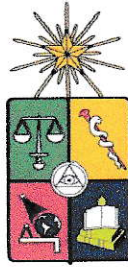


UCH-FC
MAG-B
L925
C.I



**Limitaciones para la regeneración de especies nativas
en una plantación de *Pinus radiata***

Tesis

Entregada a la

Universidad De Chile

En cumplimiento parcial de los requisitos

Para optar al grado de

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

Facultad De Ciencias

Por

Gioconda Tamara López Vargas

Agosto, 2011

Director de Tesis:

Dr. Ramiro O. Bustamante Araya

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER**

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

GIOCONDA TAMARA LÓPEZ VARGAS

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 18 de Octubre de 2010.

Director de Tesis:

Dr. Ramiro O. Bustamante Araya

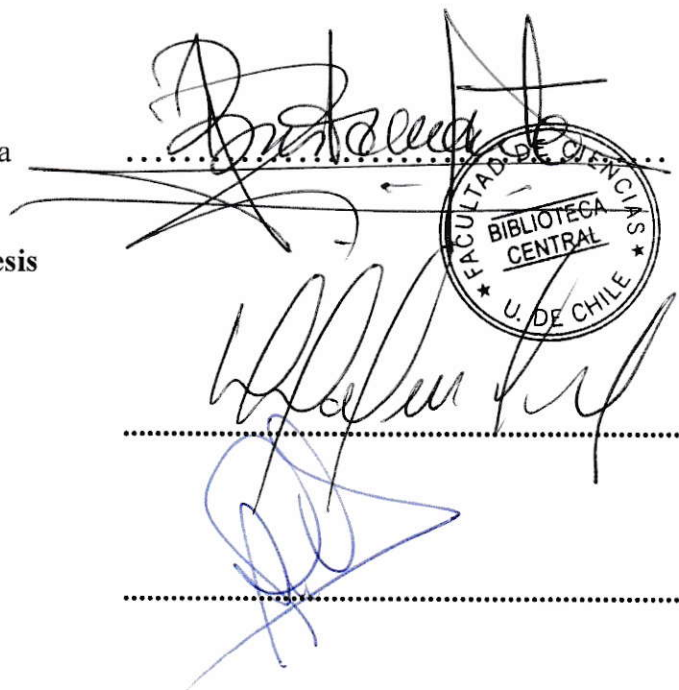
Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Lohengrin Cavieres

Presidente Comisión

M. Cs Audrey Grez

Correctora



The image shows handwritten signatures in black ink on dotted lines. A circular stamp is visible, containing the text "FACULTAD DE CIENCIAS", "BIBLIOTECA CENTRAL", and "U. DE CHILE" with two stars on either side. There are also some blue ink scribbles at the bottom.



*A mi familia por su
infinita comprensión y apoyo.*

AGRADECIMIENTOS

Mis sinceros agradecimientos a mi tutor Dr. Ramiro Bustamante por su orientación y apoyo durante el desarrollo de esta tesis.

A la comisión de evaluación M. Cs Audrey Grez y Dr. Lohengrin Cavieres.

A todos quienes participaron en el proyecto Anillo Conicyt-PBCT ACT34/2006, el cual financió el desarrollo del presente estudio.

A Ronny Zuñiga y Marcela Espinoza por su gran ayuda en terreno.

A todos quienes colaboraron en el desarrollo de este estudio y me acompañaron durante este proceso.

ÍNDICE DE MATERIAS



Resumen	viii
Abstract	ix
1. Introducción	1
1.1. Limitación demográfica para la regeneración de plantas	1
1.2. La fragmentación del hábitat.....	2
1.3. El caso del bosque maulino.....	3
1.4. Plantaciones de <i>Pinus radiata</i>	4
1.5. Limitación de la regeneración de plantas en plantaciones de pino.....	5
1.6. Especies seleccionadas.....	6
1.7. Hipótesis	7
1.8. Objetivos	8
1.8.1. Objetivo general.....	8
1.8.2. Objetivos específicos.....	8

2. Metodología	9
2.1. Sitio de estudio.....	9
2.2. Abundancia de individuos	10
2.3. Lluvia de semillas.....	12
2.4. Efecto de la hojarasca de pino.....	13
2.4.1 Sobrevivencia de semillas.....	13
2.4.2 Sobre la germinación, reclutamiento y crecimiento.....	13
3. Resultados	17
3.1. Abundancia de individuos	17
3.2. Lluvia de semillas.....	19
3.3. Efecto de la hojarasca de pino.....	20
4. Discusión.....	27
5. Conclusión	33
6. Referencias	34

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1: Ubicación espacial de los sitios de muestreo donde se determinó la abundancia de individuos de las tres especies estudiadas, también se muestra los sitios en que se desarrolló el experimento de campo (PP20 Y RNLR).....	11
Fig. 2: A y B Disposición de las bolsas que contenían semillas de las tres especies estudiadas en cada unidad de muestreo. C Unidad de muestreo.....	14
Fig. 3: Abundancia de individuos de tres especies de árboles nativos (evaluada como número de individuos/ 60 m ²) en bosque nativo y en plantaciones de pino (Media ± EE).....	17
Fig. 4: Relación entre la abundancia de plantas y el porcentaje de cobertura de dosel (se muestra la línea de tendencia para las regresiones significativas según análisis de correlación de Spearman).....	18
Fig. 5: Número total de semillas dispersadas en la plantación de pino (PP) y la RNLR (BN) después de un año (datos acumulados).....	19
Fig. 6: Probabilidad de sobrevivencia de semillas de <i>P. lingue</i> y <i>A. punctatum</i> en plantación de pino y RNLR, con presencia/ ausencia de hojarasca (Media ± EE).....	20
Fig. 7: Fraccionamiento de la varianza (en rojo se muestran los valores significativos).....	21
Fig. 8: Triplot que representa la relación de P(S), P(G), P (R) y el crecimiento de plántulas de <i>A. punctatum</i> con las variables ambientales en una plantación de pino y la RNLR... ..	23
Fig. 9: A Porcentaje de cobertura de dosel y B Porcentaje de humedad del suelo en RNLR (BN) y plantación de pino (PP; Media ± EE).....	25
Fig. 10: Prueba de t para determinar la distancia gráfica de las variables respuesta P(S), P(G), P(R) y el crecimiento de plántulas de <i>A. punctatum</i> entre ambientes (una plantación de pino y la RNLR).....	26

LISTA DE TABLAS

Tabla 1: Coeficientes de regresión canónica para las variables ambientales respecto a los dos primeros ejes canónicos.....	22
Tabla 2: Relación entre las variables respuestas P(S), P(G), P(R) y el crecimiento de <i>Aextoxicon punctatum</i> y variables ambientales tales como cobertura del dosel, humedad del suelo y porcentaje de hojarasca de pino.....	22

RESUMEN

Extensas áreas de bosque maulino han sido perturbadas desde el siglo XIX debido a su reemplazo por cultivos tradicionales, y posteriormente por plantaciones forestales de especies exóticas, tales como *Pinus radiata* D. Don y *Eucalyptus globulus* Labill., las cuales difieren en composición y estructura vegetacional respecto al bosque nativo. Pese a que se ha registrado que ambos ambientes presentan plántulas, juveniles y adultos de algunas especies arbóreas nativas, es posible observar que otras se encuentran exclusivamente en el bosque nativo. En este contexto, se investigaron algunos factores limitantes que podrían determinar la menor abundancia o ausencia de ciertas especies de árboles nativos en las plantaciones de pino. Para ello se corroboró la existencia de un patrón de menor abundancia de tres especies arbóreas nativas en plantaciones de pino (*Aextoxicon punctatum* R. et P., *Drimys winteri* J.R. et G. Forster y *Persea lingue* (R. et P.) Nees ex Kopp), y se analizaron los factores limitantes en distintas etapas de regeneración (i.e.: dispersión, germinación y establecimiento).

Los resultados sugieren que, al menos para *A. punctatum*, las restricciones actuarían a nivel de disponibilidad de semillas debido a una menor dispersión en las plantaciones de pino y, a nivel de germinación y establecimiento, relacionado con la disponibilidad de microambientes sombríos, menos comunes en las plantaciones de pino que en el bosque nativo, además se descarta un efecto inhibitorio de la hojarasca de pino sobre la germinación y crecimiento de plántulas. En el caso de *D. winteri* y *P. lingue*, los resultados obtenidos no fueron suficientes para afirmar o descartar una relación causal entre los factores estudiados y su abundancia.

ABSTRACT

The Maulino forest has been disturbed since the nineteenth century due to its replacement by traditional crops and later by exotic forest plantations with species such as *Pinus radiata* D. Don and *Eucalyptus globulus* Labill., which differ in composition and structure compared to native forest vegetation. While both environments share some native tree species, others are found only in native forest. In this context, we studied some factors that could determine that certain species of native trees have lower abundances in pine plantations. In this study, first, we confirmed the existence of this pattern (lower abundance of native species in plantations) and analyzed different stages of regeneration (ie: dispersal, germination, establishment) of three native tree species: *Aextoxicon punctatum* R. et P., *Drimys winteri* J.R. G. et Forster and *Persea lingue* (R. et P.) Nees ex Kopp. The results suggest that, at least for *A. punctatum*, restrictions would act at seeds availability level due to lower dispersion in pine plantations, and at germination and establishment levels, related with the availability of shadowy areas. Also, we discarded an inhibitory effect of pine litter on germination and seedling growth. In the case of the *D. winteri* and *P. lingue*, the data are insufficient to affirm or rule out a causal relationship between their abundance and the factors under study.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Limitación demográfica para la regeneración de plantas

En plantas, la regeneración poblacional está limitada por múltiples factores que actúan como filtros en etapas claves de su ciclo de vida, como la producción de semillas, la germinación y el establecimiento de plántulas (Herrera y col., 1994; Rey & Alcántara, 2000; Jordano y col., 2004). Según Jordano y col. (2004), un factor limitante es aquel que al ser eliminada su acción se obtiene un incremento significativo de la probabilidad de transición de las etapas demográficas consideradas. Dichos factores pueden ser variables bióticas y abióticas que difieren en cada etapa del ciclo de vida de las plantas: la disponibilidad de semillas puede ser limitada por factores intrínsecos tales como la asignación de recursos, la biología floral, lugar de crecimiento y por factores extrínsecos tales como la limitación de la polinización, acción de patógenos, la herbivoría foliar y floral, y depredación de semillas inmaduras (Jordano y col., 2004). La dispersión de semillas en tanto, es afectada por la abundancia y la actividad de frugívoros (en las especies zoócoras) pudiendo limitar la diseminación de las semillas en cantidad y distancia, lo que afecta la posibilidad de alcanzar micrositios favorables (Jordano y col., 2004). El establecimiento de nuevas plantas puede, a su vez, estar limitado por factores abióticos tales como la disponibilidad de agua, la disponibilidad de luz, el tipo de suelo y la presencia de hojarasca como moderador de temperatura y humedad (Becerra y col., 2004), entre otros, y por factores bióticos como la depredación de semillas post-

dispersión, herbivoría de plántulas y las interacciones que ellas establecen con otras especies de plantas (Jordano y col., 2004; Muller-Landau y col., 2002).

