

UCH-FC
MAG B
B957
C.1

**“Depredación pre-dispersión y sus consecuencias sobre la
germinación de semillas de *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae) en
un bosque templado fragmentado”**

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**

ARACELY BURGOS AYALA



Tutora de Tesis: M. Sc. Audrey A. Grez

Diciembre, 2006

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGÍSTER**

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

Aracely Burgos Ayala

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 20 de Diciembre del 2006.

Director de Tesis:

M. Sc. Audrey A. Grez

Comisión de Evaluación de la Tesis:

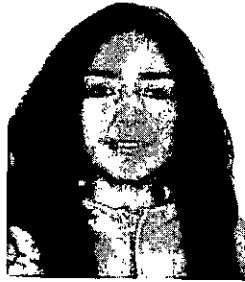
Dr. Cristián Estades

Dr. Ramiro Bustamante



“A cada uno de los angelitos que han sabido guiarme y acompañarme en este importante trayecto de vida, pero en especial a nuestro Gran Guía...GMA”





Nací en Tunja (Boyacá), Colombia, el 11 de febrero de 1979. Mis papitos decidieron bautizarme Aracely, que en latín significa "Altar del Cielo". Soy la octava de nueve felices y queridos hermanos.

Estudí mi primaria, bachillerato y pregrado en Tunja, pero fue en el bachillerato donde descubrí mi actual gusto y amor por las ciencias...por la biología. En la UPTC, mi universidad de pregrado durante 5 años, tuve mis primeros contactos con la ciencia pura. Allí aprendí muchas cosas, conceptos, teorías, técnicas,... pero de todo, lo que nunca olvido es lo maravilloso que fue haberlas aprendido rodeada de gente llena de amor y cariño, mi familia, amigos y profesores. Mi práctica profesional en el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras significó un paso importante en busca de aprender y conocer más, además de ser el paso final para recibir mi título como Bióloga.

Sin embargo, siempre he tenido la idea de que todo aprendizaje es inútil si no es transmitido, por lo que decidí prepararme aún más para, a futuro, poder enseñar de una manera más integra. Así que gracias a varias situaciones de la vida, se me dió la oportunidad de estudiar esta maestría en la Universidad de Chile.

Ahora, luego de varios semestres de clases, profes, terrenos, tesis, trasnochos, risas, llantos, compañeros y amigos de diversas partes del mundo, me doy cuenta que en verdad he aprendido mucho. Que como me dijeron alguna vez, *"se te abrió una ventana de conocimiento, de lo que antes veías tan sólo un punto"*. Y cada uno de mis logros académicos no hubieran sido posibles sin la ayuda y confianza de mis guías, la profe Audrey, el profe Javier y el profe Ramiro, y claro, de Harold. Logros que he sabido aprovechar al máximo.

Pero mi tarea hasta ahora empieza, dar lo que recibí, tan sólo eso me hará una persona feliz. Mucho más ahora que me siento una persona capaz, con voluntad, con fuerza y con tenacidad. Agradezco a la vida por todas las oportunidades de aprendizaje que viví aquí, buenas y otras no tan buenas, todas las llevo en mi corazón, memoria y espíritu como un triunfo personal, junto al recuerdo de los numerosos rostros intermediarios.

Porque la vida sigue...

Agradecimientos



Agradezco a la profesora Audrey Grez, quien con su paciencia y cariño desde que llegue a su laboratorio, me dio una enseñanza y oportunidad, la de equivocarme para luego corregir y aprender. Ella me enseñó que con trabajo y constancia todo se puede... si se quiere.

Al profesor Javier Simonetti, gracias a su constante apoyo y confianza, lo que fue crucial para la obtención de este logro.

Agradezco al profesor Ramiro Bustamante, por su ayuda y alegría durante mi estadía en este laboratorio. Al profesor Cristián Estades, por todas sus sugerencias.

A quien me brindo una inagotable y constante ayuda en los terrenos, al "tío" Yuri...

A la CONAF, y a su representante en los Queules, Fernando Campos.

Al Ing. Marcos Beeché y a Sergio Rothmann, por su ayuda en la identificación del insecto.

A mis papitos, que así sea a distancia siempre fueron, son y serán el amor hecho persona... mi mayor ejemplo a seguir.

A cada uno de mis hermanos y hermanas, porque sé que aún en la distancia seguimos siendo una sola fuerza y sonrisa.

A mi familia chilena, Claudita, Armandito y al pequeño Andresito, quienes han sabido brindarme un calor familiar que jamás olvidaré... y prepárense porque volveré!

A mis amigos de combate, de risas y llantos, Carolina, Renzo y Alejandra, Sandra y Bernadino, Xaviera, Astrid, Jaime, Denise, Pancho, Wara, Rosita, Andrea G. y Elizabeth.

A mis compañeros Adriana, Silvina, Carlitos, Andrea, Fiorela, .. y a todos quienes ahora se me escapan de la memoria.

Y por supuesto, a mi "support financial"... Harold, infinitas gracias por su inagotable ánimo, compañía y paciencia, que sé, seguirán aunque pase el tiempo...

INDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRDUCCION.....	3
METODOS.....	6
RESULTADOS.....	12
DISCUSION.....	14
BIBLIOGRAFIA.....	21



Resumen

La fragmentación del hábitat puede modificar procesos e interacciones del ciclo de vida de las plantas que ocurren a nivel de semilla. Nosotros estudiamos la depredación pre-dispersión y la germinación de semillas sanas y depredadas de la especie arbórea *Nothofagus glauca*, en fragmentos y bosque continuo del bosque Maulino, en la costa mediterránea de Chile Central. La depredación pre-dispersión se evaluó a partir de la producción de semillas registrada durante dos temporadas consecutivas (2005-2006), en tanto la germinación de semillas se evaluó el 2005. Durante el 2006 se produjo 16 veces más semillas en el bosque continuo y 2,6 veces más en los fragmentos, respecto al 2005. En el 2005 hubo similar producción de semillas entre el bosque continuo y los fragmentos, mientras que en el 2006 la producción fue significativamente mayor en el bosque continuo. Se confirmó a la larva del microlepidóptero *Perzelia* sp. como un depredador pre-dispersión de las semillas de *N. glauca*. En el bosque Maulino, se depreda el 57% de las semillas producidas. El porcentaje de depredación pre-dispersión fue similar en los dos hábitats y en los dos años. En general, la germinación fue baja (< a 3%) y similar en los fragmentos y en el bosque continuo. La germinación de semillas sanas fue significativamente mayor que las depredadas y las depredadas solamente germinaron en los fragmentos. No hubo relación entre la producción de semillas o la intensidad de depredación pre-dispersión con el DAP, la altura de la planta ni con la distancia al conespecífico más cercano. Tampoco hubo relación entre la germinación de semillas y la apertura de dosel o la humedad del suelo. Nuestros resultados indican que la depredación pre-dispersión y la germinación de semillas de *N. glauca* no se ven afectadas por la fragmentación del bosque Maulino y no serían relevantes en el establecimiento de las plántulas. Sin embargo, otros procesos tales como la producción de semillas y la depredación post-dispersión afectarían negativamente a las poblaciones de *N. glauca*. Sin embargo, para hacer una proyección sobre el futuro de *N. glauca*, será necesario integrar los procesos que ocurren en etapas posteriores del ciclo de vida de esta planta.

ABSTRACT

Habitat fragmentation can modify processes and interactions of plants life cycle that occur at seed level. We studied pre-dispersal seed predation and germination of healthy and predated seeds of *Nothofagus glauca* tree, in fragments and continuous forest Maulino forest, in the Mediterranean coast of Central Chile. The pre-dispersal seed predation was evaluated from seeds production records along consecutive seasons (2005-2006), while germination seeds were evaluated in 2005. During 2006, seed production was 16 times grater in continuous forest and 2.6 times grater in fragments, as to 2005. In 2005 there was a similar seed production among continuous forest and fragments forest, while in 2006 the seed production was significantly bigger in continuous forest. We confirmed larvae of microlepidoptero *Perzelia* sp. as a pre-dispersal seed predator of *N. glauca*. Predation of seeds produced by *N. glauca* in Maulino forest was 57%. Percentage of pre-dispersal seed predation was similar in two habitats and in two years. In general, germination was low (< 3%), and similar in fragments and continuous forest. Germination of healthy seeds was significantly bigger than those predated seeds, and only germinated in fragments. There was no relationship among production seeds or intensity of pre-dispersal seed predation with DAP, height of tree, neither with the distance to the NFC. There was no relationship either among germination seeds and canopy openness or soil humidity. Our results confirm that fragmentation of Maulino forest would affect negatively populations of *N. glauca* by affecting the initial stages of its life cycle, particularly, seed production. However, to make a more real projection about the future of *N. glauca*, it will be necessary to integrate all processes that happen to all level of plant life cycle in this specie.

