

UCH-FC  
Mag-BMCN  
S 747  
C.1

**Ecología de la regeneración de *Pouteria splendens*  
(A.D.C.) O.K.: el efecto del dosel sobre la germinación  
y sobrevivencia de semillas**

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

**Gastón Javier Sotes Carvalhosa**

Diciembre, 2008

Director de Tesis: Dr. Ramiro Bustamante  
Co-director de Tesis: Dra. Carolina Henríquez



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

GASTON JAVIER SOTES CARVALHOSA

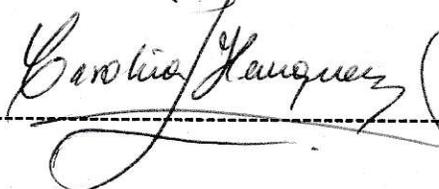
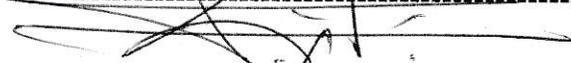
Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 17 de Octubre de 2008.

Directores de Tesis:

Dr. Ramiro Bustamante

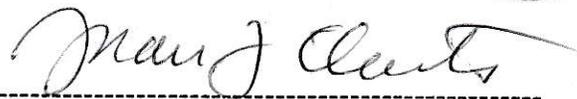


Dra. Carolina Henríquez



Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Juan Armesto



Dr. Rodrigo Vásquez



Para Betania,  
por su apoyo en la elección  
de este camino



## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que me ayudaron, de una u otra manera, en la realización de esta tesis.

A mis padres, María Esther y Rodolfo, por el apoyo incondicional.

A mis tutores Ramiro Bustamante y Carolina Henríquez por su acogida y compromiso en lo que fue esta enriquecedora experiencia.

A los miembros de la comisión examinadora, Juan Armesto y Rodrigo Vásquez, sus valiosos y constructivos aportes han ayudado en lo que es esta tesis.

A Los Molles y al Palo Colorado, por su belleza y fuente de inspiración.

Al Instituto de Ecología y Biodiversidad, por su recepción y apoyó a través de la beca de Magíster y financiamiento para asistencia a congresos y los terrenos de esta tesis, Proyecto ICM P05-002.



# ÍNDICE



	PÁGINAS
LISTA DE FIGURAS.....	vi
LISTA DE TABLAS.....	viii
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT.....	xi
INTRODUCCIÓN.....	1
OBJETIVO.....	6
HIPÓTESIS.....	7
MÉTODOS	
1. ESPECIE Y SITIO DE ESTUDIO.....	8
2. DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE SEMILLAS Y PLÁNTULAS	
2.1. Patrón de plántulas.....	11
2.2. Patrón de dispersión de semillas.....	14
3. DEPRADACIÓN DE SEMILLAS	
3.1. Depredación de semillas bajo vs fuera del dosel de <i>P. splendens</i> ..	15
3.2. Depredación de semillas bajo el dosel de <i>P. splendens</i> en presencia y ausencia de hojarasca.....	15
4. GERMINACIÓN DE SEMILLAS.....	17
5. ANÁLISIS DE DATOS.....	18
RESULTADOS	
Patrón de plántulas.....	21
Patrón dispersión de semillas.....	23

Depredación de semillas.....	24
Germinación de semillas.....	28
DISCUSIÓN.....	29
REFERENCIAS.....	36
ANEXOS	
A) Estudio fenológico de <i>P. splendens</i> .....	42
B) Regeneración poblacional de <i>P. splendens</i> .....	44
C) Características de las semillas utilizadas en el ensayo de germinación	45



## LISTA DE FIGURAS



	PÁGINAS
Figura 1.- Mapa de la distribución geográfica actual de <i>Pouteria splendens</i> , Chile central.	9
Figura 2.- Ilustración de cómo se llevó a cabo el recuento de plántulas bajo y fuera del dosel de <i>P. splendens</i> .	13
Figura 3.- Ilustración de cómo se llevó a cabo el ensayo que evaluó la dispersión de semillas	14
Figura 4.- Ilustración de cómo se llevó a cabo el ensayo que evaluó el efecto de la depredación de semillas bajo vs fuera del dosel.	16
Figura 5.- Ilustración de cómo se llevó a cabo el ensayo que evaluó el efecto de la depredación de semillas bajo el dosel en presencia vs ausencia de hojarasca.	16
Figura 6.- Abundancia de plántulas (promedio $\pm$ de) de <i>Pouteria splendens</i> bajo y fuera del dosel de las plantas madres, en la población Los Molles, V Región.	21
Figura 7.- Relación entre la cantidad de hojarasca y el número de plántulas de <i>P. splendens</i> bajo el dosel de las plantas madres, en la población Los Molles, V Región.	22
Figura 8.- Relación entre la cantidad de hojarasca y la humedad del suelo, en la población Los Molles, V Región.	22
Figura 9.- Proporción de semillas dispersadas bajo y fuera del dosel de <i>P. splendens</i> , en la población Los Molles, V Región.	23
Figura 10.- Porcentajes de semillas depredadas bajo y fuera del dosel de <i>P. splendens</i> , en la población Los Molles, V Región.	24
Figura 11.- Curvas de sobrevivencia de las semillas de <i>P. splendens</i> bajo y fuera del dosel de las plantas madres, en la población Los Molles, V Región.	25

Figura 12.- Curvas de sobrevivencia de semillas de <i>P. splendens</i> bajo y fuera del dosel de las plantas madres y en hábitat rocoso y plano, en la población Los Molles, V Región.	26
Figura 13.- Curvas de sobrevivencia de semillas de <i>P. splendens</i> cubiertas y no cubiertas con hojarasca, en la población Los Molles, V Región.	27
Figura 14.- Porcentaje de semillas germinadas según: H-) sin hojarasca, H+) con hojarasca, P-) sin pericarpo, P+) con pericarpo, I-) baja irrigación, I+) alta irrigación.	28
Figura 15.- Ilustración de cómo se llevó a cabo el estudio fenológico durante los meses de Octubre del 2007 a Marzo del 2008, en la población Los Molles, V Región.	42
Figura 16.- Resultados fenológicos de <i>P. splendens</i> obtenidos entre los meses de Octubre del 2007 a Marzo del 2008, en la población Los Molles, V Región.	43



## LISTA DE TABLAS



	PÁGINAS
Tabla 1.- Información obtenida del entorno de los individuos seleccionados en la población Los Molles, V Región.	44
Tabla 2.- Características de las semillas utilizadas en el ensayo de germinación.	45

## RESUMEN

*Pouteria splendens*, palo colorado, es una especie de árbol endémico de Chile central, único representante de la familia Sapotaceae en Chile. Su estado de conservación es vulnerable, con severa presión antrópica y restricciones para la regeneración natural. En esta tesis se analizó el patrón de regeneración poblacional de *P. splendens* y se examinó experimentalmente si la regeneración de la especie se ve limitada por restricciones bióticas/abióticas en alguna de las fases iniciales de su ciclo de vida. El estudio se llevó a cabo entre Octubre del 2007 y Julio del 2008. Una parte del estudio se desarrolló en la población de *P. splendens* que se encuentra enclavada en las terrazas marinas de Los Molles (V Región), donde se evaluó el patrón de regeneración y el efecto de la depredación sobre semillas de la especie. Otra parte del estudio evaluó la germinación de semillas de *P. splendens* en condiciones de laboratorio. Los resultados indican que las plántulas de *P. splendens* se encuentran mayormente concentradas bajo el dosel de las plantas madres, indicando ausencia de dispersores legítimos. Los frutos bajo los doseles se depositan sobre hojarasca acumulada de la misma planta. Las semillas sufren una gran depredación, tanto bajo como fuera de los doseles, sin embargo, la sobrevivencia de las mismas es del 100% cuando son cubiertas por la hojarasca. Por otro lado, se observó que el efecto de la depredación depende de si la planta madre se halla en un hábitat rocoso o llano, donde en el primero la sobrevivencia de semillas no supera los 4 días de exposición, mientras que en el segundo hábitat aún sobreviven pasados los 30 días. La germinación se vio afectada significativamente por la cantidad de agua suministrada y no así por la hojarasca y pericarpo. Con estos antecedentes se vislumbra que la

conservación de la especie se encuentra comprometida de no tomar medidas que protejan tanto a las semillas y plántulas de la depredación y adversidad climática como también, a los individuos adultos de su tala, incendios y urbanización.

Palabras clave: *Pouteria splendens*, patrón de regeneración, patrón de dispersión de semillas, depredación de semillas, germinación, conservación, Chile Central.

## ABSTRACT

*Pouteria splendens*, (“palo colorado”), is an endemic tree of Central Chile being the only representative of the Sapotaceae family in this country. It is considered a vulnerable tree as a consequence of a severe history of anthropogenic activities which has constrained natural regeneration. We experimentally analyzed the regeneration patterns and processes of this species and examined the limiting biotic and abiotic factors that constraint regeneration. The study was carried out in the locality of Los Molles (V Región) between October of 2007 and July of 2008. In the field, we evaluated the regeneration pattern and processes i.e. seed and seedling abundance and seed predation and seed germination. Seed germination was evaluated under lab experiments as well. Results show that *P. splendens* seeds and seedlings are mainly concentrated under the canopy of parent plants and were covered by profuse litter. Seed predation was high either under and outside the canopy of trees; however 100% of seeds survived when they were covered with litter. At landscape level, seed predation was highly dependent of patch-type; seeds disposed in rocky sites were completely removed up to fourth day while seeds located in plains still survived after 30 days of exposure. Under lab conditions seed germination was significantly affected by water conditions but not by the pulp of fruits and the litter. These overall results indicate that the conservation of this species is highly risky unless active measures be taken to protect seeds, seedlings and saplings from predation and climatic constraint: these measures should be prevent fires, tree cutting and urban development.

Key words: *Pouteria splendens*, regeneration pattern, seed dispersal pattern, seed predation, germination, conservation, Central Chile.

## INTRODUCCIÓN

La regeneración de las plantas es un proceso dinámico donde nuevos individuos se incorporan a la población producto de la natalidad y mortalidad (Harper 1977). Este proceso implica para las plantas una serie de estados: flor, semilla, plántula, juvenil y adulto, donde cada uno de ellos puede verse limitado por una variedad de factores abióticos (recursos lumínicos y consumibles -CO<sub>2</sub>, agua y nutrientes minerales-) y bióticos (defoliadores, polinizadores, dispersores de semillas y consumidores de semilla pre- y postdispersión, entre otros). El efecto combinado de estos factores determina el nuevo número de individuos adultos que reclutará finalmente en la población (Jordano & Herrera 1995).

La ausencia de regeneración en una población puede ser consecuencia de una reducción en las probabilidades de transición entre fases del ciclo reproductivo o, más comúnmente, el colapso de alguna de sus fases (Herrera et al. 1994). Dilucidar cuáles son esas fases críticas y cuáles son los factores responsables de estas restricciones constituye un desafío para la ecología poblacional de las plantas (Harper 1977).

Una fase crítica del ciclo de vida en las plantas es la dispersión de semillas (Solbrig 1981); esta fase representa el último estadio en el ciclo reproductivo de las plantas adultas, pero a la vez, el punto de partida en los procesos de renovación y reclutamiento de nuevos individuos de la población (Wang & Smith 2002). Es un proceso clave pues determina el rango de expansión de la población junto con su estructura espacial y

genética, tanto a escala local como de paisaje (Nathan & Muller-Landau 2000; Chung et al. 2000; Manel et al. 2003).

Los beneficios de la dispersión de semillas y por lo tanto, en la mantención de las poblaciones naturales en el tiempo, son la reducción en los niveles de mortalidad por depredación, incremento en la germinación y la colonización dirigida hacia nuevos micrositios favorables (Janzen 1970; Connell 1971; Willson & Traveset 2000; Wenny 2000).