La identificación de estas variables así como de su importancia relativa sobre la regeneración, constituyen una tarea importante en los estudios poblacionales y con fines de conservación biológica, ya que constituye la base teórica para generar planes de manejo en ambientes que presentan algún grado de perturbación antrópica, como modificación del hábitat, introducción de especies exóticas y fragmentación de los bosques nativos, entre otras, las cuales pueden modificar dichas limitaciones demográficas (Bustamante y col., 2003).

1.2 La fragmentación del hábitat

La fragmentación del hábitat es considerada uno de los impactos más profundos de la actividad humana sobre procesos ecológicos a escala de paisaje (Saunders y col., 1991; Forman, 1995; Fahrig, 2003; Pauchard y col., 2006), pudiendo afectar la regeneración de las plantas debido a que se alteran procesos claves como la polinización, la dispersión, la herbivoría y la depredación (Saunders y col., 1991; Aizen & Feinsinger, 1994; Didham y col., 1996; Jaña-Prado y col., 2006) y las condiciones microclimáticas al interior de los fragmentos (Saunders y col., 1991; Murcia, 1995; Bruna, 1999; Barbosa & Marquet, 2002).

La fragmentación modifica la estructura del paisaje, originando la división de parches de hábitats originales en porciones menores y discontinuas, de tamaño reducido y aisladas

dentro de una matriz semi-natural que puede ser hostil o de menor calidad para las especies nativas (Forman, 1995; Fahrig, 2003; Estades, 2006; Pauchard y col., 2006). En los casos en que la fragmentación del hábitat obedece a perturbaciones antrópicas, la matriz puede estar constituida por terrenos agrícolas, plantaciones, praderas y asentamientos humanos; e impone restricciones a la dispersión y reproducción de los organismos, lo que afecta la abundancia de muchas especies, aumentando su probabilidad de extinción local (Robinson y col., 1995; Lindenmayer y col., 2000; Jaña-Prado y col., 2006).

En un escenario en que la disponibilidad de nuevas áreas silvestres protegidas es cada vez menor (Brown y col., 2003), se hace necesario examinar con mayor detalle la posibilidad que esta matriz semi-natural pueda sustentar, al menos en forma parcial, algunos procesos ecológicos claves para la regeneración de especies nativas, permitiendo su conservación (Simonetti, 2006).

1.3 El caso del bosque maulino

Los ecosistemas naturales de Chile, en particular los bosques nativos, han sufrido una intensa fragmentación durante el siglo XX (Donoso & Lara, 1995); el bosque maulino no es una excepción y en los últimos años se han generado numerosos estudios, concentrados en los efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad (véase Grez y col., 2006).

El bosque maulino costero se ubica en la cordillera de la costa de la región del Maule, entre los 35 y 37° S, y posee una vegetación que constituye una transición florística

donde confluyen elementos vegetacionales propios de la zona mediterránea con otros propios del bosque templado del sur; debido a esta situación transicional, este tipo de bosque se caracteriza por poseer una alta riqueza de especies y elevados niveles de endemismo (San Martín & Donoso, 1996). Históricamente, este bosque ha sufrido una intensa deforestación y fragmentación (San Martín & Donoso, 1996; Echeverría y col., 2006) debido a su reemplazo por cultivos agrícolas y plantaciones forestales (Lara & Veblen, 1993) de *Pinus radiata* D. Don y *Eucalyptus globulus* Labill. (San Martín & Donoso, 1996; Olivares y col., 2005), lo que ha transformado el paisaje de esta región en un mosaico de fragmentos de bosque nativo que persisten inmersos en una matriz de plantaciones de pino (Bustamante & Castor, 1998).

1.4 Plantaciones de *Pinus radiata*

Las plantaciones de pino han sido tradicionalmente consideradas “desiertos biológicos” (Hartley, 2002; Simonetti, 2006); esto se refiere a que las condiciones y recursos allí existentes no serían adecuados para sustentar la biodiversidad de la misma manera que los ecosistemas naturales. Esto ha sido corroborado en países como Sudáfrica, donde la forestación con *P. radiata* ha causado dramáticas reducciones en la cobertura y densidad de especies nativas del *Fynbos* (Richardson & van Wilgen, 1986). Sin embargo, en otros países como Canadá, Nueva Zelanda y Chile, existen estudios que prueban lo contrario (Allen y col., 1995; Dyck, 1997; Estades, 2006; Newmaster y col., 2006; López, 2008; además véase Simonetti, 2006).

En un contexto de conservación fuera de áreas silvestres protegidas, es importante averiguar si sería posible usar la matriz de plantaciones de pino como corredores biológicos, ayudando así a conectar la biota que permanece en los fragmentos, medida que reduciría los efectos negativos globales de la deforestación y fragmentación sobre la biodiversidad de los bosques nativos (Simonetti, 2006).

1.5 Limitación de la regeneración de plantas en plantaciones de pino

En las plantaciones de pino de la Región del Maule se ha registrado que la abundancia total de aves frugívoras no disminuye significativamente respecto del bosque maulino (Vergara & Simonetti, 2004). Este patrón permitiría sugerir que la lluvia de semillas dispersadas por estas aves no debiera diferir entre bosques y plantaciones y, por lo tanto, la regeneración de las plantas que requieren este tipo de dispersión biótica podría no estar limitada por la llegada de semillas.

Por otro lado, se ha observado que en las plantaciones de pino el suelo es más seco (Jofré, 2008) y la cobertura del dosel es menor que la existente en el bosque nativo (G. López, observaciones personales), lo cual podría estar limitando la regeneración, al menos para las especies de plantas que requieren de microambientes húmedos y sombríos, como es el caso de las especies sombra-tolerantes (Donoso, 1989).

Un factor adicional que podría limitar la regeneración de especies nativas en las plantaciones de pino, sería la hojarasca que permanece en el suelo, la cual puede tener efectos positivos y negativos para la regeneración de plantas, entre ellos la acción como refugio de semillas frente a depredadores o efectos sobre la germinación *vía* cambios en

las condiciones físicas como conservación de la humedad, modificación de la entrada de luz y acción mecánica sobre la raíz, además de modificaciones químicas del suelo que pueden afectar tanto la germinación de las semillas como el crecimiento de las plántulas (Souto y col., 1994; Willis, 1994; Becerra y col., 2004).

El efecto químico negativo de la hojarasca, más conocido como alelopatía, se produce cuando sustancias volátiles como etileno y anhídrido carbónico son liberados por la descomposición. En el caso de *P. radiata* estas sustancias inhiben el crecimiento y la germinación de algunas especies de plantas (Williams & Glenda, 2007; Maclaren, 1983; Lill & Mcwha, 1976; Lill y col., 1979) como *Lactuca sativa* L., *Dactylis glomerata* L. y *Trifolium repens* L. (Souto y col., 2001; Maclaren, 1983; Lill & Mcwha, 1976), mientras en otras especies nativas chilenas como *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser estos efectos no han sido detectados (Guerrero & Bustamante, 2007).

1.6 Especies seleccionadas

En el presente estudio se estudiarán factores bióticos y abióticos limitantes para la regeneración de tres especies de plantas: *Aextoxicon punctatum* R. et P., *Drimys winteri* J.R. et G. Forster y *Persea lingue* (R. et P.) Nees ex Kopp. Estas especies han sido seleccionadas debido a que son especies comunes en el bosque nativo de la zona centro-sur de Chile (Lusk & Del Pozo, 2002) y abundantes en el bosque maulino, pero poco frecuentes en las plantaciones de pino (López, 2008); las tres especies presentan fruto carnoso asociado a síndromes de dispersión por endozoocoría y poseen un periodo de germinación coincidente en los meses de Invierno-Primavera (Fernández, 1985; Santis &

Cabello, 2002; Sáenz de Urtury, 1986). Además mientras *P. lingue* y *A. punctatum* son especies sombra-tolerantes y se encuentran en etapas sucesionales más tardías, *D. winteri*, es una especie sombra intolerante y es común en etapas sucesionales tempranas y en hábitat húmedos (Fernández, 1985; Santis & Cabello, 2002; Sáenz de Urtury, 1986; Donoso, 1989; Lusk & Del Pozo, 2002).

1.7 Hipótesis

- a) Si las plantaciones de pino afectan negativamente la regeneración de especies de flora nativa, entonces se espera una menor abundancia de *A. punctatum*, *D. winteri* y *P. lingue* en plantaciones de *P. radiata* en comparación con el bosque nativo.
- b) Si no existen limitaciones a la dispersión de semillas debido a que la abundancia de aves frugívoras no difiere significativamente en las plantaciones respecto del bosque nativo, entonces la lluvia de semillas de las especies focales, no diferirá entre ambos tipos de hábitats.
- c) Si la hojarasca de pino limita la regeneración de las especies nativas, entonces se esperarían una disminución en la germinación y establecimiento de las especies focales al incrementar la proporción de hojarasca de pino.

1.8 Objetivos

1.8.1 Objetivo general

Determinar los factores que limitan la regeneración poblacional de tres especies de árboles nativos (*A. punctatum*, *D. winteri* y *P. lingue*) en una plantación de *P. radiata* adulta y un parche de bosque nativo de la Región del Maule.

1.8.2 Objetivos específicos

- 1) Evaluar la abundancia de individuos de especies nativas y su relación con condiciones abióticas en bosque nativo y en plantaciones de pino.
- 2) Evaluar la lluvia de semillas de tres especies nativas (*Aextoxicon punctatum*, *Drimis winteri* y *Persea lingue*) en bosque nativo y en una plantación de pino.
- 3) Evaluar los efectos de la hojarasca de *Pinus radiata* sobre diferentes etapas del ciclo de vida, para tres especies arbóreas nativas del bosque maulino, en un bosque nativo y una plantación de pino.

