

UChA-FC
DOC.-B
H557
C.1

EFFECTO DE LOS ARBOLES PERCHA SOBRE LOS PATRONES DE LLUVIA
DE SEMILLAS Y EL ESTABLECIMIENTO DE PLANTULAS:
CONSECUENCIAS PARA LA SUCESION SECUNDARIA DEL BOSQUE DE
CHILOE

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Doctor en Ciencias con mención en Biología

Facultad de Ciencias

por

Juan Fernando Hernández Escobar

Septiembre 1995

Director de Tesis: Dr. Juan Armesto Z.

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE DOCTORADO

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

JUAN FERNANDO HERNANDEZ ESCOBAR

ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito de Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día 6 de Septiembre de 1995.

Director de Tesis:
Dr. Juan J. Armesto

Juan J. Armesto

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Javier Simonetti

Dra. Mary Kalin Arroyo

Dr. Italo Serey

Dr. Rodrigo Medel

Dr. Ramiro Bustamante

Mary Kalin Arroyo
J. Serey
R. Medel
R. Bustamante

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas e instituciones que, de una u otra manera han permitido que yo persevere y concluya este trabajo. En primer lugar, agradezco el apoyo de la Red Latinoamericana de Botánica, que me facilitó la beca y todo lo necesario para estudiar en Chile, y que siempre me brindó amistad, simpatía, y toda colaboración. Quiero agradecer a mi tutor, Dr. Juan Armesto, por su paciencia y su estímulo en todas las etapas de esta tesis. Este trabajo no podría haberse realizado sin la colaboración, cariño y hospitalidad de la gente de Chiloé. A los Aguila, de Piruquina y a los Paidanca, de Huelden, para quienes fui un hijo más y me brindaron todo su cariño, va mi reconocimiento. A todos mis amigos en Chile, les agradezco su colaboración. De manera especial quiero agradecer a los amigos que me acompañaron en terreno: Carlos Sabag, Marcia Tambutti, Sergio Castro, Javier Figueroa y Luis Pacheco. Para todos ellos, mi abrazo más estrecho. El tiempo que invertí en mis estudios, se lo quité a mi familia, a mis amigos, a mi sociedad. Todos ellos me apoyaron y comprendieron. A mi madre, a mis tías, a mi primo, a todos mis hermanos y parientes, y a mi Tierra, Guatemala, dedico este esfuerzo. Agradezco también la ayuda de CONAF Chiloé, en especial a Hernán y Orieta, un millón de gracias. Si omití a alguien, le ruego me perdone. Todos los chilenos son mis amigos. A Chile, a su cielo, a sus islas, montañas, bosques, flora y fauna, los llevaré siempre en mi corazón.

Esta tesis fue financiada por el proyecto 90-D4 de la Red Latinoamericana de Botánica, entregado a J.F. Hernández, y parcialmente por el proyecto FONDECYT 90-1135, a Juan Armesto.

INDICE

Lista de Tablas.....	v
Lista de Figuras.....	vi
Resumen.....	viii
Abstract.....	xi
Introducción.....	1
Heterogeneidad ambiental en la sucesión.....	3
Efecto de árboles aislados sobre la lluvia de semillas.....	5
Efecto de la heterogeneidad ambiental en la germinación de semillas y sobrevivencia de las plántulas.....	7
Sucesión secundaria en el bosque Valdiviano.....	11
Supuestos y predicciones.....	13
Objetivos.....	22
Area de Estudio.....	24
Materiales y métodos	
Caracterización de comunidades sucesionales con distinto grado de desarrollo.....	28
Efecto percha.....	29
Factores que modifican el efecto percha.....	31
Efecto de la granivoría.....	34
Banco de semillas.....	35
Efecto del árbol percha sobre plántulas y brinzales.....	37
Análisis estadísticos.....	37
Resultados	
Caracterización de la cobertura leñosa en áreas sucesionales.....	39
Lluvia de Semillas	
Efecto percha.....	41
Efecto de la forma de vida y presencia de frutos...	46

Efecto de la especie de planta percha.....	48
Factores que modifican la abundancia de semillas	
Sobrevivencia a la granivoría.....	55
Germinación del banco de semillas.....	55
Establecimiento de plántulas y brinzales	
bajo árboles percha	
Plántulas.....	58
Brinzales.....	61
 Discusión	
1. Efecto percha en bosques de Chiloé.....	67
2. Factores que modulan el efecto percha.....	68
3. Factores que modifican la abundancia de	
semillas bajo una percha.....	76
4. Consecuencias del efecto percha para la	
sucesión.....	80
5. Comparación con otras sucesiones.....	93
6. Importancia de las interacciones de	
facilitación que producen las perchas.....	97
 Conclusiones.....	99
Anexo 1: Lluvia de semillas bajo árboles percha	
y en sitios abiertos en sitios sucesionales...102	
Anexo 2: Número y especies de plántulas bajo los	
árboles percha.....	103
Anexo 3: Número y especies de brinzales bajo los	
árboles percha.....	104
Anexo 4: Especies de aves dispersantes de	
semillas y tasas de visita.....	105
Anexo 5: Contribución de semillas conespecíficas	
y heteroespecíficas.....	108
 Bibliografía.....	110

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Características de las especies estudiadas.....	33
Tabla 2.	Porcentaje de cobertura de plantas leñosas con fruto carnoso, en dos sitios sucesionales secundarios de distinta edad en la Isla de Chiloé.....	40
Tabla 3.	Variación en la sobrevivencia de semillas expuestas a la granivoría bajo árboles percha y en sitios abiertos.....	56
Tabla 4.	Lluvia de semillas acumulada bajo árboles percha y en sitios abiertos en localidades sucesionales secundarias en Chiloé.....	102
Tabla 5.	Plántulas de especies leñosas ornitócoras en parcelas de 0,5 m ² bajo árboles percha en localidades sucesionales secundarias de Chiloé.....	103
Tabla 6.	Brinzales de especies leñosas ornitócoras en parcelas de 0,5 m ² bajo árboles percha en localidades sucesionales secundarias de Chiloé.....	104
Tabla 7.	Especies y número de aves frugívoras observadas en plantas percha con y sin frutos en el sitio sucesional de Huelden.....	107

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Situación geográfica de los sitios de estudio26
- Figura 2. Lluvia de semillas de especies leñosas depositadas por aves frugívoras bajo y fuera del dosel leñoso42
- Figura 3. Riqueza de especies en la lluvia de semillas ornitócoras bajo plantas percha y fuera del dosel leñoso45
- Figura 4. Lluvia de semillas diaria bajo plantas percha de distinta forma de vida y con presencia o ausencia de frutos.....47
- Figura 5. Riqueza de especies en la lluvia de semillas bajo plantas percha de distinta forma de vida y con presencia o ausencia de frutos.....49
- Figura 6. Lluvia de semillas bajo árboles percha de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en sitios sucesionales secundarios de Chiloé51
- Figura 7. Riqueza de especies en la lluvia de semillas bajo *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en sitios sucesionales secundarios de Chiloé.....54
- Figura 9. Número de plántulas bajo árboles percha de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en sitios sucesionales secundarios de Chiloé.....60
- Figura 10. Riqueza de especies de plántulas bajo árboles percha de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en sitios sucesionales secundarios en Chiloé62
- Figura 11. Número de de brinzales bajo árboles percha de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en sitios

sucesionales secundarios en Chiloé.....	64
Figura 12. Riqueza de especies de brinzales bajo árboles percha de <i>Drimys winteri</i> y <i>Amomyrtus luma</i> en sitios sucesionales secundarios en Chiloé.....	66
Figura 13. Presencia del efecto percha en relación al tiempo sucesional y al desarrollo de la cobertura leñosa en un sitio sucesional secundario.....	87
Figura 14. Consecuencias del efecto percha sobre la riqueza de especies leñosas en un sitio sucesional cuando existen perchas remanentes y cuando las perchas se desarrollan a partir de especies pioneras.....	91
Figura 15. Importancia del efecto percha a través de la sucesión.....	92

RESUMEN

En esta tesis se estudió el efecto de plantas leñosas aisladas en campos sucesionales (llamadas plantas "percha"), en la regeneración post-agricultura de comunidades de bosque en la Isla Grande de Chiloé (42° S).