Sin embargo, en paisajes heterogéneos, donde se distinguen parches de vegetación rodeados por espacios abiertos, la dispersión a la distancia podría ser desfavorable para la regeneración, ya que existe la posibilidad de que las semillas caigan en micrositios desfavorables, reduciendo la probabilidad de reclutamiento (Wenny 2000).

La vegetación nativa mediterránea de Chile central posee una estructura heterogénea, donde parches arbustivos o arbóreos se encuentran separados por espacios abiertos cubiertos preferentemente por vegetación herbácea, siendo las actividades humanas realizadas desde tiempos históricos en la zona las principales responsables (Fuentes et al. 1984).

Se ha descrito que bajo el dosel de los parches de vegetación la humedad del suelo es mayor y la temperatura y luminosidad es baja en relación lo que se observa en los espacios abiertos (Fuentes et al. 1986; del Pozo et al. 1989). Esto, produce un efecto denominado nodriza, donde los parches de vegetación proveen condiciones que

contrastan con el ambiente hostil que los rodea, permitiendo el establecimiento y crecimiento (reclutamiento) de sus plántulas y/u el de otras especies (Squeo et al. 2001). Este fenómeno de facilitación entre plantas es muy importante en ecosistemas áridos y semiáridos (Bertness & Callaway 1994; Brooker & Callaghan 1998).

*Pouteria splendens* (A.D.C.) O.K., palo colorado o lúcumo silvestre, es una especie endémica y único representante nativo de la familia Sapotaceae en Chile. Se encuentra inmersa en el matorral mediterráneo, distribuida en el paisaje formando parches de vegetación en solitario o en asociación con *Bahia ambrosioides*, *Fuchsia lycioides*, *Lithraea caustica* y *Schinus latifolius* (Squeo et al. 2001). En el Libro Rojo de la Flora Nativa de la Región de Coquimbo se indica que *P. splendens* se encuentra en un estado de conservación vulnerable, donde las poblaciones solo están compuestas por individuos adultos, siendo la regeneración limitada o ausente. Esto indica que en un futuro cercano la especie pasará a la categoría “en peligro de extinción” si los factores que limitan su desarrollo, como desmonte para cultivo y avance de la urbanización entre otros, siguen operando (Hechenleitner et al. 2005; Squeo et al. 2001).

A este escenario se le suma que actualmente esta especie carece de dispersantes legítimos. En el pasado, la megafauna pleistocénica (extinta) habría sido el vector de dispersión de esta especie (Hoffman et al. 1989). Las avifauna contemporánea es atraída por los frutos de *P. splendens*, pero no son capaces de dispersarlos por su peso y tamaño, picoteando solo la parte carnosa o pericarpo (Johow 1948).

La ausencia de legítimos dispersores se pone de manifiesto ya que bajo el dosel de las plantas madres se encuentra una gran abundancia de frutos con pericarpo completo o parcialmente removido por el picoteo de las aves y escasos frutos más allá de los doseles (Sotes obs. pers.).

Los frutos dispersados bajo el dosel de *P. splendens* caen a un suelo cubierto con abundante hojarasca producida por la misma planta (Sotes obs. pers.). La hojarasca interactúa con las semillas pudiendo afectar positivamente la germinación, moderando así los efectos de la temperatura y humedad del suelo (Facelli & Pickett 1991), sobre todo si se considera que la dispersión de frutos ocurre durante los meses de déficit hídrico (Diciembre a Abril, véase Anexo A). Este papel, de protección frente a la desecación, es un fenómeno que ha sido reportado para otras especies arbóreas de la región mediterránea (Becerra et al. 2004). La hojarasca también podría incrementar la sobrevivencia de semillas, jugando así un papel de refugio frente a los depredadores (Myser & Pickett 1993); la alta densidad de semillas bajo el dosel de *P. splendens* aumenta la probabilidad de ser consumidas por depredadores, considerando que en los ambientes fragmentados los animales encuentran refugio bajo los parches de vegetación (Saunders 1991). La densidad de semillas, como la distancia de estas con respecto a sus árboles parentales, son componentes importantes en la sobrevivencia de semillas (Janzen 1970; Clark & Clark 1984), proceso reportado en diversas especies de ambientes tropicales y templados (Augspurger & Kelly 1984; Bustamante & Simonetti 2000; Takeuchi & Nakashizuka 2007).

Pero por otro lado, la hojarasca puede afectar negativamente la germinación, actuando como barrera mecánica contra el crecimiento de las plántulas (Green 1999; Bosy & Reader 1995), modificando la cantidad y calidad de luz que llega a la semilla (Facelli & Pickett 1991), o bien inhibiendo la germinación por modificación química del entorno de la semilla (Hilhorst & Karssen 2000). Esto último parece no ser el caso, ya que bajo el dosel de *P. splendens* se observan plántulas que emergen abriéndose paso por la hojarasca e incluso algunas semillas presentan germinación aún con su pericarpo presente (Sotes obs. pers.). Esto sugiere que el pericarpo no estaría realizando un efecto inhibitorio sobre la germinación como ha sido documentados en diversos estudios (Bustamante et al. 1993; Warrag 1994; Leadem 1997) y por el contrario podría estar actuando como un agente facilitador al reducir la pérdida de humedad, como se ha visto que ocurre con otras especies de la zona mediterránea (Bustamante et al. 1996; Chacón & Bustamante 2001).

En un escenario actual, de fragmentación del hábitat, ausencia de legítimos dispersores y múltiples presiones de índole antrópica, sumado con la falta de información científica que documente cuales son las restricciones para la regeneración natural, cobra importancia el comenzar a dilucidar qué factores están actuando sobre fases críticas del ciclo de vida de *Pouteria splendens*, ya que la información disponible a la fecha es sólo fragmentaria y anecdótica, carente de conocimiento básico que pueda orientar la conservación y el manejo de esta especie.

## OBJETIVO

Documentar el patrón de regeneración poblacional de *Pouteria splendens* en la población ubicada en Los Molles (V Región) y examinar experimentalmente si la regeneración de esta especie se ve limitada por restricciones en alguna de las fases iniciales de su ciclo de vida.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- A) Describir la distribución y abundancia de semillas y plántulas de *Pouteria splendens* tanto bajo como fuera de su dosel.
- B) Evaluar experimentalmente el efecto del pericarpo, la hojarasca y la disponibilidad de agua sobre la germinación de semillas de *P. splendens*.
- C) Evaluar experimentalmente el efecto de la distancia a los árboles parentales y la hojarasca, sobre la mortalidad de semillas por depredación.

## HIPÓTESIS

A) Teniendo en cuenta la ausencia de dispersores legítimos de *P. splendens*:

1. las semillas dispersadas y las plántulas reclutadas se distribuirán en mayor proporción bajo los árboles parentales.

B) Teniendo en cuenta que hay hojarasca concentra bajo, pero no fuera, de los árboles parentales y que ésta puede servir de protección contra los depredadores:

1. la sobrevivencia de semillas debería ser mayor bajo el dosel de los árboles parentales que fuera de éste.
2. La sobrevivencia de semillas debería ser mayor en semillas cubiertas por hojarasca que aquellas sin hojarasca. .

C) Considerando la naturaleza recalcitrante de las semillas de lúcumo y las condiciones de estrés hídrico en que se produce el proceso de dispersión, así como el rol que pudiera tener la hojarasca de mantener la humedad microambiental, se podría esperar que las semillas germinen:

1. en mayor proporción con hojarasca que sin hojarasca.
2. en mayor proporción cubiertas con pericarpo que sin pericarpo.
3. en mayor proporción al ser sometidas a un elevado régimen de irrigación que aquellas que reciban un menor régimen de irrigación.

## MÉTODOS

### 1. ESPECIES Y SITIO DE ESTUDIO

*P. splendens* se encuentra distribuida desde el sur de la provincia de Choapa (IV Región, 31°05'S) hasta la provincia de San Antonio (V Región, 33°22'S), rango en el cual 5 poblaciones aisladas entre sí han sido reportadas (Muñoz & Serra 2006) (Figura 1).

Forma parte de la Región del Matorral y del Bosque Esclerófilo, más precisamente en los roqueríos litorales de bosque esclerófilo costero y el bosque relicto de Santa Inés (Marticorena et al. 2001). La vegetación presenta una fisonomía de matorral achaparrado, con presencia de árboles siempreverdes, relacionados con bosques de peumo (*Cryptocarya alba*), boldo (*Peumus boldus*) y litre (*Lithrea caustica*), distribuidos en el paisaje en forma de parches, separados por espacios abiertos dominados por vegetación herbácea.

El clima donde se encuentra *P. splendens* corresponde al mediterráneo semiárido, con un verano prolongado y un invierno frío y húmedo (di Castri & Hajek 1976). Las precipitaciones, concentradas durante los meses de invierno oscilan entre años producto del fenómeno El Niño/La Niña Oscilación del Sur (en adelante, ENOS), van desde unos 180 milímetros (años Niña) a 400 milímetros (año Niño) anuales, característica del régimen bioclimático mediterráneo, más específicamente conocido como mediterráneo xérico oceánico (zona litoral e interior hasta los 2000 msnm) (di Castri & Hajek 1976; Squeo et al. 2001).

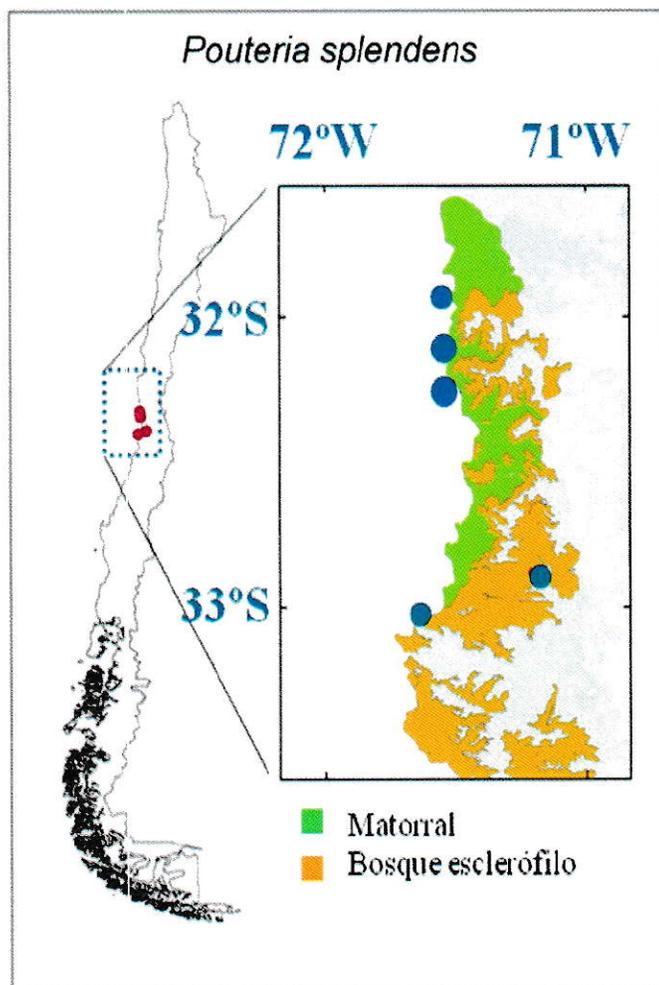


Figura 1.- Mapa de la distribución geográfica actual de *Pouteria splendens*, Chile central. Los círculos negros corresponden a las cinco poblaciones actualmente existentes (Muñoz & Serra 2006).

