{-s} s^X}{X!} \quad (6)$$

donde  $s$  es el parámetro de Poisson. En este caso, este parámetro representa la densidad media de individuos por intervalo.

Dado que la variable aleatoria  $X$  se distribuye según Poisson, entonces puedo predecir que la estructura espacial esperada de las plántulas será aleatoria.

Bajo árboles cercanos, los granívoros consumen semillas en forma homogénea. Es razonable suponer entonces que ellos no van a modificar las probabilidades de reclutamiento de las plántulas como fue expresado en la ecuación (5). Si esto es así, entonces los granívoros son irrelevante en la determinación de la estructura espacial de las plántulas.

La predicción de una estructura espacial aleatoria de las plántulas bajo árboles cercanos, la puse a prueba en las cuatro poblaciones de Cryptocarya alba analizadas en esta tesis. Registré en cada población el número de plántulas presentes dentro de un cuadrado de  $0,25 \text{ m}^2$ , dispuesto cada  $0,5 \text{ m}$  entre parejas de plantas madres separadas aproximadamente a  $2 \text{ m}$  entre sí. Cada muestra de cuadrados fue analizada con un ajuste de Poisson, utilizando una dócima de  $X^2$  (ver Elliot 1983). En tres de las cuatro poblaciones estudiadas ( $p = 0,75$ ) se corrobora la predicción de aleatoriedad de las plántulas (Tabla 15).

El número de poblaciones estudiadas fue bajo, lo cual incrementa la probabilidad de cometer un error tipo II (no encontrar diferencias cuando éstas existen) al realizar una dócima para evaluar el nivel de significancia del valor  $p = 0,75$ . Sin embargo, estos resultados sugieren fuertemente que con un mayor número de poblaciones estudiadas, la tendencia hacia una estructura espacial aleatoria se mantendría.

Una estructura espacial aleatoria, debiera mantenerse hacia las clases de edades superiores, si y sólo si se mantienen constantes las probabilidades de reclutamiento. Este escenario es poco probable en poblaciones naturales, debido a que las perturbaciones a las cuales se ven sometidas las poblaciones naturales (muerte de individuos, competencia, predación, avalanchas, etc.) son factores generadores de heterogeneidad, lo cual va a modificar las probabilidades de reclutamiento en el espacio y por lo tanto un cambio de estructura espacial de los individuos.

Tabla 15.- Ajuste de Poisson para determinar la estructura espacial de plántulas de Cryptocarya alba.  $s$  = densidad media de plántulas por  $0,25 \text{ m}^2 \pm 1 \text{ ee}$ .  $n$  = número de cuadrados. Entre paréntesis se indica el número de parejas de árboles analizadas. El signo \* señala a la población que no se ajusta a la distribución de Poisson.

Población	$s$	$n$	$X^2$	g.l.	P
La Campana	$3,5 \pm 0,4$	40(10)	4,2	4	$> 0,30$
C. Grande	$3,6 \pm 0,6$	40(10)	14,2	4	$< 0,01^*$
Carrizo	$0,5 \pm 0,1$	36(8)	0,5	3	$> 0,05$
Pedregal	$3,9 \pm 0,4$	50(12)	3,8	4	$> 0,05$

## ANEXO 3

CONSUMO DE SEMILLAS DE CRYPTOCARYA ALBA POR AVES Y ROEDORES  
EN EL MATORRAL CENTRO-CHILENO

Existen evidencias experimentales que indican que el consumo de semillas de Cryptocarya alba es significativamente mayor hacia los espacios abiertos del matorral, lejos de las plantas madres (Bustamante et al. 1992, esta tesis). Sin embargo, esta información agrupa al efecto conjunto de todos los consumidores de semillas (aves y roedores). Con el objeto de dilucidar la importancia relativa de aves y roedores al consumo de semillas de Cryptocarya alba, evalué la tasa de remoción de semillas por aves y roedores en hábitats densos (bajo los árboles) y hacia los espacios abiertos (lejos de los árboles). Este experimento se realizó en el Fundo El Pangue (Cordillera de la Costa, V Región) durante Junio de 1989.