Introducción

La fragmentación de bosques es considerada la causa principal de pérdida de especies (Golden & Crist 2000). Este fenómeno consiste en la ruptura de un bosque originalmente continuo en dos o más fragmentos que quedan separados por una matriz de constitución o estructura diferente (Zabel & Tschardtke 1998; Fahrig 2003). Esto resulta en fragmentos pequeños que sufren cambios microclimáticos, estructurales y funcionales principalmente en sus bordes (Saunders et al. 1991). La fragmentación afecta el ciclo de vida de las plantas alterando procesos tales como la producción y la germinación de semillas (Bruna 1999; Morgan 1999; Cunningham 2000; Ghazoul & McLeish 2001; Cascante et al. 2002) como también interacciones bióticas tales como la depredación de semillas (Cascante et al. 2002; Chacoff et al. 2004). Por consiguiente, la fragmentación puede cambiar la dinámica de reproducción y regeneración de las plantas, siendo el estudio de estos cambios esencial para su conservación (Ehrlich 1996).

Las etapas iniciales del ciclo de vida de una planta son las más críticas e importantes para su establecimiento (Harper 1977). Estas etapas involucran directamente a las semillas. Ellas permiten el flujo genético entre generaciones y son el primer punto de interacción con el ambiente abiótico y biótico (Harper 1997). Su producción, que define el potencial inicial de las futuras poblaciones vegetales (Morgan 1999), puede ser afectada por la polinización dependiendo de la cantidad o calidad de polen transferido (Aizen & Feinsinger 1994; Ågren 1996, Cunningham 2000). Su germinación, por otra parte, contribuye a la emergencia de

plántulas, y también puede ser afectada por factores microclimáticos o biológicos (Harper 1977; Powell & Powell 1987).

Una de las interacciones bióticas que afecta el destino de una semilla es la depredación pre y post-dispersión (Janzen 1970; Harper 1977; Zhang et al. 1997; Santos & Tellería 1997; Schelin et al. 2004; Vallejo-Marín et al. 2006). Los efectos de la fragmentación sobre la producción y la germinación de semillas, así como sobre la depredación post-dispersión han sido bien estudiados (Ågren 1996; Morgan 1999; Cunningham 2000; Tomimatsu & Ohara 2002; Donaldson et al. 2002; Donoso et al. 2004; Guerrero 2004; Henríquez 2004; Vergeer et al. 2004; Soons et al. 2004). Sin embargo, poco se conoce sobre cómo la fragmentación afecta la depredación pre-dispersión. Los únicos estudios sobre los efectos de la fragmentación del hábitat en la depredación pre-dispersión corresponden a estudios en bosques tropicales y subtropicales donde la intensidad de esta interacción disminuye en los fragmentos, principalmente cerca de sus bordes (Cascante et al. 2002; Chacoff et al. 2004). Los cambios en la depredación pre-dispersión dependen fuertemente de las alteraciones en la abundancia, diversidad y riqueza de depredadores, que son, en su mayoría, insectos especialistas que responden a las alteraciones ambientales derivadas de la fragmentación (Didham et al. 1996; Baguette et al. 2003; Chacoff et al. 2004).

Aunque es alta la probabilidad de que una semilla depredada muera, y por lo tanto no germine, la depredación pre-dispersión no siempre resulta en muerte, dado que su letalidad depende del tamaño de la semilla, del tipo de depredador y de la intensidad de consumo del embrión (Dalling et al. 1997; Vallejo et al. 2006). Semillas grandes atacadas por larvas de insectos

pueden presentar sólo un ataque parcial, sin que se consuma el embrión. En tal caso, la depredación no disminuye la germinación (Vallejo et al. 2006). Más aún, la germinación podría ser favorecida por la depredación pre-dispersión, dado que el orificio dejado por el depredador en la semilla permitiría que el embrión tenga un contacto rápido con la humedad del suelo en semillas que poseen una testa dura e impermeable (Grubb 1977; Vallejo et al. 2006).

En Chile central, el bosque Maulino ha sido sometido a una creciente fragmentación, afectando a diversas especies de plantas, entre ellas *Nothofagus glauca* (Phil) Krasser (Nothofagaceae), árbol endémico, dominante, considerado vulnerable (IUCN, 2006). Simulaciones de la dinámica sucesional a largo plazo de este bosque predicen que *N. glauca* disminuirá notablemente su abundancia en los fragmentos de bosque, incrementando la dominancia de especies esclerófilas (Bustamante et al. 2005). Estos efectos de la fragmentación sobre la abundancia relativa de *N. glauca* podrían deberse, al menos en parte, a modificaciones en los procesos e interacciones que involucran a sus semillas. Se conoce que en fragmentos aumenta la intensidad de la depredación post-dispersión de semillas de *N. glauca* y la abundancia de sus depredadores (Donoso et al. 2004) y disminuye la tasa de reclutamiento de plántulas, de 0.09 en el bosque continuo a 0.02 en los fragmentos (Castillo 2005), lo que es concordante con la disminución de *N. glauca* en los fragmentos. Por otra parte, se ha demostrado que semillas de *N. glauca* procedentes de vivero, y por lo tanto con un origen y calidad común, germinan más en los fragmentos que en el bosque continuo (Guerrero 2004). Se desconoce el efecto de la fragmentación sobre la depredación pre-dispersión y la germinación de semillas de *N. glauca* originarias del bosque. Esto es importante por cuanto

estos procesos pueden depender de las condiciones bióticas y abióticas de su lugar origen (i.e., fragmento o bosque continuo), lo que ha sido efectivamente demostrado en el bosque Maulino, por ejemplo, para la germinación de otras especies de plantas (Henríquez 2004).

Es sabido que, previo a su dispersión, las semillas de *N. glauca* son atacadas por larvas de microlepidópteros (*Perzelia* sp.) cuyo ciclo de vida es anual, con la emergencia de larvas entre agosto y noviembre, época coincidente con la floración del *N. glauca* (Morales 1993; Rojas 1996). De las semillas depredadas, sólo una pequeña porción (6%) puede germinar (A. Burgos, datos no publicados).

Considerando el hecho que el reclutamiento de *N. glauca* disminuye en los fragmentos de bosque Maulino, y que la depredación pre-dispersión y a la germinación son claves para entender el reclutamiento de nuevas plántulas, esperamos que la depredación pre-dispersión sea mayor y la germinación menor en los fragmentos que en el bosque continuo. Además, la germinación de semillas depredadas debería ser menor que las sanas, tanto en fragmentos como en bosque continuo.

MÉTODOS

Sitio de estudio. El estudio se desarrolló en el Bosque Maulino, ecosistema templado endémico, localizado en la zona Central de Chile, entre 35°55' S y 37°20' S. Este bosque posee especies únicas endémicas como *Gomortega keule* (Gomortegaceae), *Pitavia punctata* (Rutaceae) y especies de árboles como *Nothofagus pumilio* y *N. alessandri* (Nothofagaceae)

(San Martín & Donoso 1997), algunas con problemas de conservación. Además, este bosque es florística y fisionómicamente diverso, formando asociaciones mixtas que incluyen especies de árboles como *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Bl., *Gomortega keule* (Mol.) Baillon, *Pitavia punctata* (M. et P.) Mol (Rutaceae) y *N. glauca*. Las precipitaciones se concentran durante el invierno (116,2 mm), y primavera (90,5mm) (Di Castri & Hajek 1976). Este bosque ha sido sometido a una intensa deforestación y fragmentación durante las últimas décadas y hoy persiste como un mosaico de fragmentos de pequeño tamaño rodeados por una matriz de plantaciones introducidas de pino (*Pinus radiata*) (Pinaceae) (San Martín & Donoso 1996; Grez et al. 1997, Bustamante & Castor 1998; Echeverría et al. 2006).