El estudio se llevó a cabo entre Octubre del 2007 y Marzo del 2008, periodo en que se desarrolla la floración, fructificación y dispersión del lúcumo (Sotes obs. pers.; véase Anexo A), en la población que crece sobre las terrazas marinas desde el balneario de Los

Molles hacia el Norte en dirección a Los Vilos (32°15'S, 71°30'O). Se trata de la población remanente más extensa de *P. splendens*, que combina individuos adultos de tipo arbustivo bien cercanos a la línea de costa y otros de forma arbórea más alejados sobre valles y laderas.

La población de *P. splendens* se encuentra enclavada en un terreno compuesto por terrazas marinas dispuestas paralelas a la costa, como escalones ascendentes desde el litoral hacia el interior, generando un paisaje bastante heterogéneo con montículos rocosos dispuestos entre espacios abiertos planos. Desde esta perspectiva se podrían definir dos hábitats claramente marcados, i) montículos rocoso y ii) zonas planas. Los palos colorados se encuentran distribuidos entre estos dos tipos de hábitats. Hay aglomeraciones de individuos enclavados en los montículos rocosos y otros más aislados en los espacios abiertos.

En esta zona, *P. splendens* es un componente importante de la vegetación. Mooney & Schlegel (1967) describen la vegetación del área de Los Molles como comunidad perteneciente a una asociación que se denomina *Lithreo-Lucumetum* (litre-lúcumo). Entre las especies acompañantes más abundante se encuentra, *Bahia ambrosioides*, *Fuchsia lycioides*, *Haplopappus foliosus* y *Puya chilensis*.

*P. splendens* es una planta perenifolia, de hasta 5 metros de altura, de copa redondeada, follaje denso y ramificación intrincada. Con flores hermafroditas que desarrollan un fruto carnoso, drupáceo, de 2,5 a 3 cm de diámetro, de color amarillo y rojo en la base (Hoffman 1980). Las semillas, una a dos por fruto, de 1 a 3 cm de diámetro, embrión

grande, cotiledones gruesos, no presentan endosperma y corresponden al tipo recalcitrantes o semillas de vida corta, donde los cotiledones se deshidratan rápidamente perdiendo la viabilidad dentro de una estación (Farnsworth 2000; Nuñez Prado 2005).

La presencia de *P. splendens* en el matorral de Chile Central es un legado biogeográfico de un bosque tropical ancestral que ocupó gran parte del centro y sur de Chile mucho antes del levantamiento de la cordillera de Los Andes (Hinojosa & Villagrán 1997; Villagrán & Hinojosa 1997). *P. splendens* es una especie representante de esta flora tropical (taxón de los bosques subtropicales disyuntos del este de Sudamérica) (Hoffman et al. 1989). Se sugiere que esta especie carece de dispersantes legítimos y se señala a la fauna pleistocénica extinta como potenciales agentes de dispersión (Hoffman et al. 1989) y constituiría por lo tanto un anacronismo (Janzen & Martin 1982). De la fauna contemporánea, se ha descrito que los zorzales (*Turdus falklandii magellanicus*) y diucas (*Diuca diuca diuca*) picotean la parte carnosa de los frutos no pudiendo transportarlos por su peso y tamaño (Johow 1948). Esto último es determinante en la capacidad de las aves para actuar como diseminadores de semillas (Wheelwright 1985). El fruto de *P. splendens* es más ancho que el ancho mayor del pico entre las comisuras de las aves reportadas para la zona mediterránea (Armesto et al. 1987).

## 2. DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE SEMILLAS Y PLÁNTULAS

### 2.1. Patrón de plántulas

Para documentar el estado regeneracional de la población de *P. splendens* se eligieron al azar 30 individuos adultos reproductivos. Se trazaron cuadrantes al azar bajo y fuera del dosel de cada individuo seleccionado y se contabilizó, dentro de cada cuadrante, el

número de plántulas emergentes de semillas, por sobre y por debajo de la hojarasca. El espacio fuera del dosel corresponde a un área exterior concéntrica al mismo cuyo perímetro dista como máximo 15 m del límite del dosel en todas las direcciones. Estas áreas son de composición heterogéneas, una mezcla de espacios abierto y vegetación.

Debajo de cada dosel se trazaron 4 cuadrantes, lo que hizo un total de 120 cuadrantes. Para el dosel de mayor tamaño, los cuadrantes tuvieron las dimensiones de  $1\text{m}^2$ . Los tamaños del resto de los cuadrantes bajo los doseles de los otros individuos se calcularon por regla de tres simple tomando como referencia las dimensiones del cuadrante bajo el dosel más grande. De esta forma, las dimensiones de los cuadrantes quedaron estandarizados de acuerdo al tamaño del dosel de cada individuo.

Para contabilizar plántulas fuera de los doseles, se trazaron ocho cuadrantes de  $1\text{m}^2$ , independientemente del tamaño del dosel cercano, con la idea de aumentar el esfuerzo de muestreo, considerando que el tamaño de los espacios fuera de los doseles son significativamente mayores que los mismos (Figura 2).

Dentro de los cuadrantes debajo de los 30 árboles escogidos se midió la profundidad de la hojarasca (véase Anexo B). La hojarasca se distribuye de forma heterogénea bajo los doseles, la profundidad de hojarasca podría ser un indicador de cuan protegida estaría una semillas y dicha estimación estar relacionada con la proporción de reclutamiento (Kostel-Hughes et al. 2005). Para esto se seleccionaron 5 puntos al azar dentro de los cuadrantes, lo que hizo un total de 150 puntos. En cada punto se introdujo una varilla de madera por entre la hojarasca hasta hacer contacto con el suelo. Con una cinta métrica se midió el largo de la varilla que se introdujo en la hojarasca, lo cual sería un estimador de

la profundidad de hojarasca. El promedio de los valores obtenidos en los 5 puntos medidos fue el que se tomó como profundidad de hojarasca debajo de cada dosel.

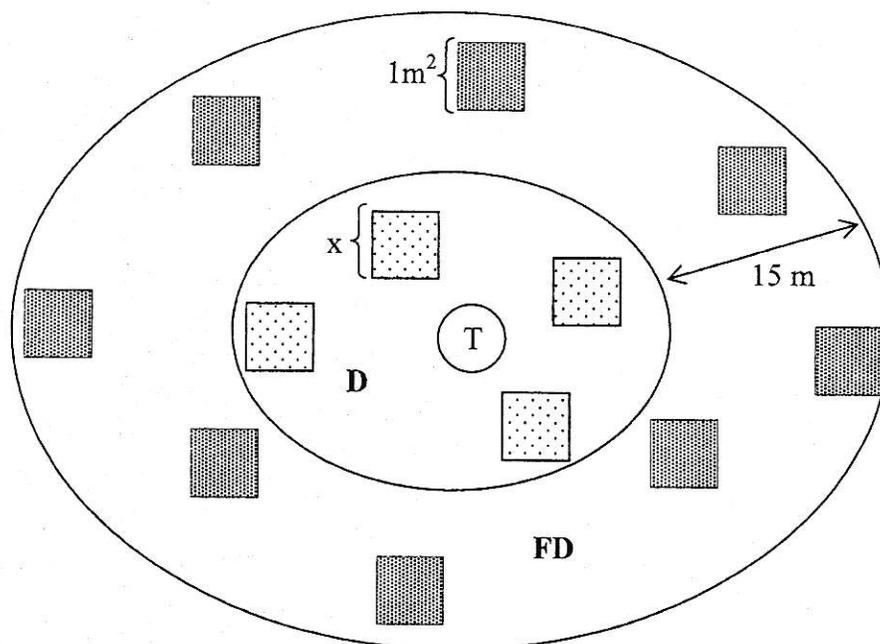


Figura 2.- Ilustración de cómo se llevó a cabo el recuento de plántulas bajo y fuera del dosel de *P. splendens*. D= dosel, FD= fuera del dosel, T= tronco de la planta,  $\square$  = cuadrante bajo el dosel,  $x$ = las dimensiones de los cuadrantes dependen del tamaño del dosel de cada individuo,  $\square$  = cuadrante fuera del dosel, las dimensiones de los cuadrantes son siempre de  $1m^2$  independientemente del tamaño del dosel cercano.

Por otro lado, debajo y fuera del dosel de cada uno de los 30 árboles, se evaluó la humedad del suelo (véase Anexo B). Se seleccionaron 5 puntos al azar bajo y fuera el dosel de cada individuo, lo que hizo un total de 150 puntos en cada microhábitat. De cada punto se pesaron 100g y se sometieron a secado en estufa a  $70^{\circ}C$  durante 48h. El porcentaje de humedad del suelo en cada punto se calculó por la diferencia en el peso

del suelo obtenido antes y después del secado en estufa. El valor de la humedad del suelo bajo y fuera de cada planta fue el promedio de los 5 puntos seleccionados.

## 2.2. Patrón de dispersión de semillas

Para evaluar el patrón de dispersión se marcaron los frutos ubicados en ramas terminales de 15 árboles tomados al azar. Para recolectar los frutos marcados, se colocaron mallas de 1,5x1m, una debajo del dosel (bajo los frutos marcados) más dos mallas fuera del dosel (en la periferia, a una distancia no mayor a 10m), lo que hizo un total de 45 mallas. Fuera de los doseles se duplicó el número de mallas colectoras con la idea de aumentar el esfuerzo de muestreo, considerando que el tamaño del espacio fuera de los doseles es significativamente mayor que el espacio bajo los mismos (Figura 3).

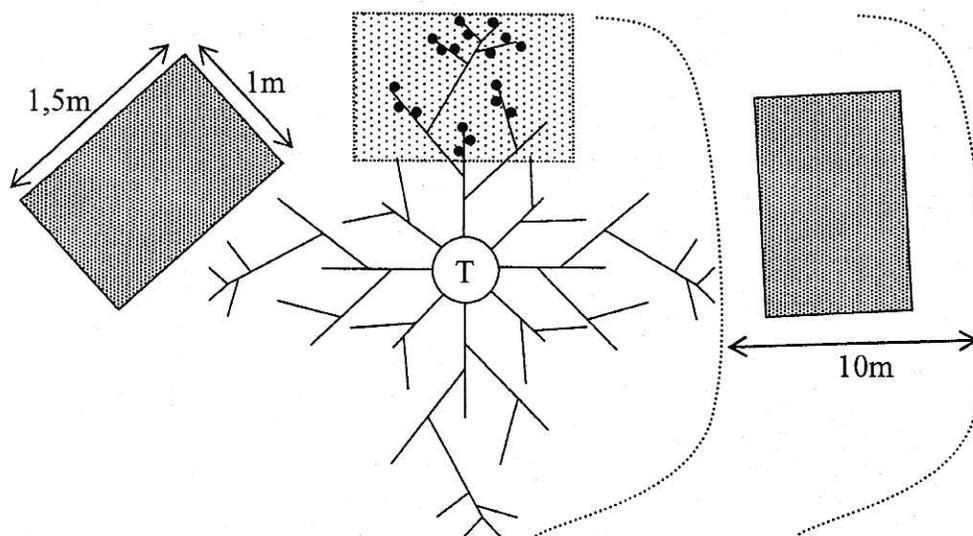


Figura 3.- Ilustración de cómo se llevó a cabo el ensayo que evaluó la dispersión de semillas. T= tronco de la planta, ● = frutos marcados, □ = malla bajo frutos marcados, ■ = mallas fuera del dosel.

El ensayo se llevó a cabo durante la segunda quincena de Marzo, en el momento de máxima dispersión, considerando que se estaba realizando un seguimiento fenológico de la especie (vease Anexo A). Las mallas se revisaron diariamente durante 15 días y se contaron los frutos, que previamente habían sido marcados, dentro de cada una de ellas.