El supuesto fundamental de esta tesis fue que la presencia de plantas percha afecta el patrón de depositación de semillas de especies leñosas de fruto carnoso dispersadas por aves, concentrándose bajo el dosel de estas plantas y siendo muy escasas en los sitios abiertos. Se propuso que, debido a sus efectos sobre los agentes dispersantes, plantas percha de distintas especies, formas de vida y diferente carga de frutos, diferirían en cuanto al número y riqueza de especies de semillas que se acumularía bajo su dosel. Además, se propuso que estas diferencias podrían extenderse a los patrones de abundancia y riqueza de especies de las plántulas y brinzales de las especies leñosas de fruto carnoso. Se planteó que sitios sucesionales de distinta edad y grado de cobertura leñosas podrían diferir en la abundancia y riqueza de especies de semillas ornitócoras que se concentraría bajo el dosel de las plantas percha.

En dos sitios sucesionales de distinta edad (25 y 40 años) y cobertura leñosa, el número y la riqueza de especies de semillas ornitócoras fue dos órdenes de magnitud mayor bajo las plantas percha que en los sitios abiertos. No se encontraron diferencias significativas en la intensidad de la lluvia de semillas ornitócora entre las distintas localidades, pero sí en la riqueza de especies, siendo ésta mayor en la localidad sucesional más antigua. Se encontraron diferencias significativas en la lluvia de semillas bajo árboles y arbustos, siendo más abundante y más rica en especies bajo los árboles. La lluvia de semillas ornitócoras fue significativamente más abundante, pero no más rica en especies, bajo individuos con frutos que bajo individuos sin frutos. Se encontraron diferencias entre especies de árbol percha, siendo la lluvia de semillas cuatro veces más numerosa y dos especies más rica en especies bajo *Drimys winteri* (Winteraceae) que bajo *Amomyrtus luma* (Myrtaceae).

No se encontraron plántulas o brinzales de especies leñosas de fruto carnosos en las parcelas ubicadas fuera del dosel de los árboles percha. La densidad de plántulas bajo el dosel no fue significativamente diferente entre especies de percha, pero difirió entre sitios sucesionales, siendo mayor en el sitio más antiguo. La riqueza de especies de plántulas y brinzales fue

mayor bajo *Drimys* que bajo *Amomyrtus*, y difirió entre sitios sucesionales.

En base a los resultados obtenidos, se propone un modelo general sobre el efecto de las plantas percha en la colonización de sitios perturbados. Este modelo hace predicciones sobre la relación del efecto percha con el tiempo sucesional y el desarrollo de la cobertura leñosa; las consecuencias del efecto percha sobre la diversidad de especies en un sitio sucesional cuando existen perchas remanentes y cuando las perchas se desarrollan a partir de especies pioneras; y sobre las variación de la importancia del efecto percha a través de la sucesión.

ABSTRACT

In this thesis I studied the role that isolated woody plants in open fields (perch plants) play as regeneration nuclei in the secondary succession in post-agricultural old fields in Chiloé Island, Chile (42° S).

The fundamental assumption of this study was that the presence of isolated woody plants would affect the pattern of bird-dispersed seeds. Seed rain should concentrate under perch plants and be comparatively scarce in open sites. I proposed that because of their effect on dispersal agents, perch trees should concentrate more seeds than perch shrubs; that fruiting plants should concentrate more seeds than plants without fruit; and that different species of perch plants would differ in the numbers and species richness of the seeds that they concentrated. Additionally, I proposed that the effect of perch plants on the seed rain should extend to their effect on seedling and sapling recruitment, and be expressed in different juvenile plant density and species richness patterns. I tested these hypotheses in two post-agricultural successional sites of different age and degree of woody cover in Chiloé Island.

In both successional sites the number and species richness of seeds of fleshy-fruited woody species was two orders of magnitude greater under perch plants than in open sites. No differences were found among sites with respect to the average number of seeds dispersed daily, but the total amount of seeds, and seed species richness was greater in the older, more developed, successional site. I found differences among life-forms, ornitochorous seed rain being more numerous and more species-rich under trees than under shrubs. Seed rain was more abundant, but not more species-rich, under fruiting- than under non-fruiting individuals. For the 1994 summer sampling season, I found significant differences in the total number of seeds, and in the number of species, collected under the different species of perch trees.

I did not find any seedlings or saplings of bird-dispersed woody species in the sampling plots located in open sites, away from perch plants. The density of seedlings was not significantly different among perch species, but it differed between successional sites, being greater in the older site. The species richness and density of seedlings and saplings was different below the different perch species, and differed among sites; being greater in the older site.

I propose that perch trees modulate secondary succession in southern Chilean rainforests *via* the concentration of bird-dispersed seed rain and their effect on seedlings and saplings. Based on the results obtained in this thesis, I propose a general model of the effect of perch plants in relation to successional time, and the development of a woody canopy; and of the consequences of "perch effects" on species diversity on a successional site depending on whether perch plants are isolated standing trees or newly-developed colonizing individuals. I also suggest how the importance of the "perch effect" varies along successional time.

INTRODUCCION

El término sucesión designa los cambios en la composición específica y estructura de un parche de vegetación a lo largo del tiempo (Pickett 1976). Cuando este proceso ocurre en sitios donde nunca existió vegetación o no quedan vestigios del suelo y la biota que anteriormente ocuparon el lugar, la sucesión se denomina primaria (Lincoln et al. 1982). Cuando la dinámica post-perturbación ocurre sobre suelo formado, donde pueden persistir semillas (u otras estructuras reproductivas) y/o organismos adultos vivos, remanentes de las poblaciones que originalmente ocuparon el sitio, la sucesión se denomina secundaria (Cheke et al. 1979, Guevara et al. 1986, Putz & Apanah 1987). En ambos tipos de sucesión el proceso sucesional está condicionado por tres factores: (1) disponibilidad de espacio; (2) disponibilidad de especies colonizadoras y (3) el desempeño diferencial de las especies en el sitio (Pickett et al. 1987).

En sucesiones secundarias de bosques, la disponibilidad de espacio depende de perturbaciones naturales, tales como la formación de claros debido a la mortalidad de árboles del dosel (Pickett et al. 1987). También puede ser resultado de perturbaciones antrópicas como rozas, talas y apertura de terreno agrícola (Pickett 1982, de Foresta et al. 1984,

Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1991, Guevara & Laborde 1993).

La disponibilidad de especies colonizadoras estaría condicionada por la presencia de una fuente de propágulos en zonas adyacentes al área perturbada, por la capacidad de dispersión de estos propágulos hacia el sitio abierto, y por la disponibilidad de recursos para la germinación y desarrollo de los propágulos en el sitio (Pickett et al. 1987).

El desempeño diferencial de las plantas en el sitio sucesional estaría determinado por la variabilidad en las respuestas de las plantas colonizadoras ante las condiciones micro-ambientales, sus restricciones ecofisiológicas, sus estrategias de historia de vida, y por múltiples interacciones intra- e interespecíficas como competencia o alelopatía (Pickett et al. 1987).

Los tres factores que determinan los patrones de sucesión son modificados por condiciones específicas para cada sitio sucesional (Pickett et al. 1987, Armesto et al. 1991). Por ejemplo, la disponibilidad de espacio puede depender de la extensión del área afectada, la severidad de la perturbación y el tiempo transcurrido desde que ocurrió la perturbación (Pickett et al. 1987). De igual manera, la

disponibilidad de especies colonizadoras y su desempeño en el sitio sucesional pueden ser modificados por la heterogeneidad ambiental del sitio sucesional y sus efectos sobre las semillas y plántulas en las etapas iniciales de la sucesión (Armesto et al. 1991, Bustamante 1992).