Especie de estudio. *Nothofagus glauca*, especie representativa del Bosque Maulino (Donoso 1997) se distribuye desde la Zona Mediterránea (34°01'S en la localidad de Alhué) hasta Quilleco en el Bío-Bío (37°27'S) (Le-Quesne & Sandoval 2001). Es un árbol caducifolio y monoico; sus flores femeninas producen frutos de tres nueces y cada nuez produce una semilla. Las semillas miden 18 mm, pesan aproximadamente medio gramo (Rodríguez et al. 1983; Donoso 1994) y maduran entre noviembre y abril período en el cual comienzan a dispersarse por gravedad (Donoso 1994; JA Simonetti, datos no publicados). Previo a su dispersión, ellas son depredadas por larvas de microlepidópteros y, luego de la dispersión, por micromamíferos (Cruz 1981; Donoso et al. 2004). La germinación ocurre desde fines de julio a diciembre (Donoso 1975).

Diseño experimental

El efecto de la fragmentación del Bosque Maulino sobre la germinación y la depredación pre-dispersión de semillas de *N. glauca*, se evaluó en un área de bosque continuo y en 4 fragmentos pequeños (FR) de bosque. El BC corresponde al área protegida "Reserva Nacional Los Queules" (35°59' S - 72°41' W), que junto a terrenos privados vecinos conforma un área de 600 Ha, en tanto los fragmentos (FR) varían entre 2 a 5 ha, excepto uno (> 5ha) y están separados entre si por al menos 50 m. Tanto en el BC como en los FR dominan árboles de *N. glauca* y la matriz circundante corresponde principalmente a plantaciones de *P. radiata*.

Producción de semillas. Como la depredación pre-dispersión puede estar relacionada con la cantidad de semillas producidas, se evaluó la producción de semillas de *N. glauca*, entre noviembre y abril del 2005 y entre noviembre y mayo del 2006 (final de primavera a otoño), época de máxima producción de semillas de esta especie en el bosque Maulino (JA Simonetti, datos no publicados). Se seleccionaron aleatoriamente 5 árboles en cada fragmento y 20 en el BC, 40 árboles en total. Debido a que las semillas caen por gravedad, la producción fue evaluada como la cantidad de semillas colectadas por cada árbol, para ello se colectaron semillas en dos trampas de 0,25 m² ubicadas bajo el dosel de cada árbol. Cada trampa consistió en camas de malla sintética (1 mm² de tamiz), sostenidas por tubos plásticos a 1 m sobre el nivel del suelo (Harms et al. 2000). Las semillas colectadas en ambas trampas fueron sumadas. Además, de cada árbol experimental se registraron datos de altura, diámetro a la altura del pecho (DAP) y de distancia al conespecífico más cercano que

florece (CCF), para evaluar posibles relaciones con la producción de semillas (Morgan 1999). La altura fue estimada usando cálculo trigonométrico considerando la distancia (m) del observador al árbol y determinando el ángulo del observador a la cima del dosel de cada árbol, con ayuda de un clinómetro (Kohyama et al. 2003). La distancia al CCF más cercano fue evaluada como la distancia (m) entre la rama más externa del dosel de cada árbol experimental y la de su CCF (Guariguata & Pinard 1998).

Depredación pre-dispersión. Las semillas depredadas antes de su dispersión muestran evidencias de éste fenómeno porque al caer presentan un orificio por el cual ha emergido la larva del insecto depredador. Por ello, la intensidad de la depredación pre-dispersión fue evaluada como el porcentaje de semillas perforadas sobre el total de semillas colectadas en las trampas.

Germinación de semillas. La germinación de semillas fue evaluada mediante un experimento de campo, utilizando todas las semillas producidas el 2005 ($n = 212$ en BC y $n = 712$ en FR). Las semillas colectadas fueron inmediatamente marcadas y sembradas en potes plásticos de 10 cm de diámetro, perforados en su base y ubicados en el mismo lugar de procedencia de las semillas. Cada mes se sembraron dos potes por árbol, uno con semillas sanas y el otro con semillas perforadas (un máximo de 10 semillas por pote), lo que permitió evaluar si la depredación pre-dispersión afectaba la germinación de semillas de *N. glauca*. Los potes fueron enterrados a nivel del suelo, rellenos con sustrato y cubiertos por hojarasca colectados cerca de cada árbol experimental, además fueron excluidos de aves y

mamíferos granívoros mediante un cono de alambre de 0,5 m de diámetro. Se sembraron mensualmente 80 potes, 400 en todo el periodo de estudio, entre noviembre 2004 y abril 2005. El porcentaje de semillas germinadas se registró mensualmente, desde julio a diciembre de 2005, meses en los que *N. glauca* germina en el bosque Maulino (Guerrero 2004). Se consideró como semilla germinada aquella cuya radícula emergió al menos 2 mm desde la cubierta (Wenny 2000). Estas fueron marcadas con hilos de alambre de diferente color para evitar confusión en los tiempos de germinación. El porcentaje total de germinación se obtuvo dividiendo el número de semillas germinadas sobre el total de semillas puestas a germinar x 100. Adicionalmente, se evaluó una posible correlación entre la germinación de semillas y las condiciones ambientales del micrositio (luz y humedad del suelo). Evaluamos la humedad del suelo mediante el método gravimético, considerando la diferencia entre suelo seco y húmedo de muestras de 200 cc de suelo colectadas a 1 m a partir de cada exclusión de germinación. La humedad fue evaluada desde enero a diciembre de 2005. El nivel de luz fue medido de marzo a diciembre de 2005 mediante la apertura de dosel, que fue definida como la porción clara de cielo observada desde un mismo punto. Esta estimación se hizo usando fotografías digitales tomadas en cada exclusión con una cámara fotográfica Canon Powershot G2, con un máximo foco de apertura de lente de 35 mm para aproximadamente 53°. La cámara fue sostenida horizontalmente con ayuda de un trípode, que tenía 2 niveles de burbuja para controlar la pendiente del suelo (Bunnell & Vales 1990, Jennings et al. 1999). El porcentaje de luz fue estimado con análisis fotográficos usando el software para Windows Scion Image 4,02.

Análisis de datos

El efecto de la fragmentación sobre la producción y la depredación pre-dispersión se evaluó con un Análisis de Varianza (ANDEVA) de medidas repetidas, con los años como medida repetida de dos vías de medidas repetidas, con el tiempo (meses) como medida repetida, y el hábitat (BC y FR) y año como factores fijos. Los porcentajes de depredación fueron transformados con arcoseno (Sokal & Rohlf 1995). Para comparar la producción y la depredación entre meses y entre años se realizaron pruebas *a posteriori* de Tukey.

El porcentaje de germinación se evaluó como la cantidad de semillas germinadas, depredadas o no depredadas, sobre el total de semillas puestas a germinar x 100. La germinación entre hábitats se comparó mediante una prueba de proporciones (prueba Z). También se comparó la germinación de semillas sanas y atacadas mediante Modelos Lineales Generalizados (GLIM), asignando 0 a la semilla que no germinó y 1 a la que si germinó.

Adicionalmente, se hicieron regresiones entre la producción y la depredación pre-dispersión de semillas con (1) la altura, (2) el DAP y (3) la distancia al CCF de cada árbol experimental, y entre la germinación de semillas, sanas y atacadas, con (1) la humedad del suelo y (2) la apertura de dosel.