2. METODOLOGÍA

2.1 Sitio de estudio

La toma de datos se realizó durante el periodo Mayo 2008- Mayo 2009 en el sector de Los Ruiles, Región del Maule. El trabajo fue desarrollado principalmente en 2 sitios de muestreo:

- Reserva Nacional Los Ruiles (RNLR; 35°50'08,6" S; 72°30'17,9" O; Fig.1) correspondiente a 29 ha. de bosque maulino, con gran desarrollo de sotobosque, rodeada de plantaciones forestales
- Una plantación de pino de aproximadamente 20 años rodeada de bosque nativo (PP20; 35° 50' 43,7" S; 72° 27' 50,0" O; Fig. 1), con un área de 5,8 ha. ubicado a 3,6 km de distancia de la RNLR.

Además, para la toma de datos referentes al primer objetivo, se trabajó en cinco fragmentos cercanos a ambos sitios anteriores, que presentaban bosque nativo y plantaciones de pino aledañas (S1, S2, S4, S5 y S6 en Fig. 1).

2.2 Abundancia de individuos

Con el fin de cumplir con el primer objetivo: caracterizar la abundancia de individuos de las tres especies estudiadas en bosque nativo y plantaciones de pino; se trabajó en siete sitios: RNLR, PP20, S1, S2, S4, S5 y S6 (Fig. 1). En estos sitios se trabajó en el bosque nativo y en la plantación de pino, exceptuando la RNLR en que solo se muestreó el bosque nativo, es decir, se trabajó en siete parches de bosque nativo y seis plantaciones de pino. En cada uno de los trece parches se realizaron 3 transectos, de 100 m de largo por 2 m de ancho, y dentro de cada transecto se consideraron 10 parcelas de $2m^2$, donde se contabilizaron los individuos (plántulas, juveniles y adultos) presentes correspondientes a las especies estudiadas, Además para cada parcela se registró el grosor de la hojarasca, para ello se midió su profundidad enterrando una regla hasta tocar el suelo en tres puntos al azar y se estimó indirectamente la cantidad de luz bajo el dosel por medio de una fotografía por parcela, tomada a una altura de 1 m (Jennings y col., 1999), luego se estimó la proporción de pixeles con luz y con sombra utilizando el software SIGMA SCAN.

Los datos obtenidos fueron analizados, para cada especie, mediante un modelo lineal generalizado (en adelante MLG); suponiendo una distribución de Poisson de los datos, dada la gran cantidad de ceros encontradas en las muestras; debido a esta misma razón fue necesario usar la abundancia total de individuos (suma de plántulas, juveniles y adultos) como variable dependiente; como factor categórico se consideró el tipo de ambiente ($n=2$) y, como covariantes, el grosor de la hojarasca y el porcentaje de cobertura de dosel. Además, se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) para

comparar las variables ambientales entre ambientes. Estos análisis fueron realizados con el software STATISTICA 7.0 (StatSoft, 2004).

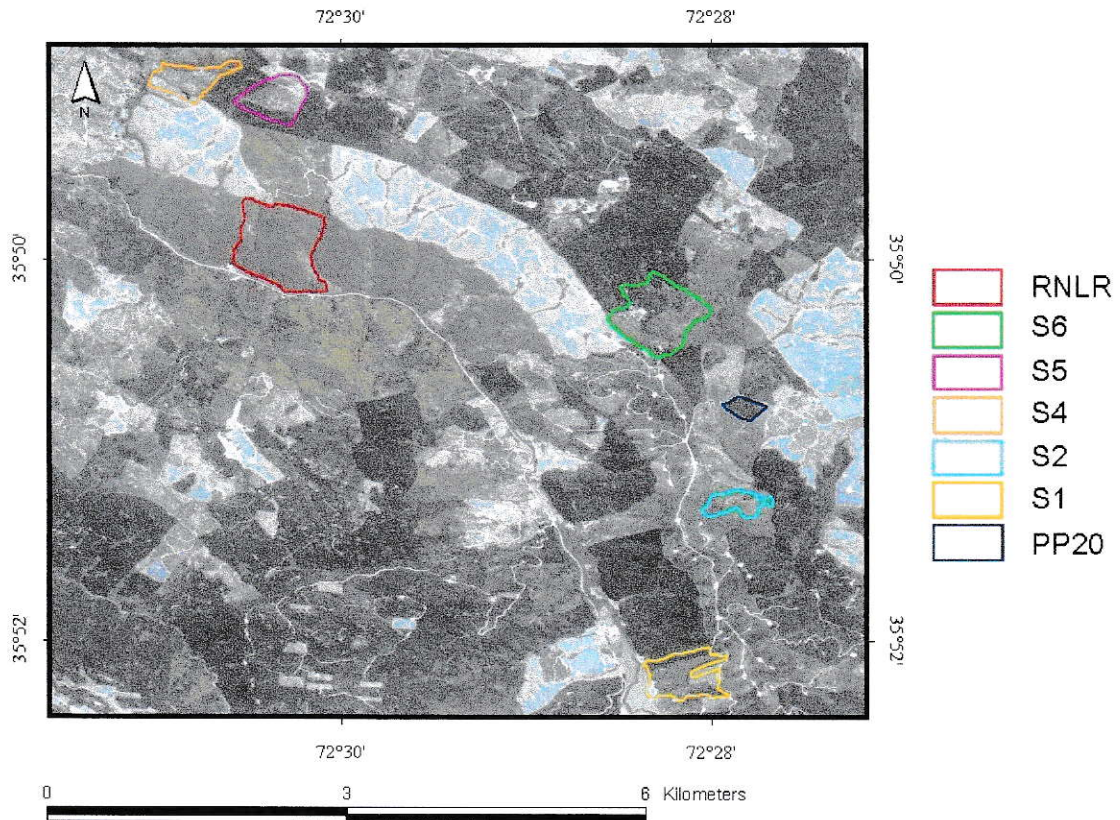


Fig. 1. Ubicación espacial de los sitios de muestreo donde se determinó la abundancia de individuos de las tres especies estudiadas. También se muestran los sitios en que se desarrolló el experimento de campo (PP20 Y RNLR).

2.3 Lluvia de semillas

Los experimentos de lluvia de semillas fueron ubicados en 2 sitios de muestreo: bosque nativo de RNLR y plantación de pino de PP20. En cada sitio se instalaron azarosamente 40 trampas de semillas de 1 m² en las cuales las semillas depositadas se recolectaron una vez al mes, durante un año y fueron identificadas y cuantificadas en laboratorio, focalizándose en las tres especies estudiadas.

Los datos obtenidos fueron analizados mediante un MLG suponiendo una distribución de Poisson de los datos y considerando tipo de ambiente (n=2) y especie de planta (n=3) como factores categóricos y el número total de semillas por trampa (m²) como variable respuesta (n=80 trampas de semillas). Este análisis fue realizado con el software Statistica 7.0 (StatSoft, 2004).

En un estudio paralelo (Oporto, 2010), con el fin de estimar la cantidad de semillas de *D. winteri* removidas por depredadores durante el tiempo que permanecían en la trampa (un mes), se instalaron cinco trampas control en la RNLR, cada trampa contenía 25 frutos marcados y cada vez que se recolectó el contenido de las trampas de semillas se contabilizó el número de frutos remanentes. En este estudio no se registró remoción de frutos, debido a este resultado no se consideró necesario considerar este factor en los análisis de los datos de lluvia de semilla.

2.4 Efectos de la hojarasca de pino

2.4.1 Sobre la sobrevivencia de semillas

Este experimento se desarrolló en plantación de pino y bosque nativo para dos sitios de muestreo: RNLR y PP20. Para evaluar la sobrevivencia de semillas frente a la depredación en función de la presencia o ausencia de hojarasca, se instalaron 30 pares de placas de petri plásticas en cada ambiente, las cuales estaban perforadas para evitar la acumulación de agua. En las placas se dispusieron diez semillas de *A. punctatum* y diez de *P. lingue*, *D. winteri* se excluyó de este análisis debido a que su reducido tamaño dificultaba su manejo experimental. Por cada par de placas, una se cubrió con hojarasca del lugar y otra se dejó descubierta. Las placas fueron monitoreadas mensualmente por 3 meses (Septiembre-Diciembre 2008). La probabilidad de sobrevivencia de semilla $P(S)$ se definió como el número de semillas enteras que permanecían en las placas (no removidas y/o parcialmente consumidas) dividido por el número inicial de semillas.

Los datos obtenidos fueron analizados mediante un MLG suponiendo una distribución binomial de los datos, siendo $P(S)$ la variable respuesta y los factores categóricos el tipo de ambiente, la especie y la presencia/ausencia de hojarasca. Este análisis fue realizado con el software R 2.8.1 (R development core team, 2008).

2.4.2 Sobre la germinación, reclutamiento y crecimiento

En Mayo del 2008 se instalaron 60 unidades de muestreo, 30 en la RNLR y 30 en PP20, ubicándolas de tal manera que hubiese condiciones similares de presencia de dosel y hojarasca de pinos y árboles nativos, en ambos sitios de muestreo, para lo cual se ubicaron desde el centro de los parches hasta los bordes. Cada unidad estaba constituida

por 3 bolsas plásticas para plantas de 15 cm de diámetro, que se llenaron con suelo disponible en el lugar en que fueron instaladas. Cada bolsa estaba perforada en el fondo para un mejor drenaje y en cada una de ellas se plantaron 10 semillas (una bolsa por especie, ver figura 2 A y B).

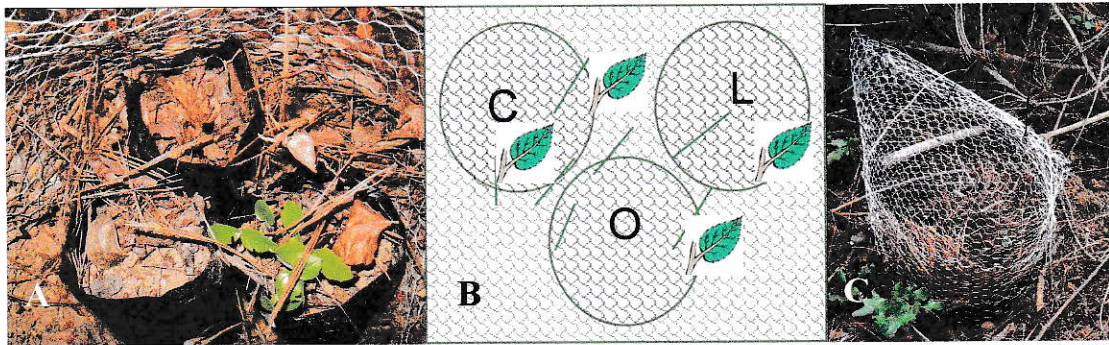


Fig. 2. A y B Disposición de las bolsas que contenían semillas de las tres especies estudiadas en cada unidad de muestreo. C Unidad de muestreo.