Heterogeneidad ambiental en etapas tempranas de la sucesión
Turner (1989) señaló la importancia de determinar el efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre la dinámica vegetacional, advirtiéndole la necesidad de considerar distintas escalas espaciales y temporales. Armesto et al. (1991) propusieron investigar el papel del patrón de heterogeneidad espacial en la sucesión secundaria y su significado funcional. Estos autores sugieren que estudios del efecto del patrón espacial sobre el proceso de regeneración en campos de cultivo abandonados pueden contribuir a entender los mecanismos sucesionales.

Dependiendo del tipo de vegetación pre-perturbación y de los tipos de parche circundantes, tanto la microtopografía y el tipo de suelo, como la vegetación remanente en campos de cultivo abandonados pueden generar diferentes patrones de heterogeneidad al inicio de la sucesión (Pickett 1982, Armesto et al. 1991, 1995).

Una de las fuentes de heterogeneidad más comunes en áreas sucesionales previamente forestadas es la presencia de árboles adultos que quedaron aislados después de la perturbación o pertenecientes a especies leñosas pioneras de rápido crecimiento (McDonnell & Stiles 1983, McDonnell 1986, Guevara et al. 1986). Estos árboles representan parches discretos de heterogeneidad horizontal y también vertical, pues sobresalen de la vegetación herbácea que coloniza inicialmente el campo. Los árboles aislados pueden jugar un papel muy activo en la sucesión. Por una parte, pueden contribuir a atraer a los agentes dispersantes de semillas de especies colonizadoras, y por otra, pueden modificar su entorno inmediato por el efecto de su sombra, la caída de sus frutos, semillas y hojarasca, o la presencia de raíces, afectando el establecimiento de la vegetación bajo su dosel (Yarranton & Morrison 1974, McDonnell 1986, Guevara & Laborde 1993, Debussche et al. 1982).

Existe abundante literatura que confirma el papel de plantas leñosas aisladas como puntos de concentración de la lluvia de semillas transportada por aves frugívoras (Smith 1975, Debussche et al. 1982, Skeate 1985, Guevara et al. 1986, Guevara & Laborde 1993, Herrera et al. 1994). También se han publicado algunos estudios del efecto de estas plantas aisladas sobre la sucesión temprana, que destacan su efecto

acelerador del proceso de colonización por parte de la vegetación leñosa (Debussche et al. 1982, McDonnell 1986, McClanahan & Wolfe 1993). Sin embargo, muchos de los factores que determinan la composición específica y variabilidad temporal de la lluvia de semillas producida por aves dispersantes sobre áreas sucesionales espacialmente heterogéneas y sus implicaciones para la dinámica vegetacional siguen siendo pobremente conocidos (Skeate 1985, Howe 1989, Debussche & Isenmann 1994, Masaki et al. 1994). Esto se debe a que: (1) no siempre se han integrado los procesos de dispersión y establecimiento (Howe 1989, Willson 1991, Masaki et al. 1994); (2) no se han explorado muchas de las posibles interacciones entre distintas especies de plantas aisladas creciendo en un mismo sitio y la vegetación colonizadora (Masaki et al. 1994, Herrera et al. 1994); y (3) no se ha comparado la secuencia del proceso de invasión, germinación y establecimiento de la vegetación en localidades sucesionales del mismo tipo de bosque pero de distinta edad y con diferente grado de cobertura leñosa (Uhl et al. 1988).

Efecto de los árboles aislados sobre la lluvia de semillas

En sucesiones secundarias de bosques tropicales, subtropicales y templados alterados por acción antrópica, los árboles aislados sirven de sitios de descanso y alimentación para aves frugívoras que actúan como agentes dispersantes de semillas (Smith 1975, Debussche et al. 1982, Gleadow 1982,

McDonnell & Stiles 1983, de Foresta et al. 1984, Guevara & Laborde 1993, Debussche & Isenmann 1994). Las semillas de plantas leñosas contenidas en las fecas o regurgitadas por las aves se concentran bajo el dosel de los así definidos como árboles "percha" (Smith 1975), siendo muy escasas en los sitios abiertos adyacentes, lo que refuerza la heterogeneidad espacial de la vegetación. Además, una planta percha puede producir su propia "sombra de semillas" (Alvarez-Buylla & Martínez Ramos 1990), la que se integra a las semillas dispersadas desde otras fuentes.

La abundancia de semillas en el suelo en un tiempo dado incorpora el "banco de semillas" presentes en el suelo, dispersadas en estaciones previas a la actual, además de la "lluvia de semillas" actual (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990). Esta lluvia sería función de: (1) una reducción exponencial en la densidad en relación con la distancia a la planta madre (Harper 1977, Debussche et al. 1982, Debussche & Isenmann 1994); (2) un incremento localizado de la densidad producido por la actividad dispersante de las aves bajo las plantas percha que sobresalen de la matriz herbácea (McDonnell & Stiles 1986, Debussche & Isenmann 1994); incremento que estaría modulado por (3) las especies de árboles "fuente de semillas" y de árboles percha, y (4) la

altura de la vegetación leñosa que sirve de percha para las aves dispersantes (McDonnell 1986, Debussche & Isenmann 1994).

Otro factor modulador de la abundancia de semillas en el suelo de un área sucesional sería el patrón de sobrevivencia de las semillas frente a la granivoría. La actividad de los vertebrados granívoros podría alterar los patrones originales de densidad de semillas. Mientras que en algunas localidades los granívoros concentran su actividad bajo el dosel, en otras consumen preferentemente las semillas que han caído en los espacios abiertos (Hubbell 1980, Webb & Willson 1985, Herrera et al. 1994, Bustamante & Vásquez 1995).

Efecto de la heterogeneidad en la germinación de semillas y la sobrevivencia de plántulas

Las condiciones microambientales bajo las plantas percha pueden determinar el establecimiento diferencial de las especies cuyas semillas se concentran bajo su dosel de distintas maneras: por una parte, los árboles percha pueden atenuar el estrés ambiental, debido al efecto termorregulador de su sombra y hojarasca (Venable & Browns 1988, Chambers & McMahon 1994); también pueden modificar el porcentaje de mortalidad por depredación, condicionando la conducta de los vertebrados granívoros (cf. Webb & Willson 1985, Bustamante

& Vásquez 1995). Además, los árboles aislados pueden modificar las condiciones de germinación bajo sus copas, reteniendo la humedad del suelo o destilando sustancias de la raíz o de las hojas al suelo (Debussche et al. 1982, Howe & Smallwood 1982, Fuentes et al. 1984, Guevara & Maeve 1987).

Diferentes especies de plantas aisladas podrían tener distintos efectos sobre la sobrevivencia, germinación y establecimiento de las semillas que han concentrado (Howe & Smallwood 1982, Fuentes et al. 1986). Solamente si los propágulos sobreviven y las plántulas germinan bajo el dosel de una planta percha, la planta percha representa un "sitio seguro" (*sensu* Harper 1970), y estaría "facilitando" (*sensu* Connell & Slatyer 1977) el establecimiento de las especies colonizadoras. Si el árbol percha favorece la germinación y establecimiento de las plántulas a partir de semillas caídas bajo su dosel, podría considerarse como árbol "nodriza" (Read & Hill 1986) y transformarse en un "núcleo de regeneración" del bosque (McDonnell & Stiles 1983) en las etapas sucesionales iniciales.

Si la percha no afecta la germinación de las semillas ni la sobrevivencia de las plántulas de las especies colonizadoras, la interacción puede definirse como "tolerancia" (*sensu* Connell & Slatyer 1977), y podría tener

poca relevancia para el proceso sucesional.

En contraste, si la planta percha inhibe la germinación, el establecimiento y/o el crecimiento de algunas (o todas) las especies de las plántulas que se concentran bajo su dosel, entonces el efecto sería de "inhibición" (*sensu* Connell & Slatyer 1977). En este caso el efecto de la percha sobre el proceso sucesional podría ser adverso.