RESULTADOS

Producción. En ambos tipos de bosque (BC y FR) y en ambos años, la producción de semillas de *N. glauca* se inició en diciembre y finalizó en abril (Fig. 1). La producción acumulada durante el 2006 fue 5,5 veces mayor a la del 2005 (5154 vs. 924 semillas), siendo el 2006 16,5 veces superior para el BC y 2,6 para los FR (Fig. 2). La producción de semillas fue mayor en el BC que en los FR, pero esta diferencia fue significativa solamente en febrero del 2006, cuando se produjeron tres veces más semillas en el BC que en los FR (Fig. 1; Tabla 1). Esto último se refleja en una producción acumulada de semillas durante el 2006 significativamente mayor en el BC que en los FR (Fig. 2; Tabla 1). Opuesto a lo ocurrido en el 2006, en el 2005 la producción acumulada de semillas fue levemente superior en los FR que en el BC ($35,6 \pm 18,2$ vs. $10,6 \pm 2,2$, respectivamente), pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (Fig. 2; Tabla 1). No se encontró ninguna relación estadísticamente significativa entre la producción de semillas y la altura del árbol ($Y=14,9 + (-0,04)X$; $r^2= 0,03$, $P= 0,87$), el DAP ($Y=12,64 + 0,91 X$; $r^2= 0,03$, $P= 0,79$) o la distancia al CCF ($Y=10,6 + 1,23X$; $r^2= 0,20$, $P= 0,24$).

Depredación. Las semillas fueron depredadas a lo largo de toda la época de producción (diciembre-abril), siendo mayor al comienzo de la temporada en ambos años (Fig. 3; Tabla 2). El acumulado de semillas depredadas/árbol, independientemente del tipo de hábitat, fue significativamente mayor el año 2005 que el 2006, 65% de 924 semillas y 51% de 5154, respectivamente (Tabla 2). En general, no hubo un efecto significativo de la fragmentación sobre el porcentaje de semillas depredadas (Fig. 4; Tabla 2). Durante el primer año, en promedio un 67% de las semillas/árbol fueron atacadas en el BC (en total, 179 de 212

semillas), y un 63% en los FR (576 de 712). En tanto, en el segundo año en promedio un 55% de las semillas/árbol fueron atacadas en el BC (en total, 1570 de 3296 semillas) y un 45% en los FR (1151 de 1858 semillas). No hubo una relación significativa entre la depredación de semillas y la altura del árbol ($Y = 10,2 + 0,02 X$; $r^2 = 0,02$; $P = 0,92$), el DAP ($Y = 8,45 + 1,3X$; $r^2 = 0,07$; $P = 0,63$), o la distancia al CCF ($Y = (-8,08) + 0,62X$; $r^2 = 0,12$; $P = 0,45$).

Germinación. El porcentaje total de semillas de *N. glauca* que germinaron fue bajo (2,17%; 20 de 924 semillas). Un porcentaje similar de semillas germinó en el BC y en los FR (1,41% y 2,38%, respectivamente; prueba de proporciones, $Z = 0,60$; $P = 0,54$). Sin embargo, tan sólo 3 semillas, ubicadas bajo 2 árboles, germinaron en el BC y 17 semillas, bajo 12 árboles, lo hicieron en los FR. La germinación de semillas sanas fue significativamente mayor que las depredadas ($10,39\% \pm 3,6$ vs. $1,3\% \pm 1,24$; $\chi^2 = 19,44$, $P < 0,001$), y las depredadas solamente germinaron en los FR (3 semillas). Por otro lado, la apertura del dosel fue significativamente mayor en los FR que en el BC ($28,5\% \pm 2,9$ vs. $14,7\% \pm 2,4$; $F_{(1,38)} = 13,08$, $p < 0,01$), sin embargo, no estuvo relacionada con la germinación semillas sanas ($Y = (-1,05) + 0,04X$; $r^2 = 0,32$; $P = 0,68$) o depredadas ($Y = 0,1046 - 7,70X$; $r^2 = 0,01$; $P = 0,92$). La humedad del suelo fue mayor en el BC que en los FR ($27,09\% \pm 1,02$; $20,6\% \pm 1,15$; $F_{(1,38)} = 17,47$, $p < 0,01$), pero no estuvo relacionada con la germinación de semillas sanas ($Y = 0,62 + (-0,007)X$; $r^2 = 0,06$; $P = 0,68$) ni depredadas ($Y = (-0,04) + 0,005X$; $r^2 = 0,11$; $P = 0,49$).

DISCUSIÓN

Diversas especies del bosque Maulino son afectadas por la fragmentación, al modificarse algunas etapas del ciclo de vida que involucran a las semillas (Donoso et al. 2004, Guerrero 2004, Valdivia et al. 2004). Por ejemplo, la producción y el tamaño de las semillas de la enredadera *Lapageria rosea*, y su capacidad germinativa, disminuye en los fragmentos de bosque en relación al bosque continuo, mientras que la depredación post-dispersión de semillas de *N. glauca* aumenta (Donoso et al. 2004; Henríquez 2004, Valdivia et al. 2004). En el presente estudio, la producción de semillas de *N. glauca* fue similar o menor en los fragmentos que en el bosque continuo, en tanto, la depredación pre-dispersión y la germinación no varió con la fragmentación.

Producción. La producción de semillas de *N. glauca* varió fuertemente entre años, siendo significativamente mayor el 2006 que el 2005. Esta variabilidad fue mayor en el bosque continuo donde se produjo 16 veces más semillas que en el 2005, en cambio en los fragmentos este aumento fue sólo 2,6 veces mayor que en el 2005. Esto concuerda con datos previos de producción de semillas tomados, utilizando una metodología diferente a este estudio, entre el 2002 y el 2005 en el bosque Maulino (JA Simonetti, et al. datos no publicados). En ese seguimiento también hubo una variabilidad interanual en la producción de semillas de *N. glauca*, con una mayor producción de semillas año por medio, siendo esta variabilidad interanual más marcada en el bosque continuo.

La producción de semillas de *N. glauca* se redujo en los fragmentos pero sólo durante el 2006, año en que tanto en fragmentos como en bosque continuo la producción de semillas fue mayor. En el 2005, hubo una tendencia a una mayor producción de semillas en los fragmentos, pero esto se debió a que un solo árbol produjo una gran cantidad de semillas (52% del total producidas en los fragmentos).

La reducción de la producción de semillas en ambientes fragmentados es usualmente asociada a cambios en la polinización (Aizen & Feinsinger 1994; Joules & Rathcke 1999; Morgan 1999; Cunningham 2000; Fuchs et al. 2003; Brys et al. 2004). Así ocurre en *L. rosea*, especie en la que tanto la tasa de visita de los polinizadores como la producción de semillas se redujo en los fragmentos del bosque Maulino (Valdivia et al. 2004). Esta interacción se ve modificada por la fragmentación en plantas polinizadas por animales (Murcia 1996; Aizen & Feinsinger 2003). Sin embargo, dado que *N. glauca* es una especie anemófila (Donoso 1975), es probable que otros factores distintos a la polinización hayan afectado la producción de semillas del 2006. Las regresiones entre el número de semillas producidas y el DAP, la altura del árbol y la distancia a su conespecífico más cercano indican que ninguna de estas variables estaría explicando la variación en la producción de semillas por parte de *N. glauca* ni en el bosque continuo ni en los fragmentos.

Depredación. Un alto porcentaje de las semillas producidas por *N. glauca* en el bosque Maulino (57% de 6078) fue depredada previo a la dispersión, lo que indica que esta interacción planta-animal es relevante para esta especie. Una mayor proporción de semillas de *N. glauca* fue depredada a principios de la temporada, en verano, época en que también

ocurrió una alta producción de semillas. Colectas de insectos adultos asociados al follaje de *N. glauca* realizada en paralelo a este estudio, además del seguimiento en el laboratorio de larvas encontradas en semillas atacadas, de las cuales emergieron adultos, confirmaron al microlepidóptero *Perzelia* sp. como un depredador de semillas de *N. glauca* en etapa de pre-dispersión (Morales 1993; Rojas 1996). Se ha descrito que los adultos de este microlepidóptero vuelan en primavera y que el estado larval dura aproximadamente dos meses (Morales 1993; Rojas 1996). Considerando que la mayor parte de las semillas de *N. glauca* caen cuando las larvas ya han emergido (A. Burgos Obs. Pers.) (Rojas 1996), es posible inferir que el momento en que éstas semillas fueron parasitadas correspondería a la primavera anterior, cuando *N. glauca* estaba en floración.