Dentro de un radio de 50 cm a partir de cada unidad de muestreo, se colectaron dos volúmenes de 1 litro de hojarasca; uno de ellos se vertió sobre la unidad de muestreo para cubrirla y el otro se llevó al laboratorio para determinar su composición en términos de porcentaje de biomasa seca de hojarasca de pino y de hojarasca de bosque nativo. Con esta información se estimó el porcentaje de hojarasca de pino aplicado a cada unidad muestral. Las unidades de muestreo fueron además cubiertas con una exclusión metálica de aproximadamente 28 cm de diámetro para evitar la pérdida de semillas por depredadores (Cavieres y col., 2007; fig. 2 C).

Para el análisis de germinación, las semillas fueron consideradas germinadas cuando los cotiledones eran visibles (Guerrero & Bustamante, 2007). La germinación de las

semillas y el posterior establecimiento de las plántulas fueron monitoreados mensualmente durante un año a partir de la instalación de las unidades de muestreo, periodo en el cual también se registró su crecimiento en altura utilizando un pie de metro digital. La probabilidad de reclutamiento o establecimiento de plántulas $P(R)$ se definió como el número de plántulas reclutadas (2-3 cm. de altura) dividido por el número de semillas germinadas. Las unidades de muestreo fueron georreferenciadas con un GPS Garmin eTrex H para posteriormente analizar la relevancia de la variante espacial de los datos. Mensualmente se tomaron muestras de suelo para analizar la humedad mediante el método gravimétrico y una fotografía para estimar el promedio anual de cobertura de dosel.

Solo se analizaron datos de *A. punctatum* debido a que se registró escasa germinación de semillas para lingue ($n=4$) y canelo($n=0$). Para determinar si existía autocorrelación espacial entre las unidades de muestreo, los datos de germinación de cada sitio de muestreo (RNLR, PP20) fueron sometidos a una prueba de Mantel con 1000 iteraciones, obteniendo los correlogramas de Mantel con 10 clases de distancia. Este análisis fue realizado con el software Passage.

Por otro lado, los datos de sobrevivencia de semillas, germinación, reclutamiento y crecimiento de plántulas fueron analizados mediante la metodología de partición de la varianza descrita por Legendre & Legendre (1998), para determinar que porcentaje de la varianza total de la variable respuesta es explicada por las variables ambientales analizadas (fracción a), el porcentaje de la varianza explicada por las variables ambientales estructuradas en el espacio (fracción b), el porcentaje explicado por la estructuración espacial de los datos (fracción c) y el porcentaje de la varianza no

explicada por las variables estudiadas (fracción d). Para este análisis, fueron excluidas las variables que tenían un alto valor del factor de inflación de la varianza (VIF >20) lo que indica que existiría multicolinealidad entre estos factores y las demás variables/factores considerados; en este caso, se excluyeron la variable espacial X (longitud geográfica) y el porcentaje promedio anual de cobertura de dosel.

Posteriormente, los datos de sobrevivencia de semillas, germinación y crecimiento de plántulas fueron analizados mediante un análisis de redundancia (RDA), utilizando como variable respuesta la matriz de sobrevivencia total de semillas (placas petri cubiertas con hojarasca y descubiertas), germinación, reclutamiento y crecimiento de plántulas y como variables ambientales la matriz de datos que incluía el porcentaje promedio anual de humedad del suelo y descompuesto en dos fracciones del año, invierno-primavera, mas relacionado con la etapa de germinación y verano-otoño, relacionado con la etapa de reclutamiento; porcentaje promedio anual de cobertura del dosel, y descompuesto en forma análoga a la humedad del suelo; y el porcentaje de hojarasca de pino. Los análisis descritos en esta parte del estudio fueron desarrollados con el software CANOCO 4.5 (ter Braak & Smilauer, 2002).

Para determinar la distancia gráfica de las variables respuesta P(S), P(G), P(R) y el crecimiento de plántulas de *A. punctatum* entre ambientes (una plantación de pino y la RNLR) se utilizó una prueba de t. En forma adicional se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) o pruebas de t con heterogeneidad de varianza, según correspondiera, para comparar las variables ambientales entre ambientes. Estos análisis fueron realizados con el software STATISTICA 7.0 (StatSoft, 2004).

3. RESULTADOS

3.1 Abundancia de individuos

En el caso de *D. winteri* y *A. punctatum* la abundancia total de individuos (plántulas, juveniles y adultos) fue significativamente mayor en el bosque nativo que en las plantaciones de pino (*D. winteri*, MLG, $X^2= 32,96$, $gl= 1$, $p< 0,001$; *A. punctatum*, MLG, $X^2= 26,04$, $gl= 1$, $p< 0,001$; Fig. 3), mientras que para *P. lingue*, las diferencias no fueron significativas (MLG, $X^2= 3,51$, $gl= 1$, $p= 0,06$; Fig. 3), sin embargo sugieren el mismo patrón de mayor abundancia de individuos en bosque nativo.

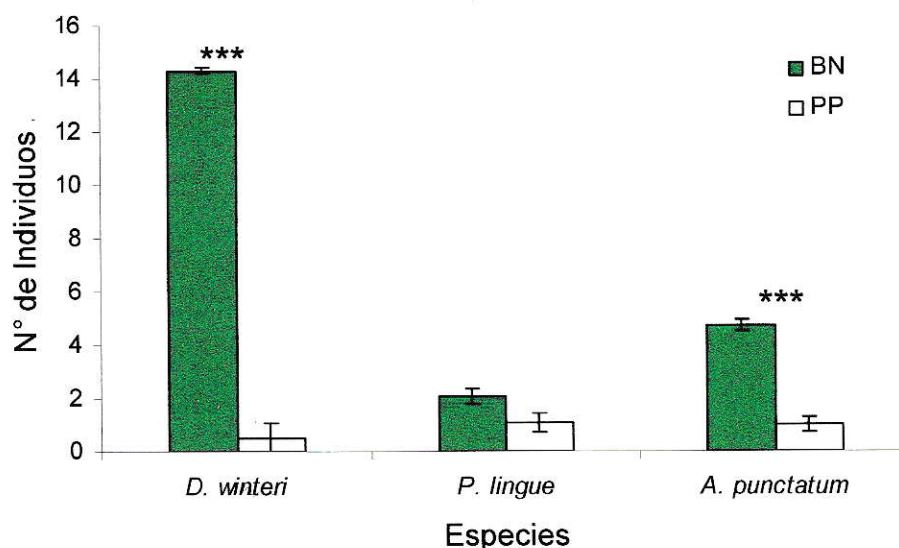


Fig. 3. Abundancia de individuos de tres especies de árboles nativos (evaluada como número de individuos/ 60 m²) en bosque nativo (BN, n= 7) y en plantaciones de pino (PP, n= 6) (Media ± EE). Los asteriscos indican diferencias significativas entre grupos según MLG.

El grosor de hojarasca no difirió significativamente entre ambos ambientes (ANDEVA, $F_{1, 11} = 1,61$, $P = 0,23$) y no se relacionó con la abundancia de ninguna de las tres especies estudiadas (MLG, *D. winteri*, $X^2 = 0,73$, $gl = 1$, $p = 0,39$; *P. lingue*, $X^2 = 0,015$, $gl = 1$, $p = 0,90$; *A. punctatum*, $X^2 = 3,24$, $gl = 1$, $p = 0,72$). En el caso de la cobertura de dosel, no hubo una diferencia significativa entre ambos sitios (ANDEVA, $F_{1, 11} = 0,02$, $p = 0,91$). Sin embargo, al analizar los datos de ambos ambientes en conjunto, para las dos especies sombra tolerantes (*A. punctatum* y *P. lingue*) la abundancia de individuos aumentó en forma significativa a medida que aumentaba la cobertura del dosel (MLG, *A. punctatum*, $X^2 = 30,06$, $gl = 1$, $p < 0,001$; *P. lingue*, $X^2 = 14,17$, $gl = 1$, $p < 0,001$; Fig. 4).

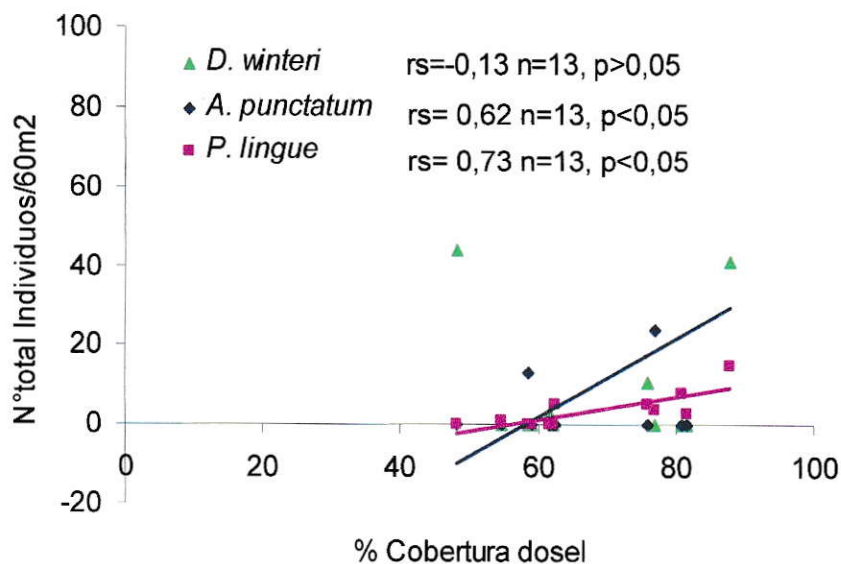


Fig. 4. Relación entre la abundancia de plantas y el porcentaje de cobertura de dosel (se muestra la línea de tendencia para las regresiones significativas según análisis de correlación de Spearman).

3.2 Lluvia de semillas

La lluvia de semillas se detectó sólo para *D. winteri* y *A. punctatum*; en el caso de *P. lingue* no se observó caída de semillas en el bosque nativo de la RNLR (BN) ni en la plantación de pino de PP20 (PP). Una mayor lluvia de semillas se registró para *D. winteri* que para *A. punctatum* (MLG, $X^2= 112,04$, $gl= 1$, $p< 0,001$) y para ambas especies esta lluvia fue significativamente mayor en bosque nativo que en la plantación de pino (MLG, $X^2= 100,76$, $gl= 1$, $p< 0,001$; Fig. 5).