### 3. DEPRDACIÓN DE SEMILLAS

El efecto de la depredación sobre la semilla de *P. splendens* se encuentra representado ya sea, por la desaparición física de las semillas propiamente tal, como también en aquellas que no fueron removidas pero que presentaban signos de daños visibles que indiquen algún tipo de consumo. Para evaluar tal efecto, se desarrollaron 2 tipos de ensayos:

#### 3.1. Depredación de semillas bajo vs fuera del dosel de *P. splendens*

Se seleccionaron 15 árboles al azar y, tanto bajo como fuera del dosel de cada árbol se colocaron 10 semillas sin exclusión (150 semillas totales). Este mismo procedimiento se realizó bajo y fuera del dosel (10 semillas por microhábitat, 150 semillas totales) pero se protegieron las semillas con una malla metálica (1,5mm de poro) (Figura 4).

#### 3.2. Depredación de semillas bajo el dosel de *P. splendens* en presencia y ausencia de hojarasca

Se seleccionaron 40 árboles al azar y bajo el dosel se realizaron los siguientes tratamientos (10 árboles por cada tratamiento):

a) semillas sin malla de exclusión y sin hojarasca, b) semillas sin malla de exclusión y

con hojarasca. c) semillas con malla de exclusión y sin hojarasca, d) semillas con malla de exclusión y con hojarasca (Figura 5).

Ambos ensayos se realizaron durante el momento de máxima dispersión de *P. splendens* (segunda quincena de Marzo, Anexo A), considerando que al haber abundancia de semillas postdispersadas (abundancia de recursos alimenticios), habrá una importante actividad por parte de los depredadores. Las semillas se revisaron y contaron diariamente durante 15 días.

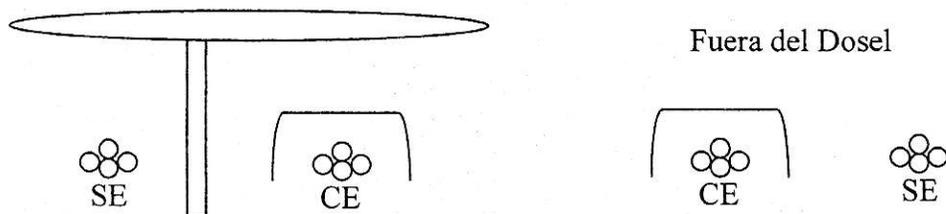


Figura 4.- Ilustración de cómo se llevó a cabo el ensayo que evaluó el efecto de la depredación de semillas bajo vs fuera del dosel. SE= semillas sin malla de exclusión, CE= semillas con malla de exclusión.

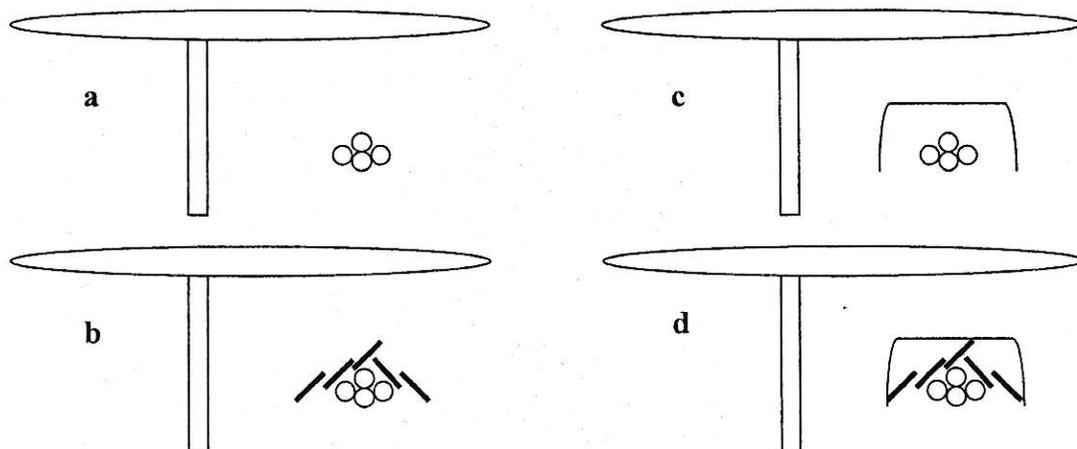


Figura 5.- Ilustración de cómo se llevó a cabo el ensayo que evaluó el efecto de la depredación de semillas bajo el dosel en presencia vs ausencia de hojarasca. Tratamientos: a,b,c y d.

#### 4. GERMINACIÓN DE SEMILLAS

Considerando que la dispersión de frutos ocurre durante los meses de déficit hídrico reportado para la zona mediterránea y, la naturaleza recalcitrante de las semillas de *P. splendens*, la presencia del pericarpo y la cobertura de frutos y semillas por la hojarasca podrían estar ocasionando efectos de facilitación en la germinación, especialmente en aquellos años de déficit hídrico, representando esta último (baja o alta irrigación) otra variable importante a considerar.

Para evaluar el efecto del pericarpo, hojarasca y cantidad de agua recibida sobre la germinación, se utilizó un diseño experimental de laboratorio que consistió en 8 tratamientos: a) Sin pericarpo, sin hojarasca y baja irrigación; b) Sin pericarpo, sin hojarasca y alta irrigación; c) Sin pericarpo, con hojarasca y baja irrigación; d) Sin pericarpo, con hojarasca y alta irrigación; e) Con pericarpo, sin hojarasca y baja irrigación; f) Con pericarpo, sin hojarasca y alta irrigación; g) Con pericarpo, con hojarasca y baja irrigación; h) Con pericarpo, con hojarasca y alta irrigación.

Para el ensayo se emplearon un número total de 200 semillas, 25 semillas por cada tratamiento. Las semillas fueron recolectadas al azar bajo los doseles de 10 plantas *P. splendens* durante el periodo de máxima dispersión de frutos, período comprendido en la segunda quincena de Marzo (vease Anexo A). Para evitar daños en las semillas, especialmente deshidratación, fueron recolectadas e inmediatamente empleadas en el ensayo. Las semillas fueron plantadas individualmente en potes de 500 cm<sup>3</sup> que contenían 200 cm<sup>3</sup> de una mezcla 50:50 de tierra proveniente de bajo el dosel de *P.*

*splendens* y arena estéril. La hojarasca empleada en el ensayo fue recolectada bajo el dosel de distintos individuos de *P. splendens* y corresponden a hojas muertas de esta misma especie. Las semillas que recibieron tratamientos con hojarasca fueron cubiertas con las mismas hasta completar los 500cm<sup>3</sup> del pote. Las semillas que recibieron tratamientos sin pericarpo fueron removidas manualmente del mismo.

La irrigación baja y alta, simulando períodos bajos y altos de precipitaciones respectivamente, fue basada de acuerdo al registro meteorológico de precipitaciones de la estación Rinconada de Maipú (33°28'S, 70°51'O) para el período comprendido entre 1958-1993). Esta estación es representativa de las condiciones climáticas mediterráneas de Chile central (di Castri & Hajek 1976). La irrigación de las semillas comprendió 4 meses, entre los meses de Abril y Julio, y la cantidad de agua que se le suministró mensualmente a cada tratamiento resulto de dividir por 4 (Nº de meses del ensayo) los 400mm y 180mm correspondientes a años lluviosos y secos, respectivamente. Los ensayos se desarrollaron a un ambiente parcialmente cerrado, donde las temperaturas fluctuaban durante el día, en un rango de unos 5°C aproximadamente (máxima 15°C, mínima 10°C). Lo que es representativo con la amplitud térmica anual reportada para la localidad de Los Molles, donde existe solamente una diferencia de 5°C entre la temperatura media de enero y julio (Mooney & Schlegel 1967).

## 5. ANÁLISIS DE DATOS

Para analizar los datos obtenidos del patrón de regeneracional espacial de la población se utilizó estadística descriptiva, donde se representaron la densidad por m<sup>2</sup> de plántulas encontradas bajo y fuera de los doseles y *a posteriori* se realizó una prueba de Mann-

Whitney entre las proporciones de plántulas bajo y fuera del dosel. Por otro lado, se establecieron ecuaciones de regresión lineal para establecer si existe algún tipo de relación entre el patrón de regeneración espacial y la cantidad de hojarasca y como afecta esta última la humedad del suelo.

Los datos obtenidos de la experiencia que evaluó el patrón de dispersión que presenta *P. splendens*, fueron representados mediante la proporción de frutos que fueron recuperados en las mallas ubicadas tanto bajo como fuera de los doseles. Luego, considerando que un fruto tiene una probabilidad de 0,5 de caer bajo o fuera del dosel, se realizó una prueba binomial para evaluar si la proporción de frutos obtenidos bajo y fuera del dosel, difiere significativamente de este valor esperado.

La depredación de semillas fue analizada i) mediante estadística descriptiva representando la mortalidad de semillas, del total de semillas colocadas al inicio de la experiencia, cual fue la proporción de semillas depredadas al final de la experiencia, y ii) mediante la generación de curvas de sobrevivencia, representando cual fue la dinámica de la sobrevivencia de semillas mientras duró la experiencia para cada tratamiento (Pyke & Thompson 1986). Las curvas de sobrevivencia permiten observar cual es la probabilidad que un individuo sobreviva al menos hasta un tiempo especificado, en este caso, la ventana temporal en la que se desarrolló el experimento. Los análisis de sobrevivencia fueron realizados utilizando la prueba de Mantel, una prueba no paramétrica que permite emplear observaciones incompletas, es decir, datos de individuos que se pierden durante el curso del experimento o que sobreviven hasta finalizar el experimento (Pyke & Thompson 1986; Fox 2001).

La germinación de semillas se analizó: i) mediante estadística descriptiva representando

la proporción de semillas germinadas por tratamiento al finalizar la experiencia, y ii) mediante un modelo de regresión logística, donde la variable respuesta es 1 si la semilla germinó y es 0 si no germinó, se evaluó los efectos del pericarpo, la hojarasca y la irrigación de agua sobre la germinación. En este análisis se consideró semilla individual como réplica independiente.

Para todos los análisis estadísticos se utilizó un nivel de significancia del 5% y fueron realizados con los programa STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.) y Sigmastat 3.1 (SYSTAT Software Inc.).

## RESULTADOS

### DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE SEMILLAS Y PLÁNTULAS

#### - Patrón de plántulas -

Las plántulas de *P. splendens* se encuentran significativamente concentradas bajo el dosel de las plantas madres (Mann-Whitney,  $P < 0,005$ ; Figura 6).

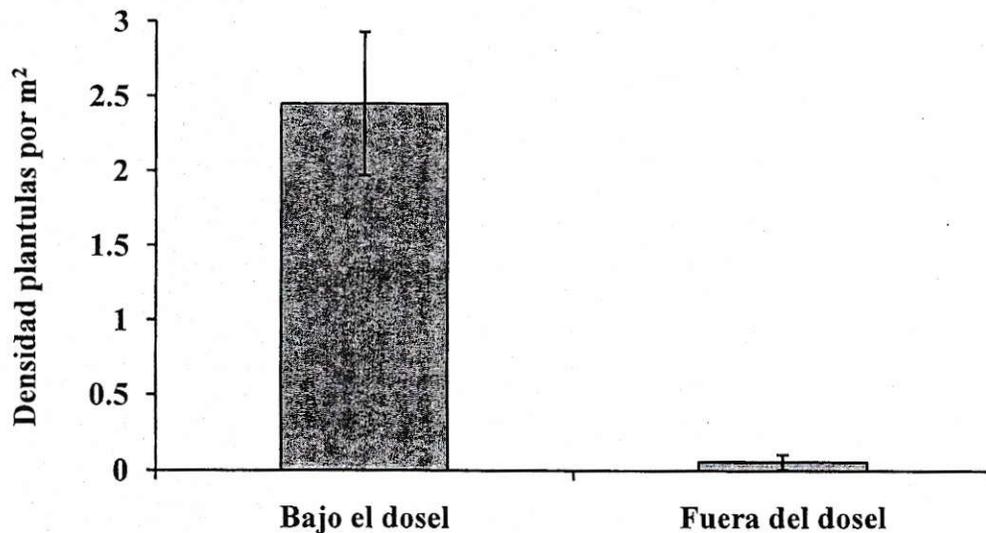


Figura 6.- Abundancia de plántulas (promedio  $\pm$  de) de *Pouteria splendens* bajo y fuera del dosel de las plantas madres, en la población Los Molles, V Región.