La inhibición podría deberse a que: (1) las especies colonizadoras son sombra-intolerantes (Clark & Clark 1984, Thomas 1989, Bustamante 1992); (2) interacciones intra- e interespecíficas como la competencia entre plántulas y entre plántulas y el árbol adulto reducen las tasas de reclutamiento en comparación con el reclutamiento que ocurriría en lugares abiertos (Debussche et al. 1982); y (3) las sustancias alelopáticas producidas por la percha inhiben la germinación o el crecimiento de otras especies (Herrera et al. 1994).

Existen otros factores, que no dependen directamente de especie de la planta aislada, que también afectan las tasas de reclutamiento en un sitio sucesional. La depredación (granivoría o herbivoría) por aves o mamíferos pueden modificar los patrones de abundancia de las poblaciones y la dinámica de las comunidades bajo plantas adultas (Schupp

1988, Bustamante 1992, Chambers & McMahon 1994, Bustamante & Vásquez 1995). Por ejemplo, si la granivoría se concentra bajo el dosel de los árboles remanentes en el sitio sucesional, las escasas semillas que caen en los espacios abiertos podrían ser tanto o más importantes que las semillas que caen bajo los árboles para la regeneración (Schupp 1988, Schupp et al. 1989, Bustamante 1992).

Trabajando en bosques maduros, Hubbell (1980) propuso que sería posible observar reclutamiento diferencial cerca de individuos adultos cuando la producción de semillas es muy elevada, de modo que los granívoros no alcanzan a consumirlas todas. Si bien esta proposición se refiere a semillas y plántulas conespecíficas con la planta "madre"; el razonamiento sería válido para una planta percha, en cuanto a que bajo su dosel se concentra un gran número de semillas con- y heteroespecíficas (Bustamante & Vásquez 1995).

Para determinar el efecto de la heterogeneidad espacial en un campo abierto sobre el proceso sucesional, Herrera et al. (1994) proponen determinar si los patrones de dispersión de semillas en el espacio producen patrones predecibles de distribución de plántulas. De no coincidir estos patrones, sugieren determinar los mecanismos que explican estas diferencias.

Sucesión secundaria en el bosque Valdiviano

La regeneración del bosque Valdiviano ha sido estudiada fundamentalmente en bosques primarios (Veblen & Schlegel 1982, Veblen 1985, Donoso et al. 1985, Armesto & Fuentes 1988). La producción de semillas y los requerimientos de luz, temperatura y humedad del suelo apropiados para la germinación de las semillas de algunas especies leñosas de estos bosques son conocidos (Donoso & Cabello 1978, Donoso et al. 1984, 1985; Murúa & González 1985, Cabello & Botti 1987).

Por otra parte, a pesar del alto grado de deforestación en el sur de Chile (Armesto et al. 1994), no existen estudios sobre la sucesión secundaria en sitios perturbados por acción antrópica en esta zona, ni se conoce el efecto de árboles remanentes o pioneros sobre el proceso sucesional.

En varias comunidades de bosque Valdiviano situadas en la Isla Grande de Chiloé donde la tala, extracción de leña o producción de carbón han eliminado la mayor parte de la cobertura boscosa, han quedado fragmentos de bosque maduro rodeados por campos de cultivo y pastoreo, algunos utilizados activamente y otros abandonados (Sabag 1993, Willson et al. 1994). En los campos abandonados es común observar plantas leñosas aisladas, particularmente arbustos como varias especies de *Berberis*, y árboles como *Drimys winteri*,

Amomyrtus luma, *Luma apiculata*, y *Rhaphithamnus spinosus*, que ofrecen alimento y refugio para las aves frugívoras (Sabag 1993).

Los antecedentes sobre historia natural de los bosques de la Isla de Chiloé son relevantes para evaluar el papel de los árboles aislados en la sucesión secundaria de sitios perturbados por acción humana. Por ejemplo, (1) se ha demostrado que más del 70% de las especies leñosas tienen síndromes de dispersión ornitócoros (Armesto et al. 1987, Armesto & Rozzi 1989); (2) se ha registrado la fenología de la flora leñosa (Smith-Ramírez 1992), lo que permite conocer los períodos del año de mayor fructificación y dispersión de semillas; (3) existen censos de la abundancia y diversidad de aves frugívoras y se ha mostrado su contribución a la dispersión de semillas de especies del bosque en sitios sucesionales (Sabag 1993).

Se ha sugerido la posibilidad de dispersión de algunas semillas por hormigas, lagartijas y zorros que consumen frutos y podrían dispersar semillas viables (M. Willson, comunicación personal). Sin embargo, en comunidades donde la mayor parte de la flora leñosa posee frutos carnosos y las aves son los principales agentes dispersantes, la contribución de otros frugívoros tiende a ser mínima

(Debussche et al. 1982). Por lo tanto, en este estudio la contribución de otros agentes dispersantes además de las aves no fue evaluada.

Considerando la información disponible, las comunidades sucesionales de la Isla de Chiloé constituyen un sistema apropiado para estudiar el efecto de los árboles percha sobre la regeneración del bosque lluvioso templado de Sudamérica austral.

Supuestos y predicciones

1.1. Efecto percha

Puede definirse efecto percha como la concentración de semillas transportadas por aves bajo el dosel de una planta leñosa aislada en un campo agrícola abandonado. Este supuesto debe confirmarse y cuantificarse en áreas secundarias de la Isla de Chiloé, antes de poner a prueba las predicciones que a continuación se presentan sobre el papel de las plantas percha en la sucesión.

1.2. Efecto de la forma de vida y presencia de frutos sobre la calidad de una planta percha

La forma de vida es una característica que incorpora el factor altura de la percha, dependiendo de si se trata de un árbol o arbusto. La altura de la planta percha podría

condicionar la conducta, y por tanto, el número y composición de especies de aves frugívoras visitantes; en consecuencia, podría modificar la cantidad y calidad de la lluvia de semillas (Jordano 1983, McDonnell & Stiles 1983, Debussche & Isenmann 1994).

Estudios experimentales con "perchas artificiales", sugieren que la concentración de semillas ornitócoras debiera ser mayor cuando las plantas percha son más altas; y por lo tanto, mayor en árboles que en arbustos en un mismo sitio sucesional (McDonnell 1986).

Además, considerando que los árboles o arbustos con frutos maduros representan una fuente puntual de recursos alimenticios para las aves frugívoras dispersantes (Herrera et al. 1994), las plantas percha que presenten frutos carnosos a los agentes dispersantes debieran concentrar bajo su dosel un mayor número de semillas que las plantas percha sin frutos.

En esta tesis se consideran los atributos "forma de vida" y "presencia/ausencia de frutos" en un diseño factorial, evaluando en forma conjunta su efecto sobre la lluvia de semillas ornitócora. Se propone que la lluvia de semillas bajo árboles será mayor y más rica en especies que bajo arbustos y que la lluvia de semillas bajo plantas con

frutos será más abundante y más rica en especies que bajo plantas sin frutos. Según esta hipótesis, en términos de abundancia y riqueza de especies la lluvia de semillas bajo las distintas clases de percha debiera ser, en orden descendente: árbol con frutos > árbol sin frutos > arbusto con frutos > arbusto sin frutos; siempre y cuando no haya interacción entre factores.

1.3. Efecto de la especie de la planta percha sobre la lluvia de semillas

Aún creciendo bajo iguales condiciones, teniendo una misma forma de vida y fructificando simultáneamente, la especie de la planta percha puede determinar diferencias en el número e identidad de las especies de aves que actúan como agentes dispersantes. Esta hipótesis se basa en que distintas especies de aves pueden tener requerimientos dietarios distintos y sus conductas de forrajeo pueden estar condicionadas por la palatabilidad o contenido de nutrientes de los frutos de algunas especies de plantas (Pratt & Stiles 1983; Howe 1986, 1989). En consecuencia, la abundancia y riqueza de especies de frutos que las aves consumen y de las semillas que depositan bajo las perchas puede variar entre especies de plantas percha (Howe 1989, 1990; Foster 1990, Guevara & Laborde 1993, Masaki et al. 1994). Esta

heterogeneidad en la lluvia de semillas bajo distintas especies de percha podría producir diferencias en la abundancia y diversidad de especies en los distintos núcleos de regeneración de la comunidad sucesional.