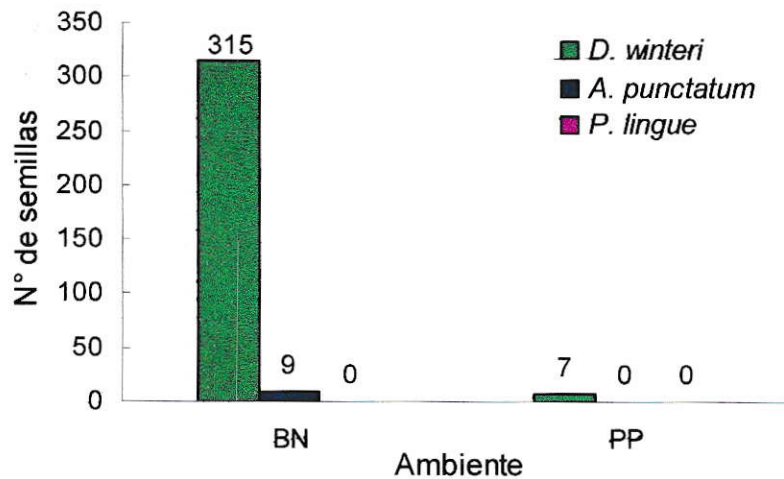


Fig. 5. Número total de semillas dispersadas en la plantación de pino (PP) y la RNLR (BN) después de un año (datos acumulados).

3.3 Efectos de la hojarasca de pino

En el caso de *P. lingue*, la sobrevivencia de semillas fue significativamente menor en la plantación de pino respecto del bosque nativo (MLG, $X^2= 331,72$, $gl= 1$, $p< 0,001$; Fig. 6) y no difirió significativamente entre las semillas cubiertas con hojarasca y descubiertas (MLG, $X^2= 0,03$, $gl= 1$ $P= 0,85$; Fig. 6). En el caso de *A. punctatum*, la sobrevivencia fue significativamente mayor en las plantaciones (MLG, $X^2= 33,99$, $gl= 1$, $p< 0,001$; Fig. 6) y además la sobrevivencia de semillas fue mayor cuando las semillas se encontraban cubiertas con hojarasca (MLG, $X^2= 102,51$ $gl= 1$, $p< 0,001$; Fig. 6).

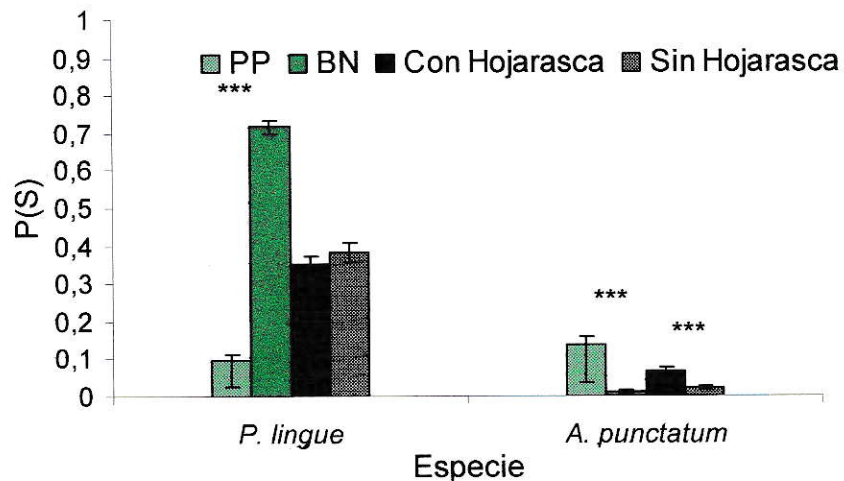


Fig. 6. Probabilidad de sobrevivencia de semillas de *P. lingue* y *A. punctatum* con dos tratamientos: en plantación de pino y bosque nativo, y con presencia/ ausencia de hojarasca (Media \pm EE). Los asteriscos indican diferencias significativas entre los grupos para cada tratamiento, según MLG.

Para el análisis integrado de las diferentes etapas del ciclo de vida (sobrevivencia, germinación, reclutamiento y crecimiento) solo se analizaron datos de *A. punctatum* debido al reducido número de semillas de *P. lingue* germinadas (cuatro individuos en BN) y a la nula germinación de *D. winteri*. En el caso de los datos de germinación no se detectó autocorrelación espacial en la plantación de pino ni en la RNLR (Prueba de Mantel, RNLR, $r = -0,1226$, $p > 0,05$; PP20, $r = -0,1076$, $p > 0,05$, con Corrección de Bonferroni, valor crítico $p < 0,005$).

Al fraccionar la varianza total de los datos, el porcentaje de la varianza explicada sólo por el espacio fue 7,5%, no significativa ($p > 0,05$; Fig. 7). El porcentaje explicado por las variables ambientales (humedad del suelo, cobertura del dosel y porcentaje de hojarasca de pino) fue significativo ($p < 0,05$; Fig. 7) y corresponde a un 59%. El 33,5% restante no fue explicado por las variables estudiadas (Fig. 7).

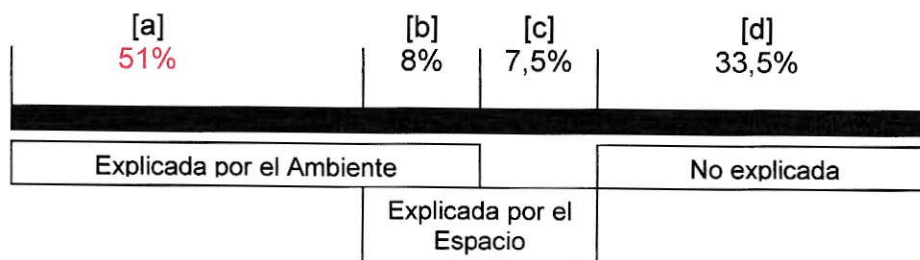


Fig. 7. Fraccionamiento de la varianza para las variables respuesta P(S), P(G), P(R) y crecimiento de *Aextoxicon punctatum* (en rojo se muestran los valores significativos).

El análisis de redundancia (RDA) muestra que, entre otras variables, el porcentaje de humedad total, el porcentaje de cobertura de invierno-primavera y el porcentaje de cobertura de verano-otoño, se correlacionaron con el eje 1 en forma negativa (coeficiente de regresión canónica= -0,54, -0,42 y -0,39 respectivamente, ver Tabla 1) mientras el eje 2 fue explicado principalmente por el porcentaje de humedad de verano-otoño relacionándose en forma positiva con él (coeficiente de regresión canónica= 10,06; Fig.7, Tabla 1).

NOMBRE	EJE1	EJE2
% Hum	-0,5403	-0,6516
% Hoj Pi	0,2298	-0,3740
% Cob i-p	-0,4254	0,2709
% Cob v-o	-0,3940	-0,5325
% Hum i-p	-0,0194	0,4035
% Hum v-o	0,0701	10,0550

Tabla 1. Coeficientes de regresión canónica para las variables ambientales respecto a los dos primeros ejes canónicos.

Este análisis indica además que entre las variables ambientales consideradas, la cobertura del dosel (verano-otoño e invierno-primavera) y la humedad total del suelo son las variables ambientales que explican significativamente la varianza de las variables respuesta P(S), P(G), P(R) y crecimiento en conjunto (Tabla 2).

Variable	Lambda	P
% Cob v-o	0,39	0,002
% Hum	0,11	0,002
% Cob i-p	0,06	0,014
% Hoj Pi	0,03	0,082
% Hum v-o	0,00	0,710

Tabla 2. Relación entre las variables respuestas P(S), P(G), P(R) y el crecimiento de *Aextoxicon punctatum* y variables ambientales tales como cobertura del dosel, humedad del suelo y porcentaje de hojarasca de pino. Lambda representa el porcentaje de la varianza explicada por cada variable ambiental al ser incorporada al modelo; P representa el nivel de significancia.