Se exploró la posibilidad que la hojarasca pueda ser el factor que facilita el reclutamiento correlacionando la abundancia de plántulas con la profundidad de hojarasca. Los resultados indican una correlación positiva y significativa entre estas dos variables ( $R^2 = 0,879$ ;  $P < 0,005$ ; Figura 7). Un hecho interesante es que existiría un valor de hojarasca umbral entre 1 y 2cm bajo el cual no hay plántulas (Figura 7). La cantidad de hojarasca se correlacionó positiva y significativamente con la humedad del suelo ( $R^2 = 0,796$ ;  $P < 0,005$ ; Figura 8).

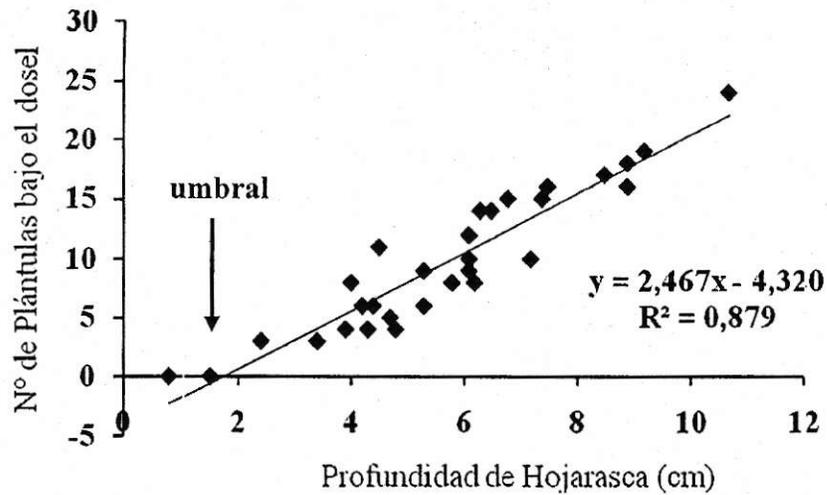


Figura 7.- Relación entre la cantidad de hojarasca y el número de plántulas de *P. splendens* bajo el dosel de las plantas madres, en la población Los Molles, V Región.

De este gráfico se puede inferir que el valor umbral de entre 1 y 2cm de hojarasca encontrado en la Figura 7, correspondería a aproximadamente entre un 8 y 10% de humedad del suelo, valor mínimo necesario para que ocurra regeneración.

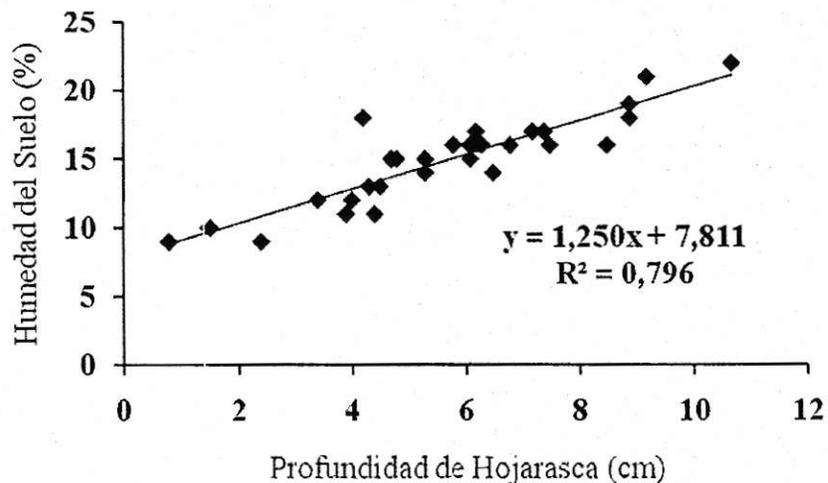


Figura 8.- Relación entre la cantidad de hojarasca y la humedad del suelo bajo la misma, en la población Los Molles, V Región.

- Patrón dispersión de semillas -

De los 166 frutos marcados en las ramas de los árboles de palo colorado, previamente al evento de dispersión, 153 (97%) fueron recuperados en las trampas colocadas tanto bajo como fuera de los doseles, el 3% restante correspondió a frutos que no habían sido dispersados aún cuando finalizó la experiencia.

El  $96 \pm 5\%$  (promedio  $\pm$  de) de los dispersados se encontraron en las trampas ubicados bajo el dosel y solo un  $4 \pm 3\%$ , en trampas fuera del dosel (Figura 9). Ambos valores resultaron ser significativamente diferentes del azar (prueba binomial,  $P < 0,05$ )

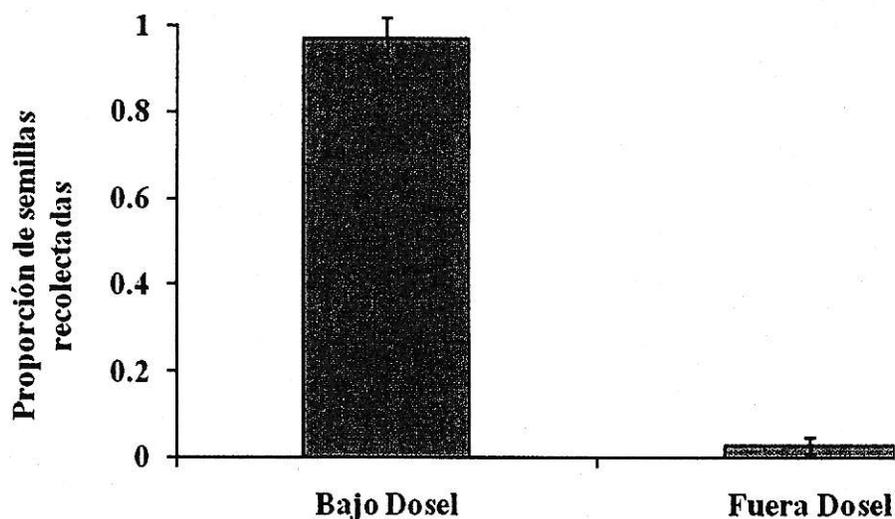


Figura 9.- Semillas dispersadas (promedio  $\pm$  de) bajo y fuera del dosel de *P. splendens*, en la población Los Molles, V Región.

## DEPREDACIÓN DE SEMILLAS

En los dos ensayos realizados para evaluar la depredación de semillas, las semillas con malla de protección no fueron violadas por los depredadores, por consiguiente al finalizar el experimento se encontraban el mismo número de semillas iniciales, de esta forma, los valores de las semillas con exclusión de depredadores no fueron considerados en los análisis.

### - Depredación de semillas bajo vs fuera del dosel de *P. splendens* -

De las 300 semillas utilizadas en este ensayo (150 bajo y 150 fuera del dosel) solamente un 25% (75 semillas) no habían sido removidas y no presentaban daño aparente, al final del período de muestro. Del total de 225 semillas depredadas, el 54,66% ocurrió bajo el dosel y el 45,34% fuera del dosel de los arboles parentales. Estas diferencias no fueron significativamente diferentes entre sí (Mann-Whitney,  $P = 0,47$ ; Figura 10).

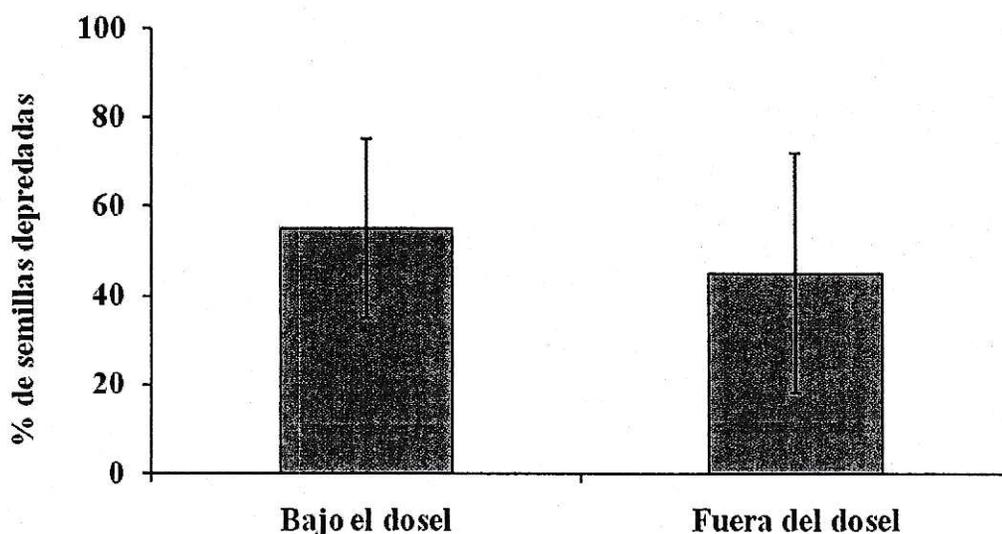


Figura 10.- Porcentajes de semillas (promedio  $\pm$  de) depredadas bajo y fuera del dosel de *P. splendens*, en la población Los Molles, V Región.

Un análisis de sobrevivencia indica que no existen diferencias significativas entre sí. (Log-Rank análisis,  $P = 0,59$ , Figura 11).

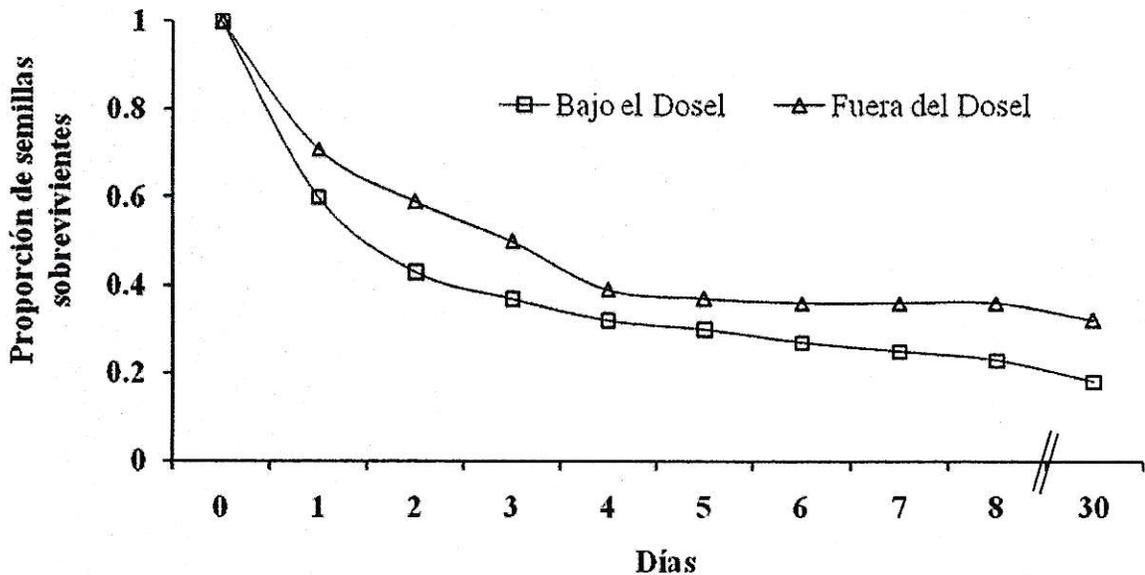


Figura 11.- Curvas de sobrevivencia de las semillas de *P. splendens* bajo y fuera del dosel de las plantas madres, en la población Los Molles, V Región.