La fragmentación del bosque Maulino, contrario a lo que ocurre en los bosques tropicales y subtropicales, no afectó la depredación pre-dispersión de semillas de *N. glauca*, ni total, ni por árbol, en ninguno de los dos años de estudio, siendo el porcentaje de semillas atacadas similar en ambos hábitat (Cascante et al. 2002; Chacoff et al. 2004). La fragmentación, debido a los cambios de las condiciones ambientales en los fragmentos remanentes, usualmente modifica la abundancia de las poblaciones de insectos depredadores y con ello, la intensidad de la depredación pre-dispersión (Didham et al. 1996). Sin embargo, esto no habría ocurrido en el bosque Maulino, dado el similar porcentaje de depredación pre-dispersión de *N. glauca* en los fragmentos de bosque y en el bosque continuo. De hecho, otros insectos herbívoros de este bosque no cambian su abundancia ni su riqueza de especies con la fragmentación (Jaña-Prado & Grez 2004).

Al igual que ocurrió con la producción, no hubo relación entre dimensiones de las plantas (DAP, altura) con la depredación pre-dispersión de semillas en ninguno de los dos hábitat. Además, a diferencia de otras especies, no hubo relación entre la intensidad de depredación pre-dispersión con la distancia ente conespecíficos reproductivos cercanos (Sork et al. 2002).

Aún cuando un porcentaje similar de semillas fue depredada en el bosque continuo y en los fragmentos, dada la mayor producción de semillas durante el 2006 en el bosque continuo, un mayor número de semillas sanas en este hábitat quedaría disponible para la siguiente etapa del ciclo de vida, en comparación con lo que ocurre en los fragmentos.

Germinación. La germinación de semillas de *N. glauca* fue baja, germinando sólo 20 semillas de las 924 producidas en el año en que se evaluó este proceso. Esto coincide con lo observado por Guerrero (2004) quien, a pesar de haber trabajado con semillas de vivero, con una viabilidad del 95%, obtuvo en el bosque Maulino un porcentaje de germinación de alrededor del 10%. De las 20 semillas que germinaron, la mayoría (17) eran sanas y sólo 3 estaban atacadas en pre-dispersión y ellas germinaron sólo en los fragmentos. Esto indica por una parte que la depredación pre-dispersión es importante en modular la germinación pero, al mismo tiempo, que algunas de las semillas atacadas, aunque un porcentaje bajo, pueden sobrevivir si su embrión no es consumido, pudiendo aportar en alguna medida al reclutamiento de nuevos individuos (Vallejo-Marín et al. 2006).

Este es el primer estudio en evaluar la germinación de semillas sanas y atacadas en ambientes fragmentados. Los porcentajes de germinación del total de semillas, sanas y atacadas, fueron similares en el bosque continuo y fragmentos, ocurriendo la germinación de las semillas atacadas sólo en los fragmentos. Aunque la germinación puede disminuir con la fragmentación (Menges 1991, Bruna 1999), porcentajes similares de germinación en fragmentos de bosque y en bosque continuo también han sido descritos en zonas templadas y tropicales (Morgan 1999; Kolb 2005). Previo a este estudio, en el bosque Maulino, Guerrero (2004) obtuvo una mayor germinación de semillas de *N. glauca* en los fragmentos de bosque que en el bosque continuo. Sin embargo, sus resultados provienen de semillas ajenas a éste lugar, y con viabilidad cercana al 95%. Nosotros, en tanto, usamos semillas producidas en éste bosque las que fueron puestas a germinar según su origen (i.e., bosque continuo o fragmentos), cuyas condiciones, se sabe, afectan la capacidad germinativa de semillas en éste bosque (Henríquez 2004).

Nothofagus glauca es una especie sombra intolerante, y por ello se habría esperado una mayor germinación en los fragmentos de bosque, donde las condiciones ambientales de mayor luminosidad y menor humedad le favorecerían, como observara Guerrero (2004). En nuestro estudio, sin embargo, no encontramos una relación entre luminosidad (i.e., apertura de dosel) ni porcentaje de humedad del suelo con la germinación, ni en fragmentos ni en bosque continuo. El bajo porcentaje de germinación de semillas de *N. glauca* tanto en los fragmentos como en el bosque continuo podría explicar, en parte, el que no hayamos detectado relación entre las variables abióticas, humedad y apertura de dosel, con la germinación (Guerrero 2004; Henríquez 2004).

Un diagrama de destino nos permitió estimar la probabilidad de establecimiento de *N. glauca* a través del análisis integrado los diferentes procesos e interacciones que afectan a las semillas en estas etapas: producción, depredación pre y post-dispersión y germinación, en los fragmentos y el bosque continuo. Los datos de producción y las probabilidades de depredación pre-dispersión para los años 2005 y 2006 fueron obtenidos en este estudio al igual que los de la germinación de *N. glauca*, la que se estimó sólo durante el año 2005. En tanto, las probabilidades de depredación post-dispersión de semillas sanas y atacadas se tomaron de estudios previos (Donoso et al. 2004; R. Vargas et al. datos no publicados).

Considerando todos estos procesos e interacciones que afectan a las semillas de *N. glauca*, la probabilidad de que una semilla se establezca es similar en el bosque continuo y en los fragmentos, a pesar de algunas diferencias en dichos procesos e interacciones entre hábitats, por ejemplo, la probabilidad de depredación post-dispersión, que es mayor en los fragmentos (Fig. 5). La depredación pre-dispersión y la germinación no serían relevantes en la probabilidad de establecimiento, al ser similares en ambos hábitats. Sin embargo, el número de semillas que finalmente germina y se establece es mayor en el bosque continuo que en los fragmentos, particularmente para el año 2006. Este resultado dependería de la mayor cantidad de semillas producidas en el bosque continuo y de la menor depredación post-dispersión allí (Fig. 5). Por lo anterior, en el bosque continuo existiría una mayor probabilidad de reemplazo de un árbol adulto por otro, en comparación con los fragmentos, lo que ocurriría al menos bi-anualmente, dada la fluctuación en la producción de semillas descrita anteriormente. Esto apoyaría lo sugerido por Bustamante et al. (2005) y por Castillo (2005), quienes predicen la reducción drástica de esta especie en los fragmentos. Por lo anterior, la fragmentación del

bosque Maulino afectaría negativamente a las poblaciones de *N. glauca* a través de afectar las etapas iniciales de su ciclo de vida, particularmente la producción de semillas y algunas interacciones como la depredación post-dispersión. Para hacer una proyección más informada sobre el futuro de *N. glauca*, especie vulnerable del bosque Maulino, será necesario integrar también los procesos que ocurren en etapas posteriores del ciclo de vida de esta planta, lo que contribuiría con los esfuerzos y estrategias de conservación en bosques templados (Ehrlich 1996).

BIBLIOGRAFIA

- Ågren, J., 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77, 1779-1790.
- Aizen, M.A., Feinsinger, P., 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecol. Appl.* 4, 378-392.
- Aizen, M.A., Feinsinger, P., 2003. Bees not to be? Responses of insect pollinator faunas and flower pollination to habitat fragmentation. In: Bradshaw G.A., Marquet, P.A. (Eds.), *How landscapes change: human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. pp. 111-129.
- Baguette, M., Mennechez, G., Petit, S., Schtickzelle, N., 2003. Effect of habitat fragmentation on dispersal in the butterfly *Proclossiana eunomia*. *Comptes Rendus Biologies* 2-10.
- Bruna E.M., 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402:140.
- Brys, R., Jacquemyn, H., Endels, P., Rossum, V.F., Hermy, M., Triest, L., Bruyn, L., Blust, G.E., 2004. Reduced reproductive success in small populations of the self-incompatible *Primula vulgaris*. *J. Ecol.* 92, 5-14.

- Bunnell, F.L., Vales, D.J., 1990. Comparison of methods for estimating forest overstory cover: differences among techniques. *Can. J. For. Res.* 20, 101-107.
- Bustamante, R.O., Castor, C., 1998. The decline of an endangered temperate ecosystem: the ruiil (*Nothofagus alessandrii*) forest in central Chile. *Biodiv. Conserv.* 7, 1607-1626.
- Bustamante, R.O., Grez, A.A., Simonetti, J.A., San Martín, J., 2005. La fragmentación del bosque Maulino y dinámica regeneracional: diagnóstico actual y perspectivas futuras. In: Smith-Ramírez, C., Armesto, J.J., Valdovinos, C. (Eds.), "Biodiversidad y Ecología de los bosques de la cordillera de la Costa de Chile". Editorial Universitaria, Santiago, Chile. pp. 555-564.
- Cascante, A., Quesada, M., Lobo, J., Fuchs, E.A., 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea Saman*. *Conserv. Biol.* 16, 137-147.
- Castillo, J., 2005. Tasa de reclutamiento y mortalidad de especies arbóreas en el Bosque Maulino costero: efecto del intervalo censal, la fragmentación del bosque y la especie. Tesis. Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile, Santiago de Chile, Chile. pp.34.
- Chacoff, N.P., Morales, J.M., Vaquera, M.P., 2004. Efectos de la fragmentación sobre la aborción y depredación de semillas en el Chaco Serrano. *Biotropica* 34, 107-117.