Debido a que los tiempos de actividad de roedores y aves difieren completamente (los roedores son nocturnos y las aves son diurnas), se tiene la seguridad que las semillas consumidas durante el día se debe a las aves y las consumidas durante la noche se debe a los roedores. Para evaluar el consumo de los roedores dispuse en cada hábitat 15 cápsulas de Petri, cada una con 10 semillas, separadas a

una distancia de 15 m, durante la noche. Para evaluar el consumo de aves, dispuse exactamente el mismo diseño durante el día.

Al caer la noche retiraba las placas destinadas a evaluar el consumo de las aves y al amanecer las volvía a poner, pero simultáneamente retiraba las placas destinadas a evaluar el consumo de los roedores. Este mismo procedimiento lo repetí durante cuatro días, sin reponer las semillas que eventualmente serían removidas. Los resultados se indican en la Tabla 16.

Tabla 16.- Tasa de remoción de semillas (número de semillas removidas/ día) por aves y roedores en hábitats densos (bajo dosel) y abiertos (fuera de dosel). Se representan los valores promedio  $\pm 1$  ee. En cada tratamiento, n = 15.

Hábitat	Aves	Roedores
Denso (bajo dosel)	$0,05 \pm 0,05$	$0,3 \pm 0,1$
Abierto (fuera dosel)	$1,20 \pm 0,10$	$0,1 \pm 0,1$

En los hábitats abiertos, las aves fueron las principales consumidoras de semillas ( $t = 4,5$  g.l. = 28,  $P \ll 0,01$ ). En los hábitats densos, los roedores consumieron más semillas que las aves ( $t = 2,6$ , g.l. = 28,  $P < 0,05$ ). Las aves, en los espacios abiertos, consumieron más semillas que los roedores, en los hábitats densos ( $t = 3,2$ , g.l. = 28,  $P < 0,01$ ). En términos globales, la remoción de semillas fue mayor en los hábitats abiertos (ANOVA,  $F = 37,24$ , g.l. = 1,  $P < 0,001$ ) y las aves consumen más semillas que los roedores (ANOVA,  $F = 15,39$ , g.l. = 1,  $P < 0,001$ )

En resumen, los roedores son los principales consumidores de semillas bajo el dosel de los árboles parentales y las aves son las principales consumidoras de semillas fuera del dosel de estos árboles. Además, el consumo de semillas es mayor al alejarse de los árboles siendo las aves las principales responsables de este mayor consumo. Esta diferencia entre aves y roedores, permite explicar que la curva de sobrevivencia de semillas  $P$  obtenida en mis resultados, haya decrecido significativamente con la distancia a los árboles parentales aislados (ver Figuras 8b y 10).

## REFERENCIAS

- Andersen AN (1989) How important is seed predation to recruitment in long-lived perennials *Oecologia* (Berlin) 81: 310-315.
- Armesto JJ & JA Martinez (1978) Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66: 881-889.
- Armesto JJ, Mitchell JD & F Villagrán (1986) A comparison of spatial patterns of trees in some tropical and temperate forests. *Biotropica* 18: 1-11.
- Armesto JJ & STA Pickett (1985) A mechanistic approach to the study in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 9-17.
- Armesto JJ, R Rozzi, P Miranda & C Sabag (1987) Plant/frugivore interactions in South American temperate forests. *Revista Chilena de Historia natural* 60: 321-336.
- Augspurger CK (1983a) Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759-771.
- Augspurger CK (1983b) Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
- Augspurger CK (1984) Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Augspurger CK & Kelly CK (1984) Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* (Berlin) 61: 211-217.

- Balduzzi A, I Serey, R Tomaselli & R Villaseñor (1980/81) New phytosociological observations on the Mediterranean type of climax vegetation of central Chile. *Atti Ist Bot Lab Critt Univ Pavia* 6: 93-112.
- Becker P, Lee LW, Rothman ED & WD Hamilton (1985) Seed predation and the coexistence of tree species: Hubbell's model revisited. *Oikos* 44: 382-390.
- Boucher DH (1981) Seed predation by mammals and forest dominance by Quercus oleoides, a tropical lowland oak. *Oecologia (Berlin)* 49: 409-414.
- Brokaw NVL (1985) Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests, en Pickett STA & PS Collins (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamic*. Academic Press, London, England 53-68.
- Brown JH & RA Ojeda (1987) Granivory: patterns, processes, and consequences of seed consumption on two continents. *Revista Chilena Historia Natural* 60: 337-349.
- Bustamante RO & A Walkowiak (1991) Dinámica de semillas en Cryptocarya alba, una especie sucesional tardía del matorral. *Resúmenes VIII Reunión Nacional de Botánica*: 95.
- Bustamante RA, JA Simonetti & JE Mella (1992) Are foxes legitimate and efficient dispersers? a field test. *Oecologia Generalis* 13: 203-208.
- Clark DA & DB Clark (1984) Spacing dynamic of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- Clark DA & DB Clark (1987) Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35: 41-54.
- Connell JH (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest, en den Boer PJ & Gradwell GR (eds.) *Dynamic of numbers in populations*. Proceedings of the Advanced Study Institute, Wageningen: 298-312.
- Connell JH, JG Tracey & LJ Webb (1984) Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54: 141-164.