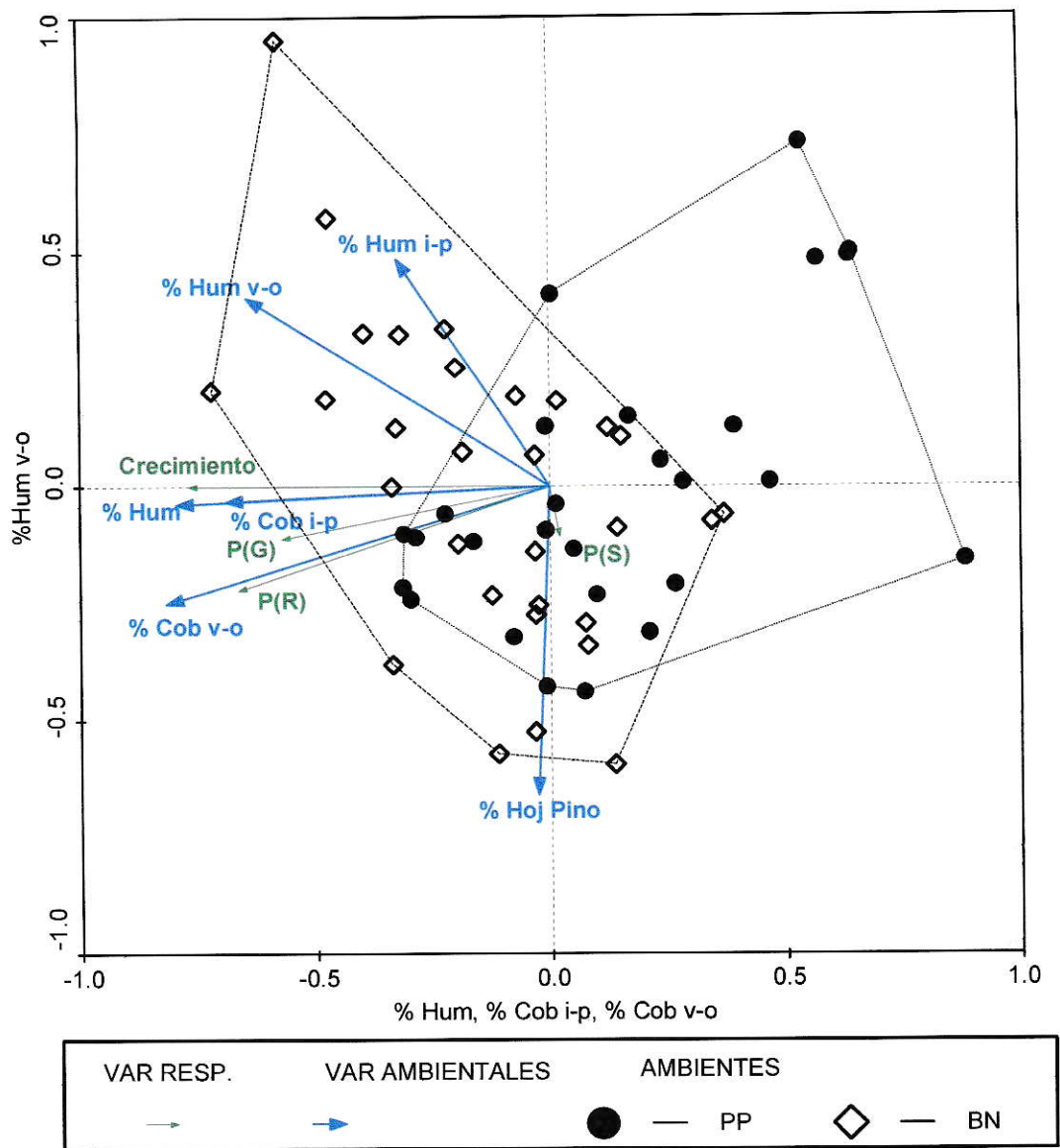
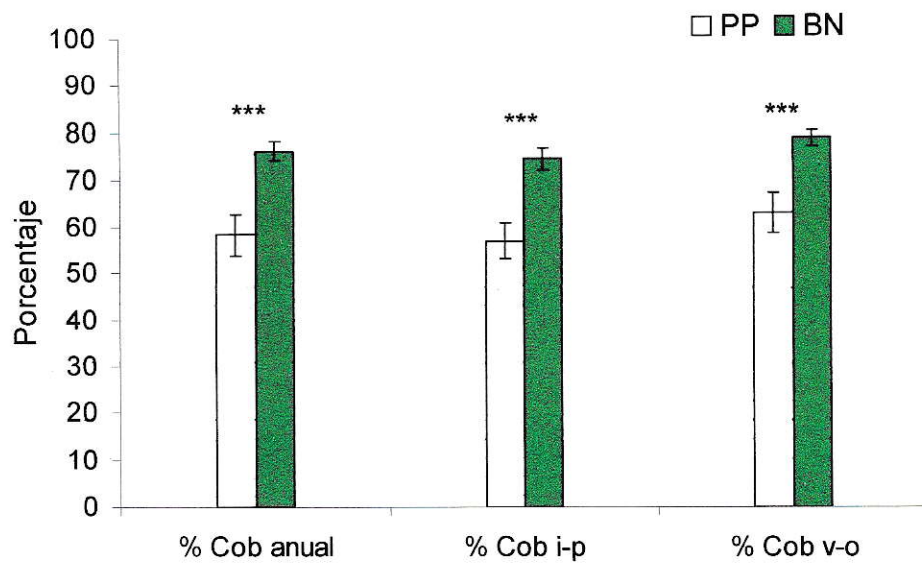


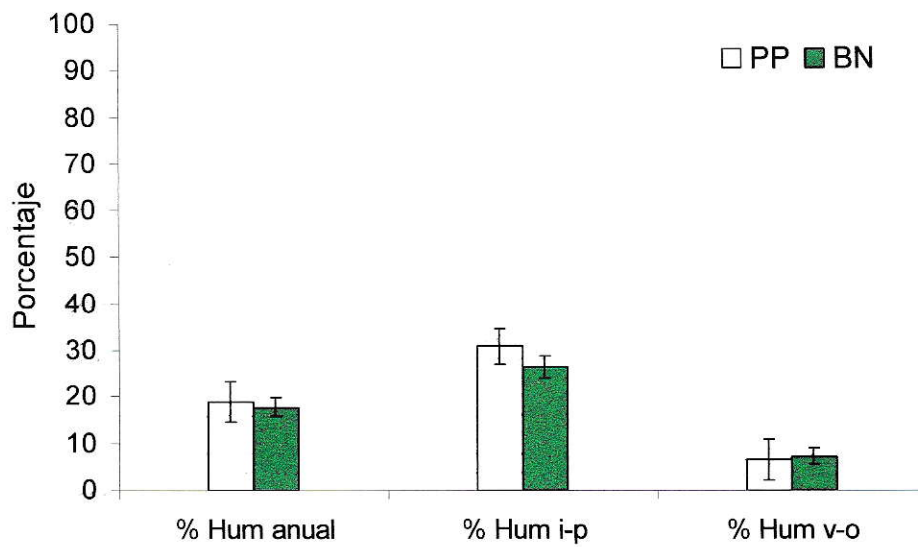
Fig.8. Triplot que representa la relación de P(S), P(G), P(R) y el crecimiento de plántulas de *A. punctatum* con las variables ambientales en una plantación de pino y la RNLR.

En la figura 8 se puede ver que no hay una clara separación de las unidades de muestreo (puntos y rombos) en los dos ambientes, respecto a las variables ambientales. Sin embargo, la prueba de t realizada (Fig. 10) muestra que en el eje 1, explicado principalmente por el promedio anual de humedad y los porcentajes parciales de cobertura, existen diferencias significativas de las variables respuesta respecto al tipo de ambiente ($t= 3,78$, $p< 0,001$, $gl= 55$), sin embargo, respecto al eje 2, explicado principalmente por la humedad de verano y otoño, no existen diferencias significativas ($t= 0,58$, $p= 0,56$, $gl= 55$).

Se analizaron las diferencias de las variables ambientales entre ambos sitios mediante un análisis de varianza. El porcentaje de cobertura de dosel (promedio anual) difirió entre ambos tipos de ambientes, siendo mayor en el bosque nativo (Prueba de t con heterogeneidad de varianzas, $t= -3,61$, $p< 0,001$, $gl= 32$). Al analizar esta variable para los periodos invierno-primavera y verano-otoño por separado, la cobertura fue mayor en el bosque nativo en ambos casos (Prueba de t con heterogeneidad de varianzas, $t= -3,53$, $p< 0,001$, $gl= 34$; $t=-3,34$, $p< 0,001$, $gl= 29$, respectivamente; Fig 9 A). La humedad del suelo (promedio anual) fue mayor en el bosque nativo, pero no difirió significativamente (Prueba de t con heterogeneidad de varianzas, $t= 0,86$, $p= 0,80$, $gl= 47$). Tampoco existieron diferencias significativas cuando se analizó la humedad de invierno-primavera y verano-otoño por separado (ANDEVA, $F_{1, 50}= 0,68$, $p= 0,41$; $F_{1, 50}= 1,20$, $p= 0,28$, respectivamente; Fig 9 B).



A



B

Fig. 9. A Porcentaje de cobertura de dosel y B Porcentaje de humedad del suelo en RNL (BN) y plantación de pino (PP; Media \pm EE). Los asteriscos indican diferencias significativas entre los grupos para cada tratamiento, según ANDEVA o Prueba de t con heterogeneidad de varianzas, según corresponda.

Tanto la germinación (P(G)), el reclutamiento (P(R)) y el crecimiento de plántulas de *A. punctatum* se correlacionaron positivamente con el porcentaje de humedad total y con la cobertura de dosel, mientras que el reclutamiento (P(R)) se correlacionó más estrechamente con la cobertura de dosel de verano y otoño, el crecimiento se correlacionó principalmente con el porcentaje de humedad del suelo y el porcentaje de cobertura de los meses de invierno y primavera (Fig. 8). En tanto P(G) se correlacionó con ambos porcentajes de cobertura estacional (invierno-primavera y verano-otoño) además del porcentaje de humedad. Por ultimo, P(S) no se correlacionó significativamente con las variables ambientales (Fig. 8).

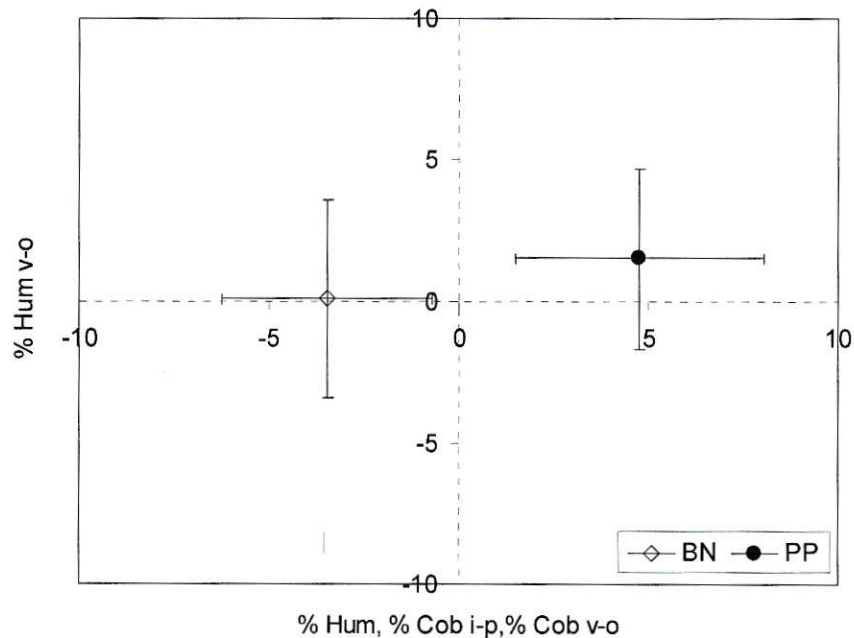


Fig.10. Prueba de t para determinar la distancia gráfica de las variables respuesta P(S), P(G), P(R) y el crecimiento de plántulas de *A. punctatum* entre ambientes (una plantación de pino y la RNLR).

4. DISCUSIÓN

El objetivo principal de este estudio fue determinar los factores que limitan la regeneración poblacional de *A. punctatum*, *D. winteri* y *P. lingue* en una plantación de pino y en la RNL. Al respecto hemos visto que:

(i) La abundancia de individuos de las tres especies nativas es menor en las plantaciones que en el bosque nativo: Se confirmó el patrón de menor abundancia de individuos en las plantaciones de pino, para las dos especies sombra tolerantes (*A. punctatum* y *P. lingue*), la abundancia de individuos se correlacionó positivamente con la cobertura de dosel, factor que no varió entre ambientes, sugiriendo que la abundancia de estas dos especies se relaciona con la cobertura de dosel a una escala de microhábitat, siendo favorecida en lugares más sombríos. Sin embargo, es necesario considerar que en este caso, la estimación de cobertura de dosel fue puntual (sólo en una ocasión por sitio), no así la estimación anual que se realizó en el monitoreo anual de las unidades de muestreo, la cual si varió entre ambientes, siendo mayor en el bosque nativo, lo cual podría sugerir mayor probabilidad de encontrar microhábitats favorables en este ambiente.