Al comparar la sobrevivencia de semillas entre dos condiciones de hábitat presentes en Los Molles (montículos rocosos vs zonas planas) se observa que la dinámica en la sobrevivencia de semillas varía considerablemente en función del tipo de hábitat en que se encuentre la planta (Figura 12).

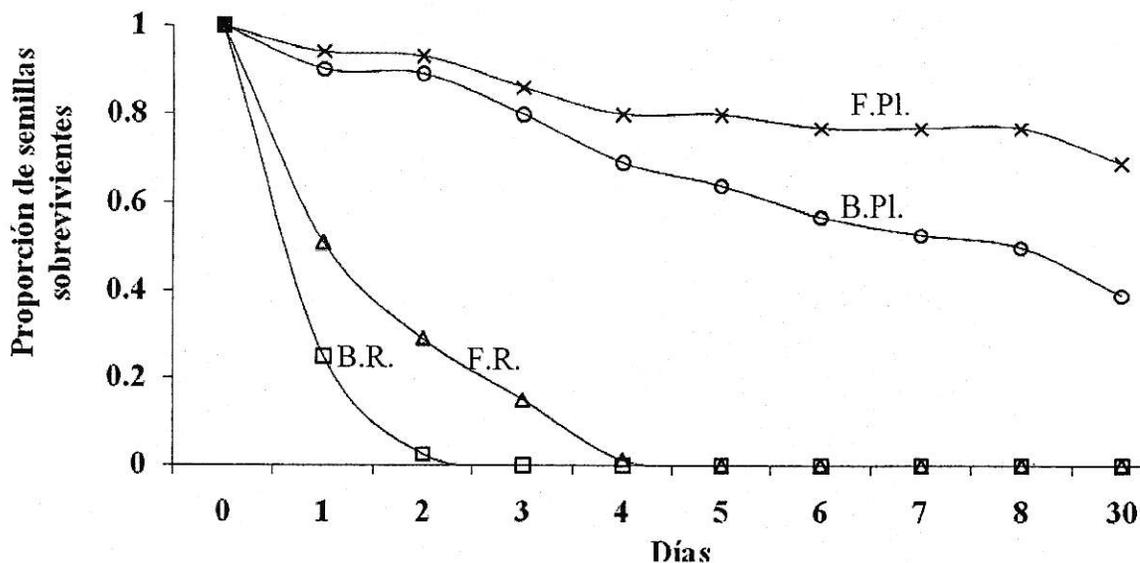


Figura 12.- Curvas de sobrevivencia de semillas de *P. splendens* bajo y fuera del dosel de las plantas madres y en hábitat rocoso y plano, en la población Los Molles, V Región. B.Pl. = bajo el dosel hábitat plano, F. Pl. = fuera del dosel hábitat plano, B.R. = bajo el dosel hábitat rocoso, F.R. = fuera del dosel hábitat rocoso.

Las curvas de sobrevivencia variaron significativas entre estos dos hábitats (Log-Rank análisis,  $P < 0,001$ ). Sin embargo la usencia de diferencias entre bajo vs fuera del dosel detectadas en el análisis general (Figura 11), se mantiene en estos dos hábitats (Log-Rank análisis,  $P = 0,14$  en los montículos rocosos; Log-Rank análisis,  $P = 0,54$  en las zonas planas). Estas diferencias entre hábitats se observaron también en el tiempo de sobrevivencia de las semillas: mientras en los montículos rocosos el 100% de las semillas fueron consumidas entre el 2 y 4 día, en las zonas planas sobreviven pasado los 30 días.

- Depredación de semillas bajo el dosel de *P. splendens* en presencia y ausencia de hojarasca -

El 100% de las semillas cubiertas por la hojarasca sobrevivió al finalizar el experimento; el 100% de las semillas no cubiertas por la hojarasca fueron removidas al cabo de 30 días. Las curvas de sobrevivencia fueron significativamente diferentes entre sí (Log-Rank análisis,

$P < 0,001$ ; Figura 13).

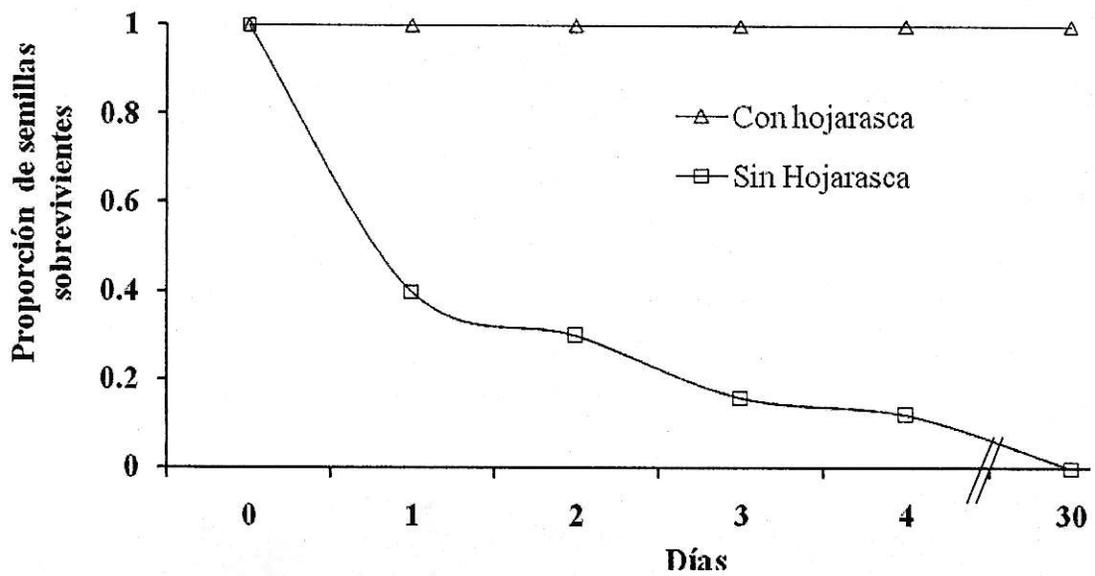


Figura 13.- Curvas de sobrevivencia de semillas de *P. splendens* cubiertas y no cubiertas con hojarasca en la población Los Molles, V Región.

## GERMINACIÓN DE SEMILLAS

De las 200 semillas empleadas en el ensayo, solo un 37,5% (75 semillas) habían germinado al finalizar la experiencia. Ni la hojarasca ( $\chi^2=1,08$ ,  $P=0,29$ ), ni el pericarpo ( $\chi^2=0,02$ ,  $P=0,88$ ) afectaron significativamente la germinación; sin embargo el incremento en la disponibilidad de agua aumentó significativamente la proporción de semillas germinadas ( $\chi^2=5,03$ ,  $P=0,02$ ) (Figura 14).

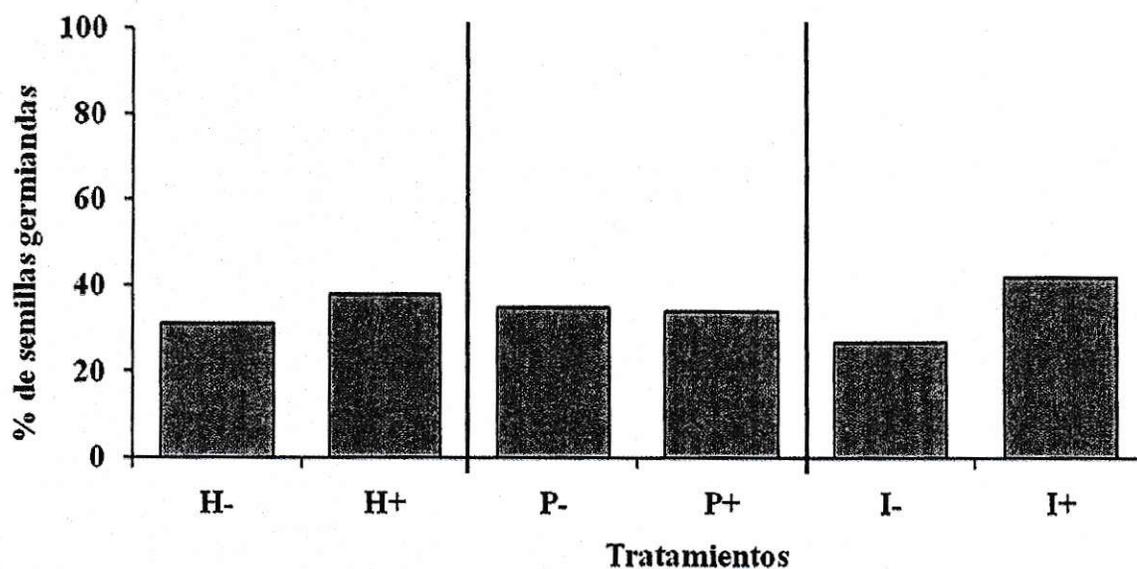


Figura 14.- Porcentaje de semillas germinadas según: H-) sin hojarasca, H+) con hojarasca, P-) Sin pericarpo P+) con pericarpo, I-) baja irrigación, I+) alta irrigación.

## DISCUSIÓN

El objetivo general de esta tesis fue documentar el patrón de regeneración de una población de *P. splendens* y examinar experimentalmente si la regeneración de esta especie, actualmente amenazada su conservación, se ve limitada por restricciones biótica/abióticas en alguna de las fases iniciales de su ciclo de vida.

Los resultados indican que la regeneración de *P. splendens* está ocurriendo fundamentalmente bajo los doseles de las plantas madres, con escasa o nula regeneración en los espacios externos a los doseles. Esto puede explicarse, porque los frutos se dispersan por gravedad bajo los doseles donde se produciría el reclutamiento de las semillas. Esto último estaría regulado, por un lado, por la posibilidad de que las semillas puedan escapar a la depredación por vertebrados, ocultándose en su propia hojarasca bajo el dosel y por otro lado, por las condiciones hídricas necesarias para germinar.

Bajo este escenario, se podría explicar en parte, la estructura parchosa de la población de lúcumos existente en el sector de Los Molles. La gran mayoría de los propagulos generados por la especie quedan bajo ella misma, lo que en algún punto podría ser ventajoso desde el punto de vista las condiciones hídricas necesarias para la germinación de semillas. El lúcumo presenta semillas de tipo recalcitrante o de vida corta, donde las semillas mueren si se deshidratan. Caer fuera de los parches, en los espacios abiertos, es un factor que le corre en contra en primer lugar, las temperaturas son más elevadas,

fenómeno reportado para la vegetación de la zona mediterránea (Fuentes et al. 1986; del Pozo et al. 1989). En segundo lugar, los suelos son poco profundos, de fertilidad baja, con poca capacidad de retención de agua y una rápida saturación del horizonte superficial. Las precipitaciones son levemente absorbidas lo que genera un escurrimiento superficial de los aportes hídricos que por una parte reduce la disponibilidad de agua para las plantas entre períodos de precipitaciones, y por otra, provoca erosión hídrica debido a las pendientes de la zona (Avalos 1999).

Desde esta perspectiva, las condiciones abióticas bajo las plantas adultas son más favorables para la regeneración, ya que las plantas madres estarían ejerciendo un efecto nodriza sobre sus propias semillas, efecto ampliamente conocido para parches de vegetación en la zona mediterránea (Squeo et al. 2001). Sin embargo, una alta densidad de semillas bajo los árboles parentales aumenta la probabilidad de ser consumidas por depredadores.