- Cruz, C., 1981. Ciclo Biológico del microlepidóptero perforador de semilla de raulí (*Nothofagus alpine*) (Poepp. et Endl) Orest). Tesis Ingeniería Forestal, Universidad de Valdivia, Chile. pp. 77.
- Cunningham, S.A., 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. *Conserv. Biol.* 14,758-768.
- Dalling, J., Harms, K., Aizprúa, R., 1997. Seed damage tolerance and seedling resprouting ability of *Prioria copaifera* in Panamá. *J. Trop. Ecol.* 13, 481-490.
- Di Castri, F., Hajek., E., 1976. Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica. Universidad de Chile, Santiago, Chile. pp. 128.
- Didham, R., Ghazoul, J., Stork, N., Davis, A., 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *TREE* 11, 255- 206.
- Donaldson, J., Nänni, I., Zachariades, C., Kemper, J., 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conserv. Biol.* 16, 1267-1276.
- Donoso, C., 1975. Aspectos de la fenología y germinación de las especies de *Nothofagus* de la zona mesomórfica. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile. Boletín Técnico N° 34. pp 35.

- Donoso, C., Ramírez, G.C., 1994. Arbustos nativos de Chile: guía de reconocimiento. Naturaleza de Chile, Valdivia. Ediciones Marisa Cuneo, 2nd ed. pp. 119.
- Donoso, C., 1997. Ecología forestal, el bosque y su medio ambiente. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. pp. 372.
- Donoso, D., Grez, A.A., Simonetti, J.A., 2004. Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biol. Conserv.* 115, 63–70.
- Echeverría, C., Coomes, D., Salas, J., Rey-Benayas, J.M., Lara, A., Newton, A., 2006. Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests. *Conserv. Biol.* 130: 481-494.
- Ehrlich, P.R., 1996. Conservation in temperate forest: what do we need to know and do? *For. Ecol. Manage.* 85, 9-19.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487-515.
- Fuchs, E.J., Lobo, J.A., Quesada, M., 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conserv. Biol.* 17,149–157.

- Ghazoul, J., McLeish, M., 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology* 153, 335–345.
- Golden, D.M., Crist, T.O., 1999. Experimental effects of habitat fragmentation on old-field canopy insects: community, guild and species responses. *Oecologia* 118, 371-380.
- Grez, A.A., Bustamante, R.O., Simonetti, J.A., Fahrig, L., 1997. Landscape ecology, deforestation and forest fragmentation: the case of the ruil forest. In: Chávez, E., Middleton, J., (Eds.), *Landscape ecology as a tool for sustainable development in Latinamerica*. www.brocku.ca/epi/lebk/grez.html.
- Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52, 107-145.
- Guariguata, M.R., Pinar, M.A. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: Implications for natural forest management. *For. Ecol. Manage.* 112, 87-99.
- Guerrero, P., 2004. Regeneration processes in a fragmented temperate forest: comparing tree species with different regeneration niches. Tesis de Magister. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Chile. pp. 44.

- Harms, K.E., Wright, J.S., Calderón, O., Hernández, A., Allen, E.A., 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404, 493-495.
- Harper, J.L., 1977. Population biology of plants. Academic Press, London. pp. 892.
- Henríquez, C.A., 2004. Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la calidad de las semillas de *Lapageria rosea*. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 77, 177-184.
- IUCN, 2006. The 2006 IUCN Red List of Threatened Species (). <http://www.iucnredlist.org>
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Am. Nat.* 104, 501-528.
- Jaña-Prado, R.C., Grez, A.A., 2004. Insectos herbívoros en el Bosque Maulino: Un ecosistema fragmentado. *Rev. Chil. Entomol.* 30, 27-43.
- Jennings, S.B., Brown, N.D., Sheil, D., 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 72, 59-73.
- Julies, E.S., Rarhcke, B.J., 1999. Mechanisms of reduced Trillium recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conserv. Biol.* 13, 784-793.

- Kohyama, T., Suzuki, E., Partomihardjo, T., Yamada, T., Kubo, T., 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *J. Ecol.* 91, 797-806.
- Kolb, A., 2005. Reduced reproductive success and offspring survival in fragmented populations of the forest herb *Phyteuma spicatum*. *J. Ecol.* 93, 1226–1237.
- Le-Quesne, C., Sandoval, L., 2001. Extensión del límite sur para *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser. *Gayana Botánica* 58, 139-142.
- Menges, E.S., 1991.. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conserv. Biol.* 5, 158-164.
- Morales, P., 1993. Detección e identificación del insecto perforador de semillas Hualo (*Nothofagus glauca* (Phill.) Krasser). Taller de Habilitación Profesional, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Universidad Católica del Maule, Talca, Chile. pp. 31.
- Morgan, J.W., 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. *Conserv. Biol.* 13, 266-273.
- Murcia, C., 1995. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: Schelhas, J., Greenberg, R., (Eds.), *Forest patches in tropical landscapes*. London, Island Press.

Powell, A., Powell, G., 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19, 176-179.

Rodríguez, R., Mathei, O., Quezada, M., 1983. Flora arbórea de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción, Concepción, Chile. pp. 408.

Rojas, H., 1996. Ciclo Biológico de *Perzelia* sp. en Hualo (*Nothofagus glauca* (Phil) Krasser). Taller de Habilitación Profesional, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Católica del Maule, Talca, Chile. pp. 31.

San Martín, J., Donoso, C., 1996. Estructura florística e impacto antrópico en el bosque Maulino de Chile. In: Armesto, J., Villagrán, C., Arroyo, M. (Eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria., Santiago, Chile. pp. 153-168.

Santos, T., Tellería, J.L., 1997. Vertebrate predation on Holm Oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *For. Ecol. Manage.* 98, 181-187.

Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5, 19-32.

Schelin, M., Tigabu, M., Eriksson, I., Sawadogo, L., Odén, P.C., 2004. Predispersal seed predation in *Acacia macrostachya*, its impact on seed viability, and germination responses to scarification and dry heat treatments. *New Forest* 27, 251-267.

- Sokal, R., Rohlf, F., 1995. Biometry. Freeman and Company, New York, USA. pp .887.
- Soons, M.B., Nathan, R., Katul, G.G., 2004. Human effects on long-distance wind dispersal and colonization by grassland plants. *Ecology* 85, 3069-3079.
- Sork, V.L., Davis, F.W., Smouse, P.E., Apsit, V.J., Dyer, R.J., Fernández, J.F., Huhn, B., 2002. Pollen movement in declining populations of California Valley oak, *Quercus lobata*: where have all the fathers gone? *Molecular Ecology*. 11, 1657–1668.
- Tomimatsu, H., Ohara, M., 2002. Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camschatcense*. *Conserv. Biol.* 16, 1277-1285.
- Valdivia, C.E., Simonetti, J.A., Henríquez, C.A., 2004. Depressed pollination of *Lapageria rosea* Ruiz et Pav. (Philesiaceae) in the fragmented temperate rainforest of southern South America. *Biodiv. Conserv.* 15, 1845-1856.
- Vallejo-Marín, M., Domínguez, C.A., Dirzo, R., 2006. Simulated seed predation reveals a variety of germination responses of neotropical rain forest species. *Am. J. Bot.* 93, 369-376.
- Vergeer, P., Sonderen, E., Ouborg, N.J., 2004. Introduction strategies put to the test: local adaptations versus heterosis. *Conserv. Biol.* 18, 812-821.

Wenny, D.G., 2000. Seed dispersal predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecol. Monogr.* 70, 331-351.