2. Factores que modifican el efecto percha:

2.1. Granivoría

Las concentraciones de semillas directamente bajo el dosel de las plantas percha, representan parches de recursos para los granívoros (Howe 1989). Frecuentemente, el forrajeo de estos organismos depende de la densidad de semillas, y tiene importantes consecuencias sobre el establecimiento de la vegetación invasora (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990; Bustamante 1992). Considerando que bajo las plantas percha se acumula un gran número de semillas, se propone que en localidades sucesionales del bosque Valdiviano la granivoría bajo las plantas percha será significativamente mayor que en los espacios abiertos. Este patrón de forrajeo podría hacer variar, entre otras cosas, el patrón de abundancia de semillas próximas a germinar y su composición de especies en terreno. Sin embargo, debido a la gran abundancia de semillas que debe concentrarse bajo las plantas percha, el efecto de la granivoría no debiera cambiar el patrón de concentración de semillas.

2.2. Banco de semillas

En algunos ambientes el banco de semillas que persiste en el suelo luego de la perturbación, más la regeneración vegetativa dan inicio al proceso sucesional (Putz & Apanah 1987, McClanahan & Wolfe 1987, Alvarez-Buylla & Martínez Ramos 1990). El banco de semillas podría tener tanta importancia como las semillas recientemente dispersadas en la regeneración de la vegetación (Walker & Chapin 1987, Pickett & McDonnell 1989).

En ambientes donde existe elevada humedad del suelo y se llevan a cabo durante varios años prácticas agrícolas tradicionales como las rozas frecuentes y el pastoreo intensivo, pueden resultar dañadas las semillas presentes en el suelo y reducirse notablemente la regeneración vegetativa (de Foresta et al. 1984, Guevara & Laborde 1990, Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990).

Considerando que (1) la humedad del suelo en los bosques de Chiloé es elevada; y (2) que en los campos sucesionales adyacentes a fragmentos de bosque en la Isla Grande con frecuencia se producen las perturbaciones mencionadas anteriormente (entrevistas informales mantenidas con los habitantes de la zona y registros personales obtenidos durante los veranos 1992-1993 y 1993-1994); se propone que el

banco de semillas de plantas leñosas, tanto bajo las perchas como en los sitios abiertos adyacentes, será muy escaso, y por tanto, menos importante que la lluvia de semillas en la colonización de campos abandonados.

3. Efecto del árbol aislado sobre las poblaciones de plántulas y brinzales

Si las semillas dispersadas por las aves sobreviven a los granívoros y otros factores de mortalidad pre-germinación, dan origen a poblaciones de plántulas bajo las plantas percha. La sobrevivencia y desarrollo de estas plántulas dependerá de sus requerimientos ecofisiológicos específicos, como luz, temperatura, humedad y nutrientes (Gleadow 1982). Estos requerimientos varían entre las especies, independientemente de sus síndromes de dispersión (Herrera et al. 1994).

Este hecho plantea conflictos interesantes; por ejemplo, las semillas de plantas sombra-intolerantes podrían concentrarse bajo el dosel leñoso, mientras que las semillas de plantas que necesitan sombra podrían ser depositadas en los sitios abiertos. Sin embargo, existen pocos estudios que hayan evaluado el establecimiento de diferentes especies de plantas leñosas bajo distintas especies de árboles aislados (Howe 1990). Wheelwright & Orians (1982) argumentan que la

dispersión de semillas de especies intolerantes a la sombra a sitios ubicados bajo el dosel de otras plantas sería desfavorable; por su parte, Debussche et al. (1982) plantean que plántulas conespecíficas podrían enfrentar una competencia intraespecífica más intensa bajo las plantas percha. Además, según Loiselle (1990), el efecto de concentración que se produce bajo una percha podría determinar una competencia interespecífica más intensa entre plántulas. Es probable que estas situaciones se reflejen en casos como los documentados por Solomon (1983) y Herrera et al. (1994) en que plántulas conespecíficas con la planta madre no reclutaron bajo su dosel, a pesar de una abundante lluvia de semillas y de que los niveles de predación bajo las perchas no eran "anormalmente altos".

Las implicaciones demográficas de la dispersión, así como la probabilidad de formar núcleos de vegetación multiespecífica (cf. Yarranton & Morrison 1974), o de que se produzca un reemplazo de la planta percha por cualquiera de las otras especies que son dispersadas bajo su dosel, está ligada a atributos de la especie dispersada como su tolerancia o intolerancia a la sombra (Howe 1990, Herrera et al. 1994). Considerando estas posibilidades, en un estudio sobre el efecto de un árbol aislado en la sucesión, sería

conveniente determinar si: (1) distintas especies de árboles aislados, establecidos en una misma localidad, difieren en cuanto a la densidad de plántulas que se encuentran bajo su dosel; (2) si la riqueza de especies representada en estas poblaciones de plántulas difiere entre las especies de árboles percha; (3) si las diferencias entre especies de plántulas se reflejan en la abundancia y riqueza de especies de brinzales que se encuentren bajo los árboles percha y (4) si la edad del sitio sucesional influye sobre la abundancia y riqueza de especies de individuos juveniles bajo el dosel de las perchas. Por ejemplo, cambios en la proporción representada por algunas especies entre los estadios de plántula y brinzal reflejarían atributos específicos como su tolerancia o intolerancia a la sombra (Armesto & Fuentes 1988), que se expresarían en cambios en su densidad.

En resumen se espera que, en los bosques sucesionales secundarios de Chiloé, la distribución de semillas ornitócoras se concentre bajo las plantas leñosas aisladas que proporcionan alimento a las aves dispersantes; que la especie, forma de vida y la presencia de frutos en estas plantas percha afecte la abundancia y riqueza de especies en la lluvia de semillas, siendo diferente entre distintas especies de percha; y siendo más abundante y más diversa bajo

árboles (y plantas con frutos) que bajo arbustos (y plantas sin frutos). Se espera que la granivoría reduzca la abundancia de semillas bajo el dosel leñoso, pero que no cambie el patrón de abundancia, siendo siempre más numerosas bajo dosel que en los espacios abiertos. Asimismo, se espera que las poblaciones de plántulas y brinzales se concentren bajo los árboles aislados.

OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis es investigar si plantas leñosas aisladas en sitios perturbados por acción antrópica afectan los procesos de dispersión de semillas por aves frugívoras y el establecimiento de plántulas de especies leñosas en dos comunidades sucesionales secundarias de distinta edad en el bosque Valdiviano de la Isla Grande de Chiloé.

Los objetivos específicos son:

1. Confirmar y cuantificar el "efecto percha", determinando si la lluvia de semillas bajo plantas aisladas de distinta especie difiere de la lluvia de semillas en espacios abiertos, en comunidades sucesionales de distinta edad y con diferente grado de cobertura leñosa.
2. Evaluar el efecto de la forma de vida y de la presencia o ausencia de frutos en una planta percha sobre la cantidad de propágulos y riqueza de especies en la lluvia de semillas, a fin de determinar cuál de estos factores es más determinante respecto a su calidad como punto de concentración de semillas.
3. Determinar la densidad y riqueza de especies de

plántulas y brinzales bajo plantas percha de distintas especies y en sitios sucesionales de distinta edad.