Algunos animales, como pequeños mamíferos, cubren gran parte de su dieta con semillas post-dispersadas, produciendo en algunos casos, una gran presión sobre la probabilidad del reclutamiento de dichas semillas. En los ecosistemas neotrópicales la depredación de semillas por mamíferos terrestres representa un importante mecanismo que puede producir un cuello de botella en la siguiente etapa, el reclutamiento de plántulas (de Mattia et al. 2006).

Algunos antecedentes del género *Pouteria* señalan que en Perú, en el bosque tropical plano, se encontró una alta depredación de semillas de *Pouteria sp.* por vertebrados tanto en parches de bosque maduros como en áreas de agricultura en sucesión (purma) (Notman & Gorchoy 2001). En Nueva Zelanda en tanto, *Pouteria costata* sufre una fuerte presión por parte de la depredación de semillas ocasionada por *Rattus exulans* (Rodentia) (Campbell & Atkinson 2002).

En el matorral mediterráneo chileno varios vertebrados terrestres pueden ser los posibles depredadores de semillas de *P. splendens*. Desde zorros y ratones entre los nativos, e introducidos como el conejo, hasta los domésticos como cabras, caballos y vacas entre otros.

Los resultados en este trabajo indicaron una diferencia significativa en la depredación de semillas entre hábitats. En los montículos rocosos el 100% de las semillas fueron consumidas rápidamente, en los primeros días de comenzado el ensayo, mientras que en las zonas planas sobrevivieron concluida la experiencia. El fuerte efecto de la depredación en hábitats rocosos se estaría respaldando en el hecho de que los montículos proveen de refugios a animales que en esa zona viven, donde algunas de las mallas metálicas de exclusión puestas sobre las semillas, presentaron daños de características similares a mordeduras del tipo de un mamífero. La literatura indica que micromamíferos, representados fundamentalmente por *Oryzomys longicaudatus*, *Rattus rattus*, y *Phyllotis darwini* son de hábitos granívoros y utilizan como espacio físico los espacios cercanos a arbustos y rocas con mayor frecuencia que los espacios abiertos entre los arbustos (Simonetti, J. A. 1989).

Sin embargo, el efecto de la depredación disminuye si las semillas logran escapar ocultándose en la hojarasca acumulada bajo el dosel de las plantas madres. Las semillas que se taparon con la hojarasca en los ensayos, arrojaron una probabilidad de sobrevivencia altamente superior frente a aquellas que se depositaron al descubierto, por sobre la hojarasca.

*Pouteria splendens* es un árbol siempreverde que aporta continuamente hojas al banco de hojarasca que se encuentra bajo su dosel. Tres factores controlan la descomposición de hojarasca: i) las condiciones ambientales (en particular el clima), ii) la calidad de la hoja y iii) la biota del suelo (Swift et al. 1979). Hirobe y colaboradores (2004) reportaron que en el bosque tropical lluvioso de Malasia la constante de descomposición ( $k$ ) de *Pouteria malaccensis* (Sapotaceae) es de 0.70. Por debajo del valor promedio de la comunidad acompañante ( $k = 1,10 \text{ año}^{-1}$ ), considerando que *P. malaccensis* se encuentra en el bosque tropical, donde las condiciones climáticas para la descomposición son más óptimas que en ambientes templados. Esto sugirió que las condiciones intrínsecas de la hoja (la química de las mismas) podrían tener un papel más preponderante que el clima en la descomposición.

De acuerdo al antecedente anterior, y siguiendo esa línea de argumentación, se podría hipotetizar que la excesiva acumulación de hojarasca bajo los doseles de *P. splendens* podría deberse en primer lugar, la especie se encuentra en un clima templado, y por otro lado, *P. splendens*, al igual que *P. malaccensis*, presenta una hoja bastante dura, de características coriáceas lo cual dificultaría la descomposición dada las condiciones más

bien xéricas de la región. Esta hojarasca así acumulada bajo los doseles de *P. splendens*, estaría ejerciendo de forma física, no solo un refugio contra la depredación, sino también, reduciendo la pérdida de humedad del suelo y contra la desecación de las semillas.

La humedad del suelo bajo el dosel de los árboles se encuentra en relación muy directa con la cantidad de hojarasca, a mayor volumen de hojarasca, mayor humedad del suelo. Esto, podría ser un punto importante que se correlacionaría con la regeneración de plántulas bajo y fuera del dosel de las plantas madres. La densidad de plántulas por m<sup>2</sup> fuera del dosel es menor donde la humedad del suelo medida no supera porcentajes del 1% (Anexo B). Los resultados obtenidos del ensayo de germinación *in vitro* indicaron que la cantidad de agua influyó significativamente en la germinación de las semillas de lúcumo.

Bajo el escenario actual, la restricciones en la regeneración de *P. splendens*, se deberían a factores bióticos y abióticos que ejercen sobre ella. A nivel de microhábitat (bajo vs fuera del dosel de *P. splendens*) el ambiente físico asoma como la principal restricción en la regeneración; bajo el dosel de las plantas madres, las semillas que son cubiertas por la hojarasca encontrarán condiciones de humedad más óptimas para la germinación, mientras que fuera del dosel, en donde no existe hojarasca abundante, las altas temperaturas y la baja humedad del suelo, estarían limitando la germinación y el reclutamiento nuevas plántulas.

A nivel de hábitat en tanto (montículos rocosos vs zonas llanas) los depredadores parecen ser la restricción mayor para la regeneración; en los montículos rocosos las semillas tienen una elevada probabilidad de ser depredadas en relación a las que son dispersadas en las zonas llanas. Aún cuando existen condiciones abióticas para el reclutamiento, las semillas no alcanzan a reclutar pues las semillas son consumidas en poco tiempo. Bajo esta perspectiva, podemos entonces indicar que las condiciones menos restrictivas para el reclutamiento se dan en las zonas llanas y bajo el dosel de los árboles parentales mientras que las más restrictivas se encontrarían en los montículos rocosos fuera del dosel de los árboles parentales.

En síntesis, esta investigación ha demostrado que la regeneración de *P. splendens* es altamente dependiente de las condiciones abióticas presentes bajo el dosel. Los depredadores de semillas como factores que restringen el reclutamiento ocurren de forma superior en aquellas semillas dispersadas en los montículos rocosos que en las dispersadas en zonas llanas presentes en el paisaje; sin embargo, independientemente del hábitat, basta que las semillas sean cubiertas por la hojarasca para que escapen de los depredadores.

Desde un punto de vista de la conservación, *P. splendens* ha sido catalogada en peligro por amenazas de índole antrópicas (incendios, ganadería, corta de individuos, urbanización) sin considerar su historia de vida. Este trabajo estudió parte de la biología de la especie y los resultados obtenidos demuestran que *P. splendens* aún tiene potencial

para regenerar en micrositios favorables como por ejemplo bajo el dosel de los árboles parentales.

Con esta información, es posible comenzar a implementar planes de conservación y restauración *in situ*, desarrollando procedimientos simples y de bajo costo y tomando medidas concretas como comenzar por proteger a los árboles adultos, prohibir su tala y excluir el ganado. Y al mismo tiempo realizar un manejo de las semillas y plántulas excluyéndolas de los depredadores y protegiéndolas de la hostilidad climática.

Estos elementos deben considerarse como punto de partida para futuros estudios de la especie como por ejemplo dispersión secundaria, requerimientos ecofisiológicos para la regeneración, sistemas reproductivos y polinización, variabilidad genética tanto dentro como entre poblaciones.

## REFERENCIAS

- Armesto, J.J., Rozzi, R., Miranda, P. & Sabag, C. 1987. Plant/frugivore interactions in South American temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321-336.
- Augspurger, C.K. & Kelly, C.K. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedlings density, and light conditions. *Oecologia* 61: 211-217.
- Avalos, G.H. 1999. Museo de La Ligua. Sitios arqueológicos costeros localizados al norte de punta Los Molles, comuna de La Ligua. Manuscrito. 1-6.
- 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.
- Bertness, M.D. & Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Bosy, J. & Reader, J. 1995. Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (*Poa pratensis*) litter. *Functional Ecology* 9: 635-639.
- Brooker, R.W. & Callaghan, T.V. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*: 81, 196-207.
- Bustamante, R.O., Grez, A.A, Simonetti, J.A., Vásquez, R.A. & Walkowiak, A. 1993. Antagonistic effects of frugivores on seeds of *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Lauraceae): consequences on seedling recruitment. *Acta Oecologica*, 14: 739-745.
- Bustamante, R.O., Walkowiak, A., Henríquez, C. & Serey, I. 1996. Bird frugivory and the fate of seeds of *Cryptocarya alba* (Lauraceae) in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 357-363.
- Bustamante, R.O. & Simonetti, J.A. 2000. Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. *Plant Ecology* 147: 173-183.
- Campbell, D.J. & Atkinson, I.A. 2002. Depression of tree recruitment by the Pacific rat (*Rattus exulans* Peale) on New Zealand's northern offshore islands. *Biological Conservation* 107: 19-35.

- Celis-Diez, J.L. & Bustamante, R.O. 2005. Frequency-dependent seed size selection on *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Lauraceae): testing the effect of background. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 137-142.
- Chacón, P. & Bustamante, R.O. 2001. The effects of seed size and pericarp on seedling recruitment and biomass in *Cryptocarya alba* (Lauraceae) under two contrasting moisture regimes. *Plant Ecology* 152: 137-144.
- Chung, M.G., Chung, M.Y., Oh, G.S. & Epperson, B.K. 2000. Spatial genetic structure in a *Neolitsea sericea* population (Lauraceae). *Heredity* 85: 490-497.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124: 769-788.
- de Mattia, E.A., Rathcke, B.J., Curran, L.M., Aguilar, R. & Vargas, O. 2006. Effects of small rodent and large mammal exclusion on seedling recruitment in Costa Rica. *Biotropica* 38: 196-202.
- del Pozo, A.H., Fuentes, E.R., Hajek, E.R. & Molina, J.D. 1989. Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 85-94.
- di Castri, F. & Hajek, E.R. 1976. *Bioclimatografía de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile. Chile.
- Facelli, J.M. & Pickett, S. 1991. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72: 1727-1735.
- Farnsworth, E. 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 107-138.
- Fowler, N. 1988. What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69: 947-961.
- Fox, G.A. 2001. Failure time analysis: Studying times to events and rates at which events occur. 235-267. En: S.M Scheiner and J. Gurevitch, editores. *Designs and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York.
- Fuentes, E.R., Otaiza, R.D., Alliende, M.C., Hoffmann, A.J. & Poiani, A.. 1984. Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405-411.
- Fuentes, E.R., Hoffman, A.J., Poiani, A. & Alliende, C. 1986. Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia* 68: 358-366.

- Green, P. 1999. Seed germination on *Chrysophyllum* sp. nov., a large-seeded rainforest species in north Queensland: effects of seed size, litter and seed position. *Australian Journal of Ecology* 24: 608-613.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, England.
- Hechenleitner, P., Gardner, M.F., Thomas, P.I., Echeverría, C., Escobar, B., Brownless, P. & Martínez, C. 2005. Ficha de *Pouteria splendens* (D.C.) Kuntze. En: *Plantas amenazadas del Centro-Sur de Chile, Distribución, Conservación y Propagación*, 118-119. Primera Edición. Universidad Austral de Chile y Real Jardín Botánico de Edimburgo.
- Herrera, C.M., Jordano, P., López-Soria, L., & Amat, J. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Hilhorst, H. & Karssen, C. 2000. Effect of chemical environment on seed germination. En: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, 293-309. (Fenner, M. eds.). CAB International, Wallingford, UK.
- Hinojosa, L.F. & Villagran, C. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos, y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 225-239.
- Hirobe, M., Sabang, J., Bhatta, B.K. & Takeda, H. 2004. Leaf-litter decomposition of 15 trees species in a lowland tropical rain forest in Sarawak: decomposition rates and initial litter chemistry. *Journal of Forest Research* 9: 341-346.
- Hoffman, A. 1980. Lúcumo silvestre (*Pouteria splendens*). En: *Flora Silvestre de Chile. Zona Central*, 52-53. Ediciones Fundación Claudio Gay. Santiago de Chile. Chile.
- Hoffman, A.J., Teillier, S. & Fuentes, E R. 1989. Fruit and seed characteristics of woody species in mediterranean-type regions of Chile and California. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 43-60.
- Howe, H.F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Ibáñez, J. & Soriano, P.J. 2004. Ants, birds and rodents as predators of seeds in a Venezuelan andean semiarid ecosystem. *Ecotropicos* 17: 38-51.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104, 501-528.