- Cook R (1980) The biology of seeds in the soil, en Solbrig OT (ed.) Demography and evolution in plant populations. University of California Press, Berkeley, California: 107-129.
- Crawley, MJ (1986) Plant ecology. Blackwell Scientific Publications, London.
- Del Pozo AH, ER Fuentes & JD Molina (1989) Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile central. Revista Chilena de Historia Natural 62: 85-94.
- Denslow JS (1987) Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Annual review of Ecology and Systematics 18: 431-451.
- Diggle PJ (1983) Statistical analysis of spatial point patterns. Academic Press, London.
- Dirzo R & CA Domínguez (1986) Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal, en Estrada A & Fleming TH (eds.) Frugivores and seed dispersal. Dr. W Junk Publishers, Dordrecht: 237-249.
- Elliott JM (1983) Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater biological association. Scientific publication No 25.
- Feener M (1985) Seed ecology. Chapman & Hall London, England.
- Fleming TH & ER Heithaus (1981) Frugivorous bats, seed shadows and the structure of tropical forests. Biotropica (Suppl.) 13: 45-53.
- Fuentes ER, RD Otaiza, MC Alliende, AJ Hoffmann & A Poiani (1984) Shrub clumps of the chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. Oecologia (Berlin) 62: 405-411.
- Fuentes ER, AJ Hoffmann, A Poiani & MC Alliende (1986) Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. Oecologia (Berlin) 68: 358-366.
- Guevara S, SE Purata & E Vandeer Maarel (1986) The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. Vegetatio 66: 77-84.
- Guevara S & J Laborde (1990) Uso de árboles aislados para el manejo de pastizales tropicales: su contribución al

- mantenimiento de la diversidad de especies de la selva. Estudio de casos. Resúmenes del Taller sobre el manejo y la conservación del ecosistema forestal húmedo tropical. Cayena, Guayana Francesa.
- Gutierrez JR & JJ Armesto (1981) El rol del ganado en la dispersión de las semillas de Acacia caven (Leguminosae). Ciencia e Investigación Agraria 8: 3-8.
- Harper JL (1977) Population biology of plants. Academic Press, London.
- Henríquez CA, AM Walkowiak & RO Bustamante (1992) efectos de la frugivoría sobre la germinación en Cryptocarya alba. Resúmenes de Conferencias, Simposios y Comunicaciones XXXV Reunión Anual Sociedad de Biología de Chile.
- Howe, HF (1986) Seed dispersal by fruit eating birds and mammals, en Murray DR (ed.) Seed dispersal. Academic Press, London: 123-183.
- Howe HF (1989) Scatter- and clump-dispersal and seedling demography. Oecologia (Berlin) 79: 417-426.
- Howe HF & J Smallwood (1982) Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematic 13: 201-218.
- Hubbell SP (1979) Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. Science 203: 1299-1309.
- Hubbell SP (1980) Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. Oikos 35: 214-229.
- Jaksic FM, RP Schlater & JL Yáñez (1980) Feeding ecology of central Chilean foxes, Dusicyon culpaeus and D. griseus. Journal of Mammalogy 61: 254-260.
- Janzen DH (1969) Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution 23: 1-27
- Janzen, DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist 104: 501-528.
- Janzen DH (1982) Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. Ecology 63: 1887-1900.
- Janzen DH (1987) Habitat sharpening. Oikos 48: 3-4.