4. Discutir las consecuencias de la presencia de los árboles percha en los bosques de la Isla Grande de Chiloé.

AREA DE ESTUDIO

1. Localidades, clima y vegetación

Esta investigación se llevó a cabo en dos localidades de la Isla Grande de Chiloé, X Región, Chile: Huelden y Piruquina. Huelden ($41^{\circ} 55' S - 73^{\circ} 32' W$) está ubicada 30 km al este de Ancud, en la costa noreste de la Isla Grande, a 25 m.s.n.m. (Fig. 1). El estudio se realizó en un sitio de aproximadamente 1,5 ha de extensión, que fue talado, utilizado para cultivo y pastoreo y abandonado hace unos 25 años. Está limitado al norte por un fragmento de bosque secundario más extenso y más desarrollado, al este por un potrero desprovisto de vegetación leñosa, al sur por el camino que comunica Huelden con la Ruta 5 Sur, y al oeste por un espacio abierto cubierto por vegetación herbácea. El sitio sucesional está cruzado transversalmente por un mallín cubierto por ciperáceas y cojines de *Sphagnum* sp., que permanece inundado durante la mayor parte del año.

Ubicada 14 km al noroeste de Castro, la localidad de Piruquina ($42^{\circ} 24' S - 74^{\circ} 49' W$), se encuentra entre 150 y 200 m.s.n.m. en la vertiente oriental de la Cordillera de Piuchué (Fig. 1). El sitio Piruquina, de aproximadamente 1,7 ha, representa una etapa más avanzada del proceso sucesional secundario que el sitio Huelden. Es un terreno relativamente

plano, abandonado hace unos 40 años después de ser talado y usado como terreno agrícola. Está limitado al norte por un fragmento de 10 ha de bosque más denso, al este por un sitio residencial, al sur por el camino que conduce desde la Ruta 5 Sur hasta la laguna Pastahué, y al oeste por un sitio perturbado más recientemente e invadido por espinillo (*Ulex europaeus*), una especie introducida.

El clima de Chiloé insular corresponde al tipo Cfb, marítimo templado húmedo en la clasificación de Köpen (Miller 1976). La precipitación promedio en Morro Lobos, la estación más cercana a Huelden, es de 2445 mm (15 años de registro). En Castro, la estación meteorológica más cercana a Piruquina, es de 1598,5 mm (7 años de registro). La temperatura promedio anual en Morro Lobos es 9,5° C y en Castro es de 11,6° C. En ambas localidades, un 75% de las precipitaciones se concentra entre abril y septiembre, y se registra una fuerte influencia mediterránea, expresada en una menor precipitación en los meses de verano (di Castri & Hajek 1975).

La temperatura promedio de la estación de Punta Corona (Fig. 1), la única en funcionamiento durante parte del período de estudio (enero-marzo de 1994), osciló entre 9 y 16°C, y se acumularon 267 mm de lluvia. La cantidad de precipitación acumulada durante el verano 1994 fue un 25% inferior al promedio, de 15 años, que se aproxima a 360 mm.

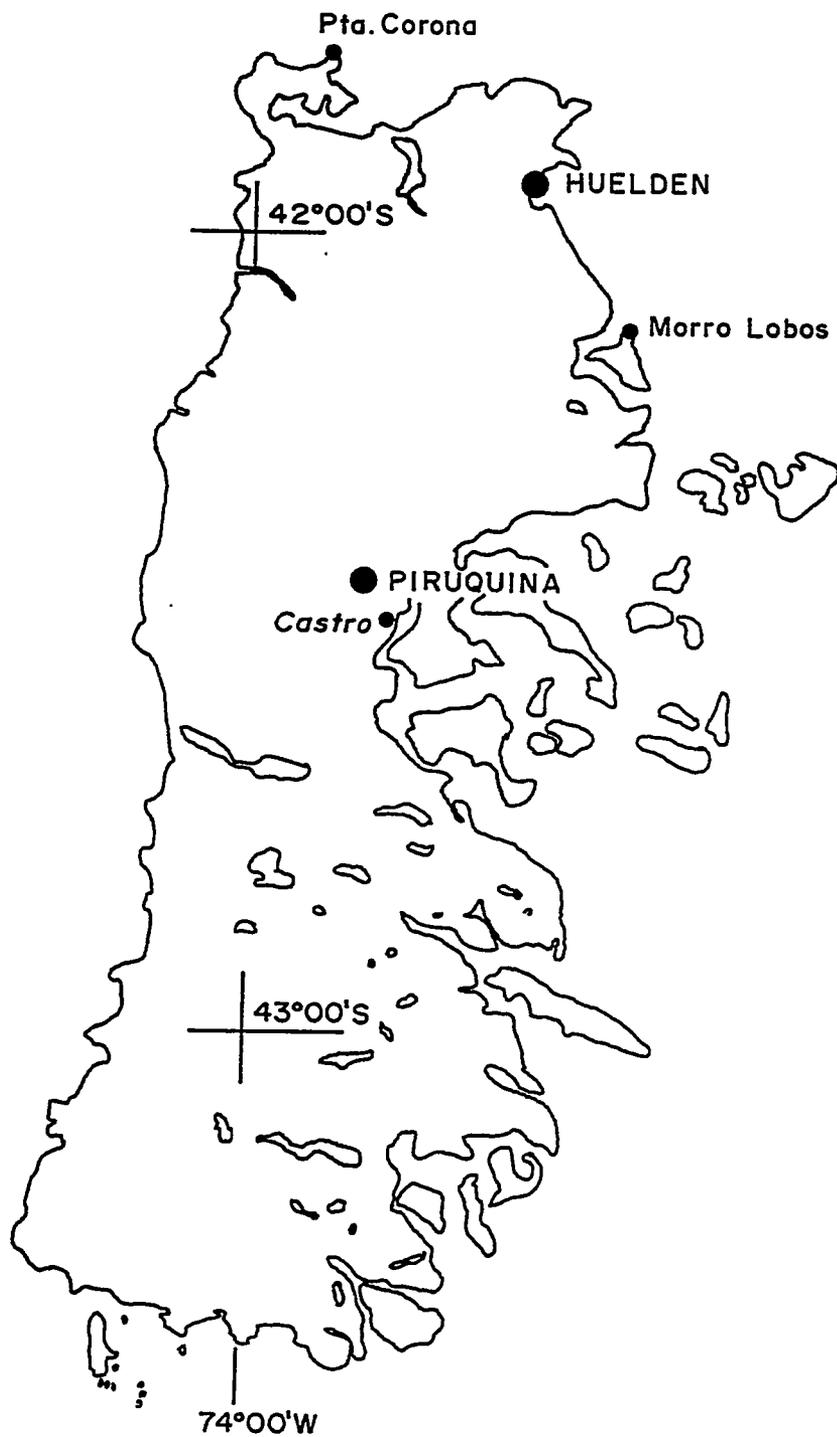


Figura 1. Mapa de la Isla Grande de Chiloé mostrando las localidades de estudio, Huelden y Piruquina, y la posición de las estaciones meteorológicas de Punta Corona, Morro Lobos y Castro. Tomado de Di Castri & Hajek (1975).

2. Vegetación de los bosques en el área de estudio

Los fragmentos de bosque continuo cercanos a los sitios de estudio que podrían ser las "fuentes" de semillas en las etapas tempranas de la sucesión, se caracterizan por la presencia de árboles emergentes (40 m) de *Nothofagus dombeyi*, árboles con un dosel (≥ 30 m) de *Drimys winteri*, *Weinmannia trichosperma*, *Laurelia philippiana*, *Myrceugenia ovata*, *Myrceugenia planipes* y *Eucryphia cordifolia*. En los sitios húmedos de mal drenaje los dominantes son *Nothofagus nitida*, *Drimys winteri* y *Podocarpus nubigena*. En sitios donde ha habido perturbaciones también pueden desarrollarse densos bosques casi monoespecíficos de *Tepualia stipularis*. Las enredaderas leñosas y plantas epífitas son comunes (*Luzuriaga* spp., *Griselinia* spp.). La estructura del sub-dosel varía desde densos "quilares" de *Chusquea* sp., hasta rodales relativamente abiertos, con arbustos como *Rhaphithamnus spinosus*, *Berberis buxifolia* y *Berberis darwinii* (Armesto & Figueroa 1987, Aravena 1991). En los bosques secundarios cercanos a las localidades de estudio, se habría reducido el porcentaje de frecuencia de *Nothofagus* sp. y aumentado la cobertura relativa de *Drimys winteri* y Mirtáceas (Willson et al. 1994).