Zabe, J., Tschardtke, T., 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially?. *Oecologia* 116, 419-425.

Zhang, J., Drummond, F., Liebman, M., 1997. Biology of *Harpalus rufipes* DeGeer (Coleoptera: Carabidae) in Maine and dynamics of seed predation. *Entomology. Trends in Agricultural Science* 2, 67-71.

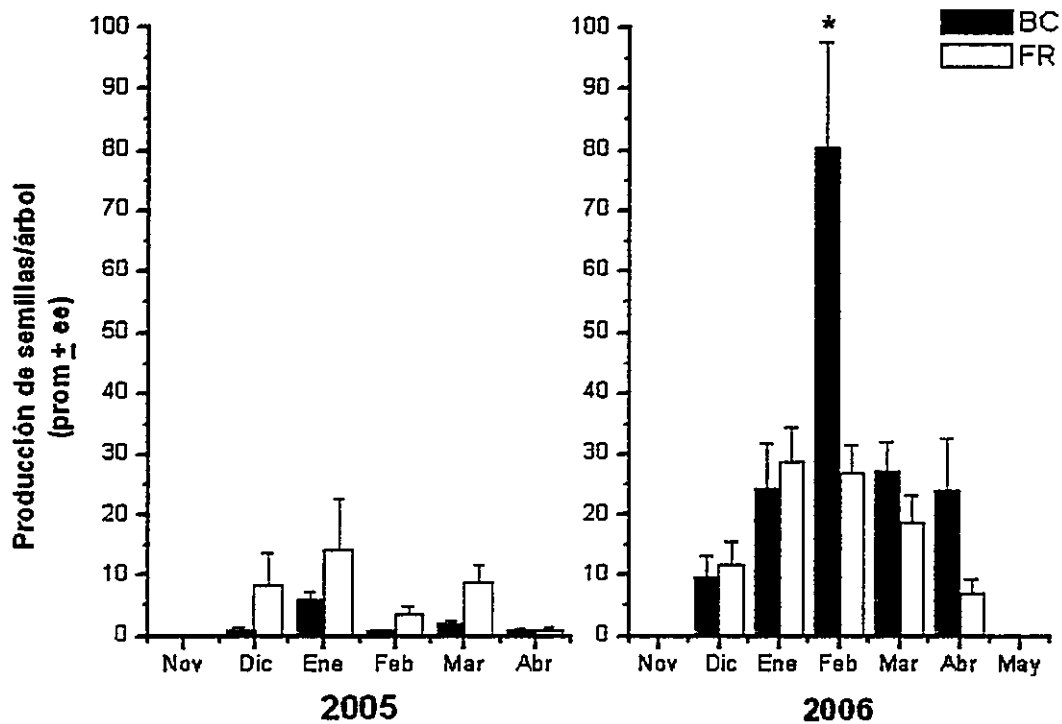


Fig. 1. Producción mensual de semillas/árbol de *N. glauca* durante el 2005 y 2006 en bosque continuo (BC) y fragmentos (FR) (promedio \pm ee). El asterisco indica diferencias significativas en la producción de semillas en el BC y FR (Tukey $<0,05$).

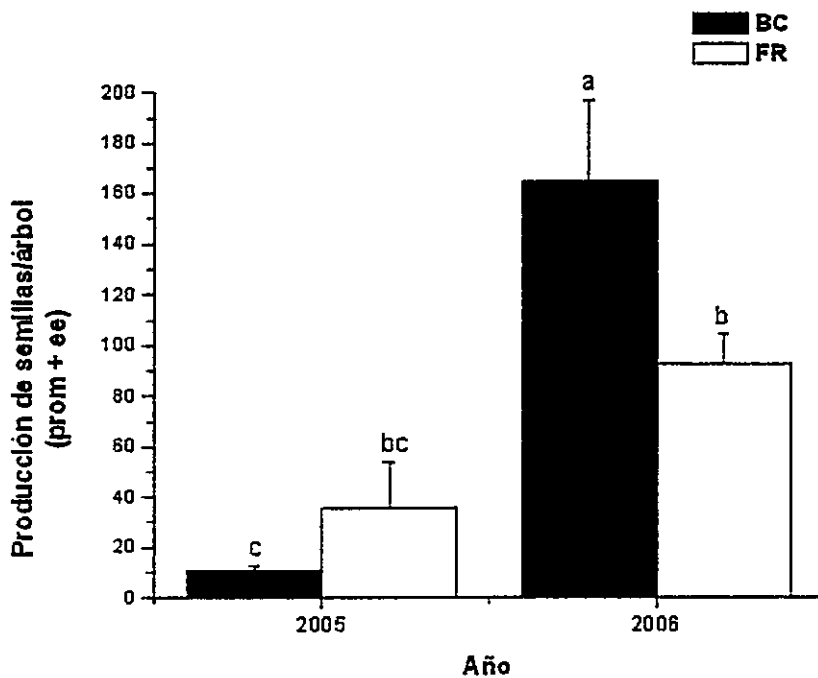


Fig. 2. Producción acumulada de semillas/árbol de *N. glauca* durante el 2005 y el 2006 en bosque continuo (BC) y fragmentos (FR) (promedio \pm ee). Las letras sobre las barras indican diferencias significativas (Tukey $<0,05$).

Tabla 1. Resultados de ANDEVA de medidas repetidas para el efecto de la fragmentación (hábitat), año y mes sobre la producción de semillas de *N. glauca*.

Fuente de variación	gl	CM	F	p
Hábitat	1	2199,61	1,46	0,230
Año	1	44732,25	29,69	<0,001
Hábitat x Año	1	9389,61	6,23	0,014
Error	76	1506,29		
Mes	4	5367,23	11,17	<0,001
Mes x Hábitat	4	3183,82	6,62	<0,001
Mes x Año	4	5879,52	12,23	<0,001
Mes x Hábitat x Año	4	2148,07	4,47	0,001
Error	304	480,44		

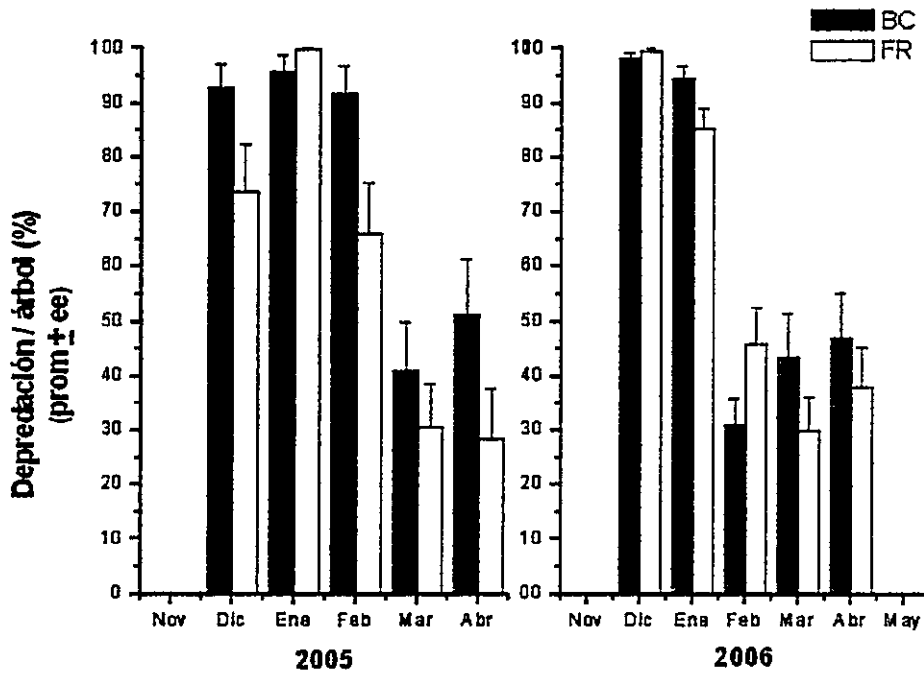


Fig.3. Depredación mensual de semillas (%) de *N. glauca* durante el 2005 y el 2006 en el bosque continuo (BC) y en fragmentos (FR) , (promedio \pm ee).