- Janzen DH, GA Miller, J Hackforth-Jones, CM Pond, K Hooper & DP Janos (1976) Two Costarricean bat generated seed shadows of Andira inermis (Leguminosae). Ecology 57: 1068-1075.
- Lemen C (1981) Elm trees and elm leaf beetles: patterns of herbivory. Oikos 36: 65-67.
- López MV (1990) Variación estacional en el uso de los recursos alimenticios por algunos componentes de la taxocenosis de aves paseriformes en Quebrada de La Plata, Chile Central. Tesis de Magister en Zoología, Universidad de Chile, Santiago.
- McCanny SJ (1985) Alternatives in parent-offspring relationships in plants. Oikos 45: 148-149.
- McCanny SJ & PB Cavers (1987) The escape hypothesis: a test involving a temperate, annual grass. Oikos 49: 67-76.
- Mittelbach GG & GL Gross (1984) Experimental studies of seed predation in oldfields. Oecologia (Berlin) 65: 7-13.
- Mooney HA (ed) (1977) Convergent evolution in Chile and California: mediterranean climate ecosystems. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Nepstad D, C Uhl & E Adilson Serrao (1991) Recuperation of a degraded amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. Ambio 20: 248-255.
- Platt WJ (1976) The natural history of a fugitive prairie plant (Mirabilis hirsuta (Pursh. MacM.). Oecologia 22: 399-409.
- Price MV & OJ Reichman (1987) Distribution of seeds in Sonoran desert soils: implications for heteromyids rodent foraging. Ecology 68: 1797-1811.
- Reichman OJ & D Oberstein (1977) Selection of seed distribution types by Dipodomys merriami and Perognathus amplus. Ecology 58: 636-643.
- Salomonson MG (1978) Adaptations for animal dispersal of one-seed juniper seeds. Oecologia (Berlin) 32: 333-339.

- Sáiz F, D Casanova, V Avendaño & E Vásquez (1977) Estudio ecológico sobre artrópodos concomitantes a Acacia caven II. Evaluación de la infestación por Pseudopachymerina spinipes (Er.). Anales del Museo de Historia Natural de Valparaiso 10: 153-159.
- Schupp EW (1988) Seed and early seedling predation in the forest understory in treefall gaps. Oikos 51: 71-78.
- Schupp EG (1990) Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. Ecology 7: 504-515.
- Silvertown JW (1982) Introduction to plant population ecology. Longman, London.
- Simonetti JA (1989) Microhabitat use by small mammals in central Chile. Oikos 56: 309-318.
- Smith AP (1984) Postdispersal parent-offspring conflict in plants: antecedents and hypothesis from the Andes. The American Naturalist 123: 354-370.
- Solbrig OT (1980) Demography and natural selection, en Solbrig OT (ed.) Demography and evolution in plant populations. University of California Press, Berkeley: 1-20.
- Sork VL (1983) Mast fruiting in hickories and availability of nuts. American Midland Naturalist 109: 81-88.
- Sork VL & DH Boucher (1977) Dispersal of sweet pignut hickory in a year of low fruit production, and the influence of predation by a curculionid beetle. Oecologia (Berlin) 28: 289-299.
- Stapanian MA & CC Smith (1978) A model of seed scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. Ecology 59: 884-896.
- Streng DR, JS Glitzenstein & PA Harcombe (1989) Woody seedling dynamic in East Texas floodplain forest. Ecological Monograph 59: 177-204.
- Thomas CD (1989) Predator-herbivore interactions and the escape of isolated plants from phytophagous insects. Oikos 55: 291-298.

- Uhl C, H Clark & K Clark (1982) Successional patterns associated with slash-and-burn agriculture in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Biotropica* 14: 249-254.
- Uhl C & R Buschbacher (1985) A disturbing synergism between cattle ranch burning practices and selective tree harvesting in the eastern Amazon. *Biotropica* 17: 265-268.
- Villaseñor R & I Serey (1980/81) Estudio fitosociológico de la vegetación del Cerro La Campana (Parque Nacional La Campana) en Chile central. *Atti Ist Lab Critt Univ Pavia* 6: 69-91.
- Ward JS & GR Parker (1989) Spatial dispersion of woody regeneration in an old-growth forest. *Ecology* 70: 1279-1285.
- Webb, SL & MF Willson (1985) Spatial heterogeneity in post-dispersal predation on Prunus and Uvularia seeds. *Oecologia (Berlin)* 67: 150-153.
- Wilson DE & DH Janzen (1972) Predation on Scheelea palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from parent palm. *Ecology* 53: 954-959.
- Williams-Linera G (1990a) Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22: 235-241.
- Williams-Linera G (1990b) Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.