MATERIALES Y METODOS

1. Caracterización de comunidades sucesionales secundarias con distinto grado de desarrollo

Con el fin de determinar si el efecto percha difiere en comunidades sucesionales de distinta edad y grado de cobertura, se seleccionaron sitios abandonados post-agricultura en Huelden (aprox. 25 años desde su abandono) y en Piruquina (40 años desde su abandono). Considerando la forma del terreno y la extensión de cada sitio sucesional, se determinó la cobertura leñosa a lo largo de siete transectos en el sitio Huelden y 10 transectos en Piruquina. La longitud de estos transectos fue de 90 m. Los transectos estaban separados entre sí por 15 m. Se utilizó el método del intercepto de puntos (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974) para estimar la cobertura. En cada transecto se anotaron las especies de plantas leñosas presentes y el intervalo lineal cubierto por cada individuo interceptado por el transecto; posteriormente se determinó el porcentaje de cobertura de cada especie respecto al largo total del transecto. La identificación de las especies se basó en comparación de muestras de terreno con ejemplares conservados en el herbario

del Museo Nacional de Historia Natural. La nomenclatura de las especies sigue la lista patrón de la flora chilena (Marticorena & Quezada 1985). La comparación entre la flora de las localidades se efectuó utilizando el índice de Sørensen ($2c/A + B$, donde "c" es el número de especies comunes a ambas localidades y "A" y "B" representan al número de especies en cada localidad) (Mueller-Dombois & Elleberg 1974).

2. Efecto de plantas percha sobre el patrón de dispersión de la lluvia de propágulos

2.1. Efecto percha

Mensualmente, entre enero y marzo de 1994 se efectuaron muestreos de la lluvia de semillas acumulada bajo los árboles percha y en los espacios descubiertos de vegetación leñosa en los sitios sucesionales de Huelden y Piruquina. Los muestreos se realizaron bajo 20 árboles adultos de *Drimys winteri* (J.R. & G. Forster), 20 árboles adultos de *Amomyrtus luma* (Mol.) y en 20 puntos de colecta en terreno abierto en cada localidad. En total se utilizaron 80 árboles y 40 puntos en terreno abierto. Todos los presuntos árboles percha presentaban frutos maduros al inicio de las observaciones (Tabla 1). Las especies seleccionadas son las más frecuentes en todas las

áreas sucesionales secundarias de la zona.

La inclusión de un árbol dentro de la muestra se basó en los siguientes criterios: a) que estuviese separado al menos 5 m del borde exterior del dosel de la vegetación leñosa continua más cercana; b) que su altura estuviese comprendida entre 5 y 8 m; y c) que el área cubierta por su copa estuviese entre 8 y 24 m².

Bajo cada árbol se ubicaron 4 colectores de semillas, consistentes en conos fabricados de alambre y malla de mosquitero, de 30 cm de diámetro y 15 cm de profundidad, montados sobre estacas de madera de 30 cm de alto. En cada mes de colecta se contabilizaron e identificaron a nivel de especie el total de semillas dispersadas por aves (incluyendo las conespecíficas), que se había acumulado en las trampas bajo cada árbol. Los frutos enteros caídos por gravedad en los colectores no fueron incluidos en los análisis.

Para monitorear la lluvia de semillas en los espacios abiertos, en ambos sitios sucesionales se colocaron conjuntos de cuatro colectores en los 20 puntos seleccionados al azar, distantes al menos 5 m entre sí y 5 m del borde exterior de la copa del árbol más cercano. El período de colecta en estos puntos coincidió con el período de fructificación de los árboles marcados en cada localidad (106 días en Piruquina y

88 días en Huelden).

Las semillas acumuladas se identificaron a nivel de especie bajo lupa según una colección de referencia. Debido a la dificultad de separar por especie las semillas de *Myrceugenia ovata* y *Myrceugenia parvifolia*, éstas fueron agrupadas como *Myrceugenia* sp.

2.2. Efecto de la forma de vida y de la presencia o ausencia de frutos

En la localidad de Huelden se efectuaron colectas desde el 29 de noviembre de 1992 hasta el 8 de marzo de 1993 bajo dos especies arbustivas, *Berberis buxifolia* Lam. y *Berberis darwinii* Hook. (Berberidaceae) y dos arbóreas, *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma*, con el objetivo de comparar el efecto percha en plantas leñosas de distinta forma de vida y con presencia o ausencia de frutos. Se seleccionaron diez individuos con frutos maduros y diez individuos sin frutos para cada forma de vida (Tabla 1). Colectores de semillas consistentes en embudos plásticos de 22 cm de diámetro se colocaron bajo el dosel de cada árbol o arbusto; se utilizaron cuatro colectores para los arbustos y ocho colectores para los árboles, montados sobre estacas de madera de 30 cm de alto. Los colectores estuvieron en funcionamiento

durante todo el período en que las plantas percha designadas como "con frutos" presentaron frutos maduros (diciembre - marzo para los arbustos, total 85 días; enero - marzo para los árboles, total 67 días) (Tabla 1). Las colectas se efectuaron semanalmente y las semillas presentes en las trampas se clasificaron de la misma forma que en el experimento descrito anteriormente.

Tabla 1. Características de las especies estudiadas

Forma de vida y especie	Familia	N plantas observadas	Altura (m)	Máximo de fructificación ^c	Características de los frutos							
					Huicden (1993) ^a (1994) ^b	Piriquina (1994)	Color	Diámetro (mm)	Peso fresco (g)	No. de semillas/fruto (rango)	No. de frutos/planta (rango)	
Arbol												
<i>Amomyrtus luma</i>	Myrtaceae	10	20	20	5-7	febrero	negro	7,8	0,36	1-3	5000 - 10000	
<i>Drimys winteri</i>	Winteraceae	10	20	20	6-8	enero	verde/negro	6,0	0,18	1-5	10000 - 15000	
Arbusto												
<i>Berberis buxifolia</i>	Berberidaceae	10	-	-	0,9-1,5	diciembre	azul	9,0	0,50	4-8	300-800	
<i>Berberis darwinii</i>	Berberidaceae	10	-	-	0,9-1,7	diciembre	azul	9,5	0,74	4-8	200-500	

^a Para el efecto forma de vida y pres. de frutos

^b Para el efecto "percha", especie y localidad

^c según Smith-Ramírez (1992)

2.3. Efecto de la especie

Para establecer el efecto de la especie de árbol percha sobre la abundancia y riqueza de especies en la lluvia de semillas, se utilizaron los datos registrados durante las colectas de verano de 1994 en Huelden y en Piruquina bajo los árboles aislados de *Drimys winteri* y se compararon con los registrados bajo los árboles de *Amomyrtus luma* durante este mismo período para las dos localidades (Tabla 1).

3. Factores que modifican la composición y abundancia de la lluvia de semillas

3.1. Efecto de la granivoría

Se evaluó la sobrevivencia de semillas expuestas a los vertebrados granívoros bajo las plantas percha y en sitios abiertos durante seis días en el verano de 1994 en ambas localidades. Se colocó un número conocido de semillas de las dos especies más abundantes en terreno (10 semillas en el caso de *Amomyrtus luma*, y 50 semillas en el caso de *Drimys winteri*), en bandejas de malla de fibra de vidrio verde de 900 cm² de superficie. Durante cinco noches consecutivas se instalaron 20 bandejas con semillas bajo igual número de plantas percha, y 20 bandejas con semillas en puntos al azar en terreno abierto, al menos a 5 m de distancia del árbol más

cercano. Cada mañana, durante cinco días seguidos, se contó el número de semillas que habían sido consumidas total o parcialmente por granívoros y se repusieron las semillas necesarias para mantener el número constante. Para determinar si existían diferencias significativas en la proporción de semillas depredadas por sitio (bajo versus fuera del dosel), se analizaron los datos con un análisis de varianza no paramétrico (Zar 1989), donde la especie de árbol y el tipo de hábitat son los factores.