(ii) Para dos de las tres especies (*D. winteri* y *A. punctatum*) se observó una menor cantidad de semillas en la plantación de pino que en bosque nativo. En el caso de *D. winteri* podría deberse a una mayor abundancia de individuos de esta especie en el bosque nativo y al gran número de propágulos que produce cada individuo, sumado a su extenso periodo de dispersión durante gran parte del año pero que se concentraba entre

Enero y Marzo. Para *A. punctatum*, en cambio, la dispersión estuvo acotada a un mes (Marzo), en el que era posible ver en terreno una gran cantidad de semillas concentradas casi exclusivamente bajo los individuos reproductivos, por lo que la pequeña cantidad de semillas dispersadas podría deberse a la escasez de dispersores durante el corto periodo de producción de semillas, entre ellos el zorzal (*Turdus falklandii*), principal dispersor de esta especie, el cual no difiere en abundancia entre plantaciones de pino y bosque nativo (Smith-Ramírez y col., 2005; Vergara & Simonetti, 2004), sin embargo sería necesario realizar estudios que confirmen dicha hipótesis.

En ambos casos, la disminución en la dispersión de semillas en la plantación de pino versus el bosque nativo podría atribuirse a que los fragmentos nativos que se encontraban en los alrededores de la plantación de pino correspondían a bosques secundarios principalmente dominados por *Nothofagus glauca* que no necesariamente constituían una fuente de propágulos efectiva para estas especies como ocurre con la Reserva Nacional Los Ruiles,

En el caso de *P. lingue* no se observaron individuos reproductivos en el bosque nativo, pero si se observaron dos individuos con frutos en los fragmentos cercanos a la plantación. Pese a ello no hubo dispersión de semillas en ninguno de los dos ambientes.

(iii) La depredación de semillas varía según la especie, siendo mayor en la plantación para *P. lingue* y menor para *A. punctatum*. Las semillas de *P. lingue* fueron más consumidas en la plantación, sin importar si estaban o no cubiertas con hojarasca, es probable que esta depredación de semillas se deba a micromamíferos, que son más abundantes en este ambiente que en el bosque nativo (Grez, 2005; Saavedra & Simonetti, 2005). Este resultado sugiere que la regeneración de *P. lingue* sería

desfavorecida en las plantaciones de pino debido a que las semillas dispersadas hasta este ambiente serían consumidas pese a que existiera hojarasca que pudiese cubrirlas. Por el contrario, la sobrevivencia de semillas de *A. punctatum* fue mayor en este ambiente comparado con el bosque nativo y la tasa de sobrevivencia aumentó si estaban cubiertas con hojarasca. Esto indicaría que la respuesta frente a efectos del ambiente y del camuflaje proporcionado por la hojarasca, varía según la especie, lo cual podría estar relacionado con las características propias de las semillas (i.e. propiedades físicas y químicas que pueden atraer a los depredadores) y de los depredadores de las mismas. En el caso de *A. punctatum*, los resultados sugieren que, si las semillas logran ser dispersadas hacia las plantaciones de pino y, aún más, a un sitio con suficiente hojarasca para cubrirlas, es probable que sobrevivan a la depredación de micromamíferos, aves o insectos quedando disponibles para la etapa de germinación.

(iv) Para *A. punctatum* el ambiente por sí mismo no fue una variable relevante para la sobrevivencia, germinación, reclutamiento y crecimiento de plántulas, sin embargo, las variables ambientales humedad y cobertura del dosel sí lo fueron, afectando en forma diferencial las diferentes etapas de regeneración.

La germinación de semillas se relaciona principalmente con la cobertura del dosel en ambos periodos del año (verano-otoño, invierno-primavera) y con el promedio anual de humedad, es decir, como para muchas especies de clima mediterráneo, el olivillo necesita una combinación de temperatura, humedad y radiación adecuadas para germinar lo cual depende principalmente de la cantidad de precipitaciones y de la cobertura de dosel del microhábitat en el que se encuentre (Zamora y col., 2004).

Por otra parte, el reclutamiento de plántulas se relacionó con la cobertura de verano y otoño, es decir, durante los meses de germinación e inmediatamente siguientes, lo cual tiene relación con la característica de sombra tolerancia de esta especie. Finalmente, el crecimiento de las plántulas, al igual que la germinación, se relacionó con el promedio de humedad anual y con las coberturas de dosel en ambos periodos del año. Estos resultados dejan en evidencia que más allá del ambiente en el que se encuentren las semillas o plántulas de *A. punctatum* (bosque nativo o pino) son determinantes las condiciones de sombra y humedad, con énfasis en la necesidad de sombra en los meses de verano y otoño, periodo más cálido y seco, en el cual se registra gran mortalidad de plántulas.

Al respecto, en este estudio, pese a la alta probabilidad de reclutamiento registrada para *A. punctatum* (número de plántulas que alcanzaron 2-3 cm. de altura/ número de semillas germinadas (P (R)= 0,79 en bosque nativo y P (R)= 0,67 en la plantación de pino) la mortalidad de plántulas en terreno fue prácticamente total hacia el término del experimento en ambos sitios de muestreo. Esta alta mortalidad de plántulas y la escasa germinación de semillas para las dos especies restantes (*D. winteri*, *P. lingue*) podría deberse a las condiciones climáticas irregulares del año en que se realizó el experimento, en el cual se registró un déficit significativo de precipitaciones durante la primavera y el verano, siendo el semestre más seco registrado en la zona centro-sur del país desde el año 1951 (DGF 2008, 2009). Además hubo un aumento anormal de las temperaturas en los periodos septiembre-diciembre 2008 y enero-marzo 2009, particularmente severo en marzo (DGF 2008, 2009), mes en el cual se registró la mayor mortalidad de plántulas de *A. punctatum*. Por otra parte las temperaturas mínimas durante el invierno fueron más

altas de lo normal (DGF 2008, 2009), lo que explicaría la nula germinación de *D. winteri* que necesita una estratificación fría previo a su germinación (Figueroa & Jaksic, 2004), la cual esperábamos que se desarrollara en forma natural. Este tipo de irregularidades ambientales que afectan los resultados experimentales, así como la ausencia de datos en cuanto a dispersión de una de las especies (*P. lingue*), hacen evidente la necesidad de realizar estudios de este tipo a largo plazo, con el fin de incorporar variables que no se incluyeron en este estudio como variabilidad climática temporal, cambios interanuales en producción de semillas como las registradas para olivillo por Murúa & González (1985) y para canelo por Donoso y col. (1999), además de otros factores que podrían afectar el desempeño de las diferentes especies.

Los resultados obtenidos para *A. punctatum* permiten inferir que, si hubiese dispersión de *A. punctatum* hacia las plantaciones de pino, estas no serían un ambiente hostil para su regeneración, siempre y cuando las semillas sean dispersadas a microambientes donde se satisfagan las condiciones de presencia de hojarasca para protegerlas de depredación y disponibilidad de sombra que esta especie ha confirmado requerir en las etapas de reclutamiento y crecimiento. En este sentido la regeneración de esta especie podría favorecerse en las plantaciones de pino con medidas de manejo que faciliten la llegada de semillas desde fragmentos de bosque nativo u otras plantaciones de pino aledañas como perchas para aves dispersoras y otras medidas que favorezcan la presencia de hojarasca y cobertura del dosel, lo cual además podría facilitar el reclutamiento de otras especies nativas sombra-tolerantes. Si bien las plantaciones de pino son cosechadas a partir de los 20 años, *A. punctatum* puede reproducirse a partir del décimo año (Inan Tue, 2011), por lo que la presencia de individuos de esta especie en

las plantaciones de pino podría favorecer la diversidad genética de las poblaciones presentes en los fragmentos de bosque nativo cercanos y además podría cumplir el rol de nodriza, facilitando el establecimiento de plántulas de su misma especie y de otras especies nativas.

5. CONCLUSIÓN

Se esperaba que la menor abundancia de individuos de árboles nativos en las plantaciones fuera mayormente explicada por restricciones en la etapa de germinación. Sin embargo los resultados sugieren que, al menos para *A. punctatum*, las restricciones actuarían en primera instancia a nivel de disponibilidad de semillas debido a su reducida llegada a las plantaciones desde los fragmentos de bosque nativo y, posteriormente, a nivel de reclutamiento debido a una menor disponibilidad de microambientes sombríos en este tipo de ambiente.

En el caso de *A. punctatum*, se descarta una relación causal del porcentaje de hojarasca de pino sobre su germinación y el crecimiento de sus plántulas, sin embargo para las especies restantes los resultados son insuficientes para confirmar o descartar la existencia de efectos alelopáticos.