- Janzen, D.H. & Martin, P.S. 1982. Neotropical Anachronisms: The fruits the Gonphotheres Ate. *Science* 215: 19-27.
- Johow, E. 1948. Flora de Zapallar. *Revista Chilena de Historia Natural* 49: 232-234.
- Jordano, P. & Herrera, C.M. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* 2: 230-237.
- Kostel-Hughes, F., Young, T.P. & Wehr, J.D. 2005. Effects of leaf litter depth on the emergence and seedling growth of deciduous forest tree species in relation to seed size. *Journal of Torrey Botanical Society* 132, 50-61.
- Leadem, C.L., 1997. Dormancy-Unlocking seed secrets. En: Landis, T.D., Thompson, J.R. (Tech. coords.). National Proceedings, Forest and Conservation Nursery Associations. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-419. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR, pp. 43-52.
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G. & Taberlet, P. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 189-197.
- Marticorena, C., Squeo, F.A., Arancio, G. & Muñoz, M. 2001. Catálogo de la flora vascular de la IV Región de Coquimbo. En: Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo, 105-142, (Squeo, F.A., Arancio, G. & Gutiérrez, J. R. eds). Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- Mooney, H.A. & Schlegel, F. 1967. La vegetación costera del cabo Los Molles en la provincia de Aconcagua. *Boletín Universidad de Chile* 75: 27-32.
- Muñoz, M. & Serra, M. T. 2006. Documento de Trabajo. Estado de Conservación de las Plantas de Chile. MNHN-CONAMA, Ficha de antecedente de especies N° 133.
- Myster, R. & Pickett, S. 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66: 381-388.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 278-285.
- Notman, E. & Gorchov, D.L. 2001. Variation in post-dispersal seed predation in Mature Peruvian lowland tropical forest and fallow agricultural sites. *Biotropica* 33: 621-636.
- Núñez Prado, P.B. 2005. Manipulación de semillas y producción de plantas de Lúcumo silvestre (*Pouteria splendens* (A.DC.) O.K.). Memoria para optar al título profesional de

- Ingeniero Forestal. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Chile. Santiago de Chile. Chile.
- Ponce-Santizo, G., Andresen, E., Cano, E., & Cuarón, A.D. 2006. Dispersión primaria de Semillas por primates y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala. *Biotropica* 38: 390-397.
- Pyke, D.A. & Thompson, J.N. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67: 240-245.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a Review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Simonetti, J. A. 1989. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.
- Squeo, F.A., Arancio, G. & Gutiérrez, J.R. 2001. Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- Solbrig, O.T. 1981. Demography and Natural Selection. En: Demography and evolution in plant populations, 1-20, (O.T. Solbrig eds.). University of California Press, Berkeley.
- Swift, T., Heal, O.W. & Anderson J.M. . 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell Scientific, Oxford.
- Takeuchi, Y. & Nakashizuka, T. 2007. Effect of distance and density on seed/seedling fate of two dipterocarp species. *Forest Ecology and Management* 247: 167-174.
- Villagran, C. & Hinojosa, L.F. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267.
- Wang, B.C. & Smith, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 379-385.
- Warrag, M.O.A. 1994. Autotoxicity of mesquite (*Prosopis juliflora*) pericarps on seed germination and seedling growth. *Journal of Arid Environments* 27: 79-84.
- Wenny, D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3: 51-74.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gap width, and the diets of fruit eating birds. *Ecology* 66: 808-818.

Willson, M. & Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. En: Seeds: The ecology of regeneration in plant communities, 85-110. (Fenner, M. eds.). CAB International, Wallingford, UK.

## ANEXO A

### Estudio fenológico de *Pouteria splendens*

Debido a que no existen observaciones sistemáticas sobre la fenología de *P. splendens*, se procedió a documentar los eventos de floración y fructificación que ocurren entre los meses de Octubre a Marzo (obs. pers. previas).

Se seleccionaron 30 individuos al azar, en cada individuo se marcaron 4 ramas terminales con orientaciones similares a los puntos cardinales (Figura 15), constituyendo un total de 120 ramas. Para cada rama se contabilizaron, en una frecuencia mensual, la cantidad de botones florales, flores y frutos.

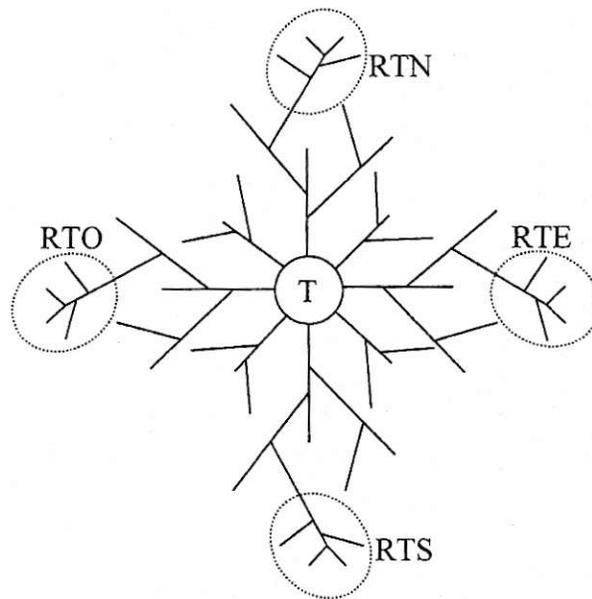


Figura 15.- Ilustración de cómo se llevó a cabo el estudio fenológico durante los meses de Octubre del 2007 a Marzo del 2008 en la población Los Molles, V Región. T= tronco de la planta, RTN= rama terminal con orientación Norte, RTS= rama terminal con orientación Sur, RTE= rama terminal con orientación Este, RTO= rama terminal con orientación Oeste.

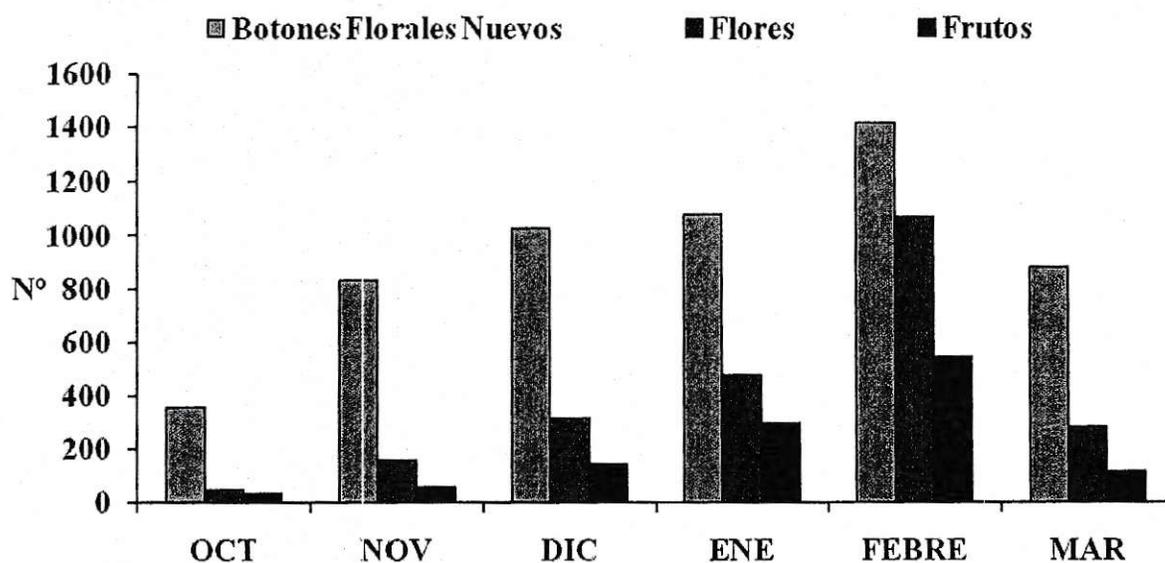


Figura 16.- Resultados fenológicos de *P. splendens* obtenidos entre los meses de Octubre del 2007 a Marzo del 2008 en la población Los Molles, V Región.

Los resultados indican que de Octubre a Febrero hay un incremento mensual en la producción de botones florales, flores y frutos, decayendo hacia el mes Marzo. En el mes de Febrero se encuentra la máxima concentración de frutos en las ramas, el decaimiento en el mes de Marzo es producto de la dispersión de los mismos (Figura 16).

## ANEXO B

Regeneración poblacional de *P. splendens*

Individuo	Hojarasca (cm)	Humedad del Suelo (%)		Densidad Plántulas por m <sup>2</sup>	
		Bajo Dosel	Fuera Dosel	Bajo Dosel	Fuera Dosel
1	8.9	19	0	4.5	0.25
2	6.1	16	0	3	0
3	4.2	18	0	1.5	0
4	6.3	16	0	3.5	0
5	4.3	13	0	1	0
6	3.9	11	1	1	0
7	1.5	10	0	0	0
8	7.4	17	1	3.75	0
9	4.5	13	0	2.75	0
10	0.8	9	0	0	0
11	5.3	15	0	2.25	0
12	5.8	16	1	2	0
13	10.7	22	0	6	0.375
14	3.4	12	0	0.75	0
15	4.7	15	1	1.25	0
16	7.2	17	0	2.5	0.125
17	9.2	21	0	4.75	0.25
18	7.5	16	0	4	0
19	4	12	1	2	0
20	6.5	14	0	3.5	0.125
21	8.5	16	0	4.25	0.125
22	5.3	14	0	1.5	0
23	2.4	9	0	0.75	0
24	8.9	18	1	4	0.125
25	6.2	17	1	2	0
26	4.8	15	0	1	0.125
27	6.1	16	0	2.25	0.125
28	6.8	16	0	3.75	0
29	6.1	15	0	2.5	0.125
30	4.4	11	0	1.5	0

Tabla 1.- Información obtenida del entorno de los individuos seleccionados en la población Los Molles, V Región.

## ANEXO C

### Características de las semillas utilizadas en el ensayo de germinación

Si bien el ensayo no evaluó germinación en función de variables como el tamaño y peso de las semillas, sin embargo, a modo de información adicional, el peso medio y el tamaño medio de las semillas usadas para este estudio se encuentran representados en la Tabla 3. Si bien en un sentido estricto estos datos no contribuyen a la experiencia, en un sentido amplio nos permite comparar con los datos morfológicos publicados por Hoffman en 1980.

	N	Promedio	Valor mínimo	Valor máximo
S.C.P. Peso		13.69210	7.144400	25.13060
S.C.P. Alto	100	3.06850	2.450000	3.50000
S.C.P. Ancho		2.95050	2.250000	3.60000
S.S.P. Peso		5.75355	2.802200	9.96320
S.S.P Alto	100	2.69400	1.950000	3.85000
S.S.P Ancho		2.57600	1.850000	3.20000

Tabla 2.- Características de las semillas utilizadas en el ensayo de germinación. S.C.P.= semillas con pericarpo, S.S.P.= semillas sin pericarpo.