Tabla 2. Resultados de ANOVA de medidas repetidas para el efecto de la fragmentación sobre la depredación de semillas de *N. glauca*.

Fuente de variación	gl	CM	F	p
Hábitat	1	48,9	0,02	0,877
Año	1	21010,7	10,25	0,002
Hábitat x Año	1	44,8	0,02	0,882
Error	76	2049,2		
Mes	4	24715,0	29,26	<0,001
Mes x Hábitat	4	2060,5	2,43	0,047
Mes x Año	4	2486,3	2,94	0,020
Mes * Hábitat * Año	4	745,9	0,88	0,474
Error	304	844,5		

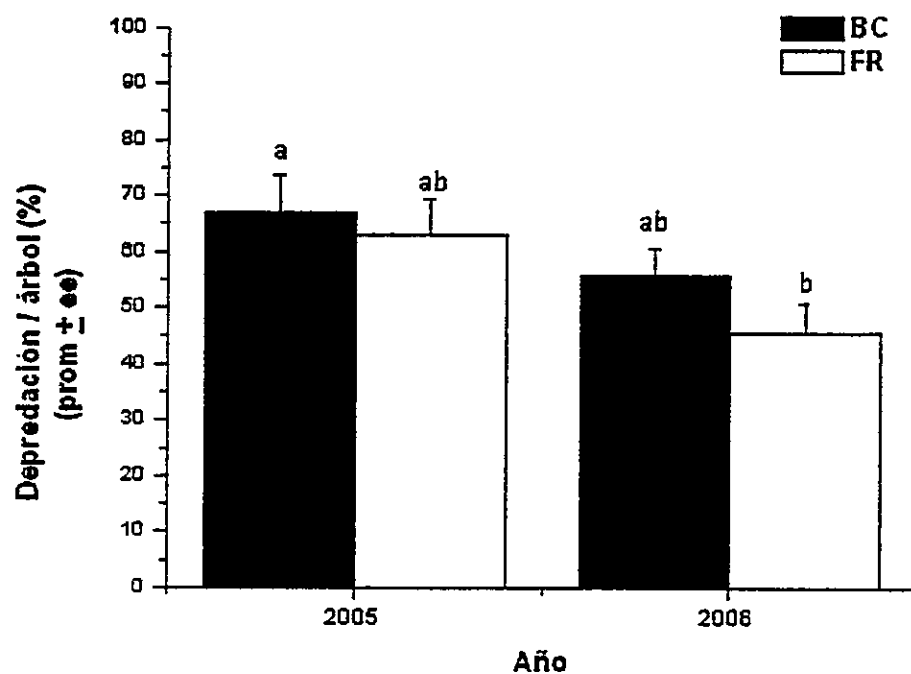
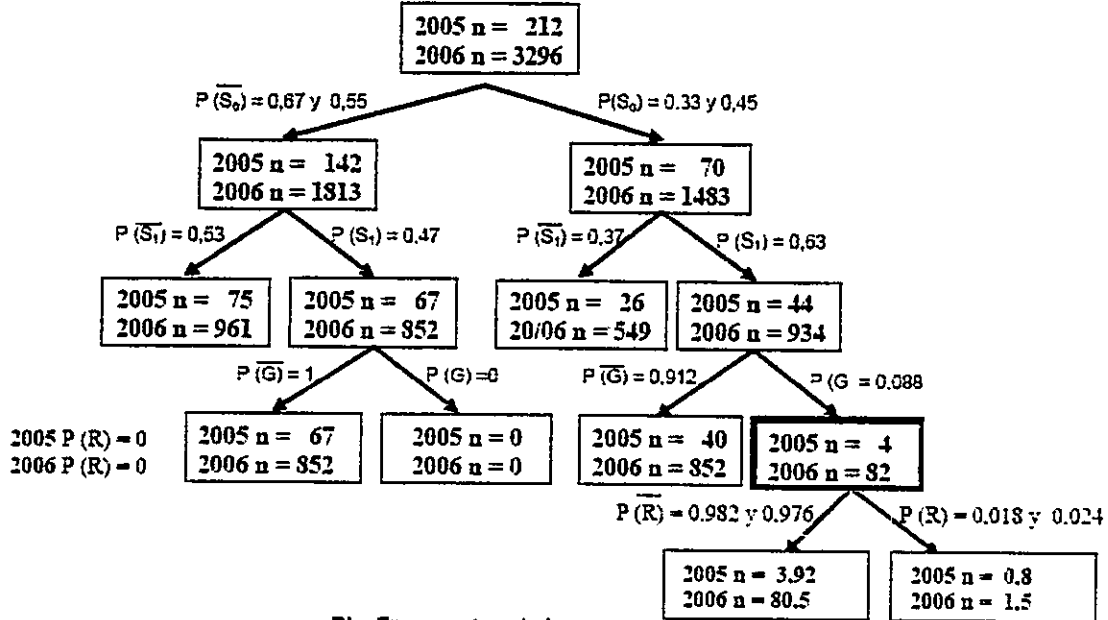


Fig. 4. Depredación de semillas/árbol acumulado de *N. glauca* durante el 2005 y 2006 en bosque continuo y en fragmentos (prom \pm ee).

A) Bosque Continuo

Producción de semillas



B) Fragmentos de bosque

Producción de semillas

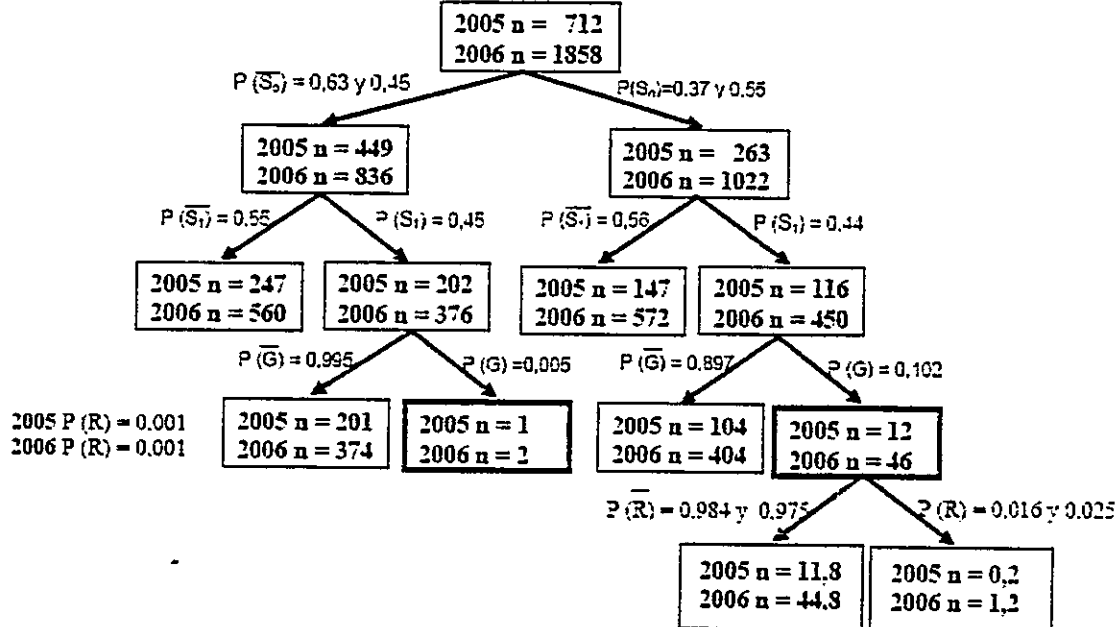


Fig. 5. Diagramas de destino de las semillas de *N. glauca* en A) bosque continuo y B) fragmentos del bosque continuo, seguido durante dos años (2005 y 2006). Las probabilidades (P) fueron obtenidas a partir de éste y otros estudios concernientes a esta especie (ver métodos). El número inicial corresponde a la producción de semillas obtenida en cada año y en cada hábitat. $P(S_0)$ = probabilidad de una semilla de sobrevivir a la depredación pre-dispersión (2005 y 2006 respectivamente), $P(S_1)$ = la probabilidad de una semilla sobrevivir a la depredación post-dispersión, $P(G)$ = la probabilidad de una semilla de geminar y, $P(R) = (S_0, S_1, G)$, o probabilidad que una semilla clute.