6. REFERENCIAS

- Allen, R., Platt, K. & Wiser, S. (1995) Biodiversity in New Zealand plantations. *New Zealand Forestry* 4: 26–29.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. (1994) Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Barbosa, O. & Marquet, P. (2002) Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia* 132: 296-306.
- Becerra, P.I., Celis-Diez, J.L. & Bustamante, R.O. (2004) Effects of leaf litter and precipitation on germination and seedling survival of the endangered tree *Beilschmiedia miersii*. *Applied Vegetation Science* 7: 253-257.
- Bustamante, R.O. & Castor, C. (1998) The decline of an endangered temperate ecosystem: the ruiñ (*Nothofagus alessandrii*) forest in Central Chile. *Biodiversity and Conservation* 7: 1607-1626.
- Bustamante, R.O., Serey, I. & Pickett, S.T.A. (2003) Forest fragmentation, plant regeneration and invasion processes in Central Chile. En: Bradshaw, G. & Marquet, P. (eds) *How Landscapes Change. Human Disturbance and Ecosystem Fragmentation in the Americas*: 145-160. Springer-Verlag, New York, USA.
- Brown, J.H., Curtin, C.G. & Brithwaite, R.W. (2003) Management of the semi-natural matrix. En: Bradshaw, G.A. & Marquet, P.A. (eds) *How landscapes change. Human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*: 327-343. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Bruna, M.E. (1999) Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402, 139.
- Cavieres, L., Chacón, P., Peñaloza, P., Molina-Montenegro & Arroyo, M. (2007) Leaf litter of *Kageneckia angustifolia* D. DON (Rosaceae) inhibits seed germination in sclerophyllous montane woodlands of central Chile. *Plant Ecology* 190: 13-22.
- DGF (2008) Boletín climático del Departamento de Geofísica de la Universidad de Chile. <<http://met.dgf.uchile.cl/>> [consulta : enero 2010]
- DGF (2009) Boletín climático del Departamento de Geofísica de la Universidad de Chile. <<http://met.dgf.uchile.cl/>> [consulta : enero 2010]

- Didham, R.K., Ghazoul, J., Stork, N.E. & Davis., A.J. (1996) Insects in fragmented habitats. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.
- Donoso, C. (1989). Antecedentes básicos para la silvicultura del tipo forestal siempreverde. *Bosque*, 10(1): 37-53.
- Donoso, C. & Lara, A. (1995) Utilización de los bosques nativos de Chile: pasado, presente y futuro. En Armesto, J. Villagrán, C. & Arroyo, M.K. (eds), *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 363-387. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Donoso, C., Maureira, C., Zuñiga, A. & Castro, H. (1999). Producción de semillas y hojarasca en renovals de canelo (*Drimys winteri* Forst.) en la Cordillera de la Costa de Valdivia, Chile. *Bosque* 20: 65-78.
- Dyck, W. J. (1997) Biodiversity in New Zealand plantation forestry – an industry perspective. *New Zealand Forestry* 42: 6–8.
- Echeverría, C., Coomes, D., Salas, J., Rey-Benayas, J., Lara, A. & Newton, A. (2006) Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests. *Biological Conservation* 130: 481-494.
- Estades C. (2006) Comunidades de aves en un mosaico de bosques naturales y artificiales de la región del Maule. En: Grez, A., Simonetti, J. & Bustamante, R.O. (eds) *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas*: 9-81. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 34: 487-515.
- Fernández, J. (1985) Propagación vegetativa y germinativa de *Drimys winteri* J. R. et G. Forster. Tesis Ing. Forestal. Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile.
- Figueroa, J. & Jaksic., F. (2004) Latencia y banco de semillas en plantas de la región mediterránea de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 201-215.
- Forman, R.T.T. (1995) *Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge University Press, Cambridge. USA.
- Guerrero, P. & Bustamante, R.O. (2007) Can native tree species regenerate in *Pinus radiata* plantations in Chile? Evidence from field and laboratory. *Forest Ecology and Management* 253: 97-102.
- Grez, A. (2005) El valor de los fragmentos pequeños de bosque maulino en la conservación de la fauna de coleópteros epigeos. En: Smith-Ramírez, C., Armesto, J.

& Valdovinos, C. (eds) Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile: 565-572. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

- Grez, A., Simonetti, J., & Bustamante, R.O. (2006) Biodiversidad en Ambientes Fragmentados de Chile: Patrones y Procesos a Diferentes Escalas. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Hartley, M. (2002) Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management* 155: 81-95.
- Herrera, C. M., Jordano, P., López-Soria, L. & Amat, J.A. (1994) Recruitment of a mast-fruiting, bird-disseminated tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, 64: 315-344.
- Inan Tue (2011) Invernadero de la Universidad de Concepción. <[https://sites.google.com/site/viveroecobotellas/invernadero/olivillo/.](https://sites.google.com/site/viveroecobotellas/invernadero/olivillo/)> [consulta : julio 2011]
- Jaña-Prado, R., Celis-Diez, J.L., Gutiérrez, A.G., Cornelius, C., & Armesto, J.J. (2006) Diversidad en bosques fragmentados de Chiloé: ¿Son todos los fragmentos iguales? En: Grez, A., Simonetti, J, & Bustamante, R.O. (eds) Biodiversidad en Ambientes Fragmentados de Chile: Patrones y Procesos a Diferentes Escalas: 159-190. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Jennings, S.B., Brown, N.D. & Sheil, D. (1999) Assessing forest canopies and understory illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 72: 59-73.
- Jofré, M.L. (2008) Variabilidad temporal en la composición, abundancia y riqueza de coleópteros voladores asociados a fragmentos de diferente tamaño de bosque maulino y plantaciones de pino aledañas. Memoria de Título Ingeniería en Recursos Naturales Renovables. Santiago. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas.
- Jordano, P., Pulido, F., Arroyo, J., García-Fayos, P. & García-Castaño, J.L. (2004) Procesos de limitación demográfica. En: Valladares, F. (ed) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*: 231-250. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, Madrid, España.
- Lara, A. & Veblen, T. (1993) Forest plantations in Chile: a successful model? En: Mather, A. (ed) *Afforestation policies, planning and progress*: 118-139. Belhaven Press, London, United Kingdom.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical ecology*. Second Edition in English. Elsevier Science BV, Amsterdam, Holland. 853 pp.

- Lindenmayer, D.B., McCarthy, M.A., Parris, K. & Pope, M.L. (2000) Mammal communities, landscape context and habitat fragmentation. *Journal of Mammalogy*, 81: 787-797.
- López, G. (2008) Análisis de la estructura vegetacional del sotobosque en plantaciones de pino y bosque de ruil. Seminario de Título Biología ambiental. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Lill, R. E., & Mcwha, J. A. (1976) Production of ethylene by incubated litter of *Pinus radiata*. *Soil Biol. Biochem.*, 8, 61-63.
- Lill, R. E., Mcwha, J. A., & Cole, A. L. (1979) The Influence of Volatile Substances from Incubated Litter of *Pinus radiata* on Seed Germination. *Annals of Botany*, 81-85.
- Lusk, C.H. & Del Pozo, A. (2002) Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: gas exchange and biomass distribution correlates. *Austral Ecology* 29: 1438-1444.
- Maclaren, P. (1983). Chemical warfare in the forest \ Review of Allelopathy with regard to New Zealand. *New Zealand Journal of Forestry*, 73-92.
- Muller-landau, H. C., Wright, S. J., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (2002) Assessing recruitment limitation: Concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In: Levey D.J.Silva, W.R. & Galetti M. (Ed.) Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation: 35-53. : CAB International.
- Murcia, C. (1995) Edge effect in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecology and Evolution* 10:58-62.
- Murúa, C. & González L.A. (1985) "Producción de semillas de especies arbóreas en la pluviselva valdiviana", *Bosque* 6(1): 15-23.
- Newmaster, S.G., Bell, F.W., Roosenboom, C.R., Cole, H.A. & Towill, W.D. (2006). Restoration of floral diversity through plantations on abandoned agricultural land. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 1218-1235.
- Olivares, P., San Martín, J. & Santelices, R. (2005) Ruil (*Nothofagus alessandrii*): Estado del conocimiento y desafíos para su conservación. Departamento de Protección de Recursos Naturales, Comisión Nacional del Medio Ambiente, Región del Maule. Talca, Chile.

- Oporto, A. (2010) Determinantes para la regeneración de *Drimys winteri* en ambientes contrastantes: el caso del Bosque Maulino. Tesis Magíster en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Pauchard, A., Aguayo, M. & Alaback, P. (2006) Cuantificando la fragmentación del paisaje: las métricas y sus significados ecológicos. En: Grez, A., Simonetti, J., & Bustamante, R.O. (eds) Biodiversidad en Ambientes Fragmentados de Chile: Patrones y Procesos a Diferentes Escalas: 41-68. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- R development core team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. . <<http://r-project.org/>> [Consulta: Abril 2010].
- Rey, P.J. & Alcántara, J.M. (2000) Recruitment dynamics in a fleshy-fruited plant (*Olea europaea ar.sylvestris*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Robinson, S.K., Thompson, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R. & Faaborg, J. (1995) Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267: 1987-1990.
- Richardson, D.M. & van Wilgen, B.W. (1986) Effects of thirty-five years of afforestation with *Pinus radiata* on the composition of mesic mountain fynbos near Stellenbosch. *South African Journal of Botany* 52: 309-315.
- Sáenz de Urtury, X. (1986) Estudio anatómico y de germinación en lingue (*Persea lingue* Nees). Tesis Ing. Forestal. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- San Martín, J. & Donoso, C. (1996) Estructura florística e impacto antrópico en el bosque maulino de Chile. En: Armesto, J., Villagrán, C. & Arroyo, M.K. (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 153-168. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Santis, K. & Cabello, A. (2002) Estudio de germinación y producción de plantas de *Aextoxicon punctatum*, En: *Notas del Centro Productor de Semillas de Árboles Forestales*. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile. <<http://www.cesaf.uchile.cl/>> [consulta : marzo 2008]
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 118-32.
- Saavedra, B. & Simonetti, J. (2005) Micromamíferos en fragmentos de bosque Maulino y plantaciones de pino aledañas. En: Smith-Ramírez, C., Armesto, J. &

- Valdovinos, C. (eds) Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile: 532-534. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Simonetti, J. (2006) Conservación de biodiversidad en ambientes fragmentados: el caso del bosque maulino. En: Grez, A., Simonetti, J. & Bustamante, R.O. (eds) Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas: 213-228. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
 - Smith-Ramírez, C., Armesto, J., Rodríguez, J., Gutiérrez, A.G., Christie, D. & Nuñez, M. (2005) *Aextoxicon punctatum*, el tique u olivillo. En: Smith-Ramírez, C., Armesto, J. & Valdovinos, C. (eds) Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile: 278-283. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
 - Souto X.C., Gonzalez, L. & Reigosa, M.J. (1994) Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NW Spain). *Journal of Chemical Ecology*, 20(11), 3005-3015.
 - Souto, X., Bolaño, J., Gonzalez, L. & Reigosa, M.J. (2001) Allelopathic effects of tree species on some microbial populations and herbaceous plants. *Biology Plantarum* 44:269-275.
 - StatSoft, Inc. (2004) STATISTICA (data analysis software system), version 7. <[http:// www.statsoft.com./](http://www.statsoft.com/)> [consulta : marzo 2009]
 - ter Braak, C.J.F., & Smilauer, P. (2002) CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.
 - Vergara, P. & Simonetti, J. (2004) Avian responses to fragmentation of the Maulino Forest in central Chile. *Oryx* 38:1-6.
 - Williams, M.C. & Glenda, W.M. (2007) *Pinus radiata* invasion in Australia: Identifying key knowledge gaps and research directions. *Austral Ecology* 32:721-739.
 - Willis, R. (1994) Terminology and trends in allelopathy. *Allelopathy Journal* 1:6-28.
 - Zamora, R., García-Fayos, P. & Gomez-Aparicio, L. (2004) Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: Valladares, F. (ed) Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante: 371-393. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, Madrid, España