3.2. Banco de semillas

A fines de marzo de 1994 se determinó la capacidad germinativa de semillas almacenadas en muestras de suelo colectadas bajo los árboles y en los espacios abiertos en las localidades de Huelden y Piruquina. Se extrajeron 30 cilindros de suelo de 4,5 cm de diámetro y 10,0 cm de profundidad, tomando 10 muestras directamente bajo árboles de *Drimys winteri*, 10 bajo árboles de *Amomyrtus luma*, y 10 muestras en puntos en terreno abierto, apartados al menos 5 m de las plantas leñosas más cercanas. Una vez en el laboratorio, cada una de las muestras fue esparcida sobre una capa de vermiculita de 3 cm de profundidad en una bandeja plástica, con un área de 200 cm². Las bandejas fueron

mantenidas durante ocho semanas en una cámara de germinación a una temperatura de $20 \pm 5^\circ \text{C}$ y un fotoperíodo de 12 horas de luz y 12 de oscuridad y regadas diariamente. Cada plántula fue marcada al emerger con un anillo de alambre de colores y la fecha de emergencia registrada en una tabla. Las bandejas fueron observadas cada dos días hasta que no hubo nuevas germinaciones. Las plántulas fueron identificadas hasta especie, comparándolas con una colección de referencia herborizada en terreno durante la primavera anterior.

En junio de 1994 se colectó una segunda serie de muestras de suelo en Huelden y en Piruquina. En cada localidad se colectaron seis muestras (con tres réplicas) bajo seis plantas percha de cada especie (*Drimys* y *Amomyrtus*) y seis muestras (con tres réplicas) en sitios abiertos, apartados al menos 5 m de cualquier planta leñosa. El tratamiento fue el mismo descrito anteriormente, excepto que el conjunto de bandejas fue colocado en una cámara de incubación de precisión (Heraeus-Vötsch) y mantenido a 15°C con un fotoperíodo de 12 horas de luz y 12 de oscuridad, con riego diario. Las bandejas fueron observadas cada dos días durante 12 semanas. Al igual que en el experimento anterior, cada plántula emergida fue identificada y marcada con un anillo plástico de colores, codificado según la especie.

4. Efecto del árbol percha sobre plántulas y brinzales

Para establecer el efecto de la especie del árbol aislado sobre la abundancia y riqueza de especies de plántulas (individuos ≤ 10 cm de alto) y brinzales (individuos > 10 y ≤ 200 cm de alto y ≤ 5 cm diámetro), se efectuaron censos de individuos juveniles bajo los árboles percha, al concluir la principal época de dispersión de semillas en marzo de 1994, en los sitios sucesionales de Huelden y Piruquina. Los censos se efectuaron en parcelas de $0,5 \text{ m}^2$ ($0,71 \times 0,71$ m por lado) ubicadas bajo el dosel de cada uno de los árboles de *Drimys* y *Amomyrtus* donde se había registrado la lluvia de semillas (80 parcelas, 40 por localidad), y en cada uno de los puntos en áreas abiertas donde se habían instalado colectores de semillas (40 parcelas, 20 por localidad). En cada parcela se contaron todas las plántulas y brinzales de especies leñosas de fruto carnosos. Las plantas fueron identificadas a nivel de especie, comparándolas con un herbario de terreno preparado el verano anterior. Debido a la dificultad de separar plántulas y brinzales de *Myrceugenia ovata* de *Myrceugenia parvifolia*, éstas fueron agrupadas como *Myrceugenia* sp.

5. Análisis estadísticos

La localidad fue considerada como un factor en todos los análisis de varianza. Considerando que la extensión de los

períodos de fructificación de las especies estudiadas fue distinta entre localidades y entre especies, la lluvia de semillas bajo todas las plantas percha se expresó como semillas $m^{-2}día^{-1}$ para poder comparar los datos (véase de Foresta et al. 1984). Dado que los datos no presentaron una distribución normal, y que las varianzas en torno a los promedios resultaron ser heterogéneas, aún después de ensayar las transformaciones habituales (Prueba de Bartlett de homogeneidad de varianzas, Zar 1989); las comparaciones se efectuaron a través de análisis de varianza de rangos (Zar 1989), para comparar las tasas de dispersión de las semillas bajo y fuera del dosel arbóreo y bajo plantas con y sin frutos, y con análisis de varianza de dos vías de Friedmann para el resto de variables (Zar 1989). Considerando la forma de la distribución de los datos, a menos que se indique lo contrario, éstos se presentan en gráficos de "cajas y barras" donde se muestra el rango (barras), los cuartiles superior e inferior (cajas) y la mediana (línea transversal).

RESULTADOS

1. Caracterización de la cobertura leñosa en áreas sucesionales

Aunque la composición de especies alcanzó un 88% de similitud (índice de Sørensen), la cobertura leñosa total fue diferente en los dos sitios sucesionales de distinta edad. En Huelden, las plantas leñosas cubrían un 42,2% del terreno, mientras que en Piruquina un 81,1% (Tabla 2). El área cubierta por cada especie fue similar en ambas localidades; un análisis de Spearman mostró una correlación significativa entre los rangos de cobertura de las especies ($r = 0,754$; $P < 0,001$).

Los árboles representaron el 23,6% de la cobertura en Huelden y el 35,8% en Piruquina. En ambos sitios sucesionales las especies arbóreas más comunes fueron *Luma apiculata* (8,7% Huelden; 8,5% Piruquina); *Amomyrtus luma* (8,4% y 5,6%) y *Drimys winteri* (4,3% y 8,8%). *Myrceugenia ovata* var. *ovata* y *Ovidia pillopillo* se encontraron solamente en el sitio de Piruquina (Tabla 2).

En Piruquina, la cobertura arbustiva alcanzó el 45,3%, mientras que en Huelden alcanzó un 18,6%. Los arbustos más representados en Piruquina fueron *Gaultheria phillyreifolia* (18,9%) y *Berberis buxifolia* (17,3%); en Huelden fue *Pernettya mucronata*, con 9,4% de cobertura (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentaje de cobertura de planta leñosas con fruto carnoso, en dos sitios sucesionales secundarios de distinta edad en la Isla de Chiloé basado en interceptos acumulados a lo largo de 7 (Huelden) o 10 (Piriquina) transectos de 90 m de longitud

Especies	Huelden	Piriquina
Arboles		
<i>Drimys winteri</i>	4,3	8,8
<i>Luma apiculata</i>	8,7	8,5
<i>Amomyrtus luma</i>	8,4	5,6
<i>Myrceugenia ovata</i> var. <i>ovata</i>	-	5,0
<i>Myrceugenia ovata</i> var. <i>nannophylla</i>	1,0	2,0
<i>Ovidia pillopillo</i>	-	3,9
<i>Amomyrtus meli</i>	1,0	2,0
<i>Myrceugenia</i> sp.	0,1	0,8
<i>Rhaphithammus spinosus</i>	0,1	0,5
Sub total	23,6	35,8
Arbustos		
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	1,0	18,9
<i>Berberis buxifolia</i>	1,6	17,3
<i>Pernettya mucronata</i>	9,4	6,2
<i>Berberis darwinii</i>	5,4	1,8
<i>Rubus ulmifolius</i> *	0,5	0,5
<i>Ribes magellanicum</i>	0,5	0,5
<i>Myrteola nummularia</i>	0,2	0,1
Sub total	18,6	45,3
Total cobertura leñosa (%)	42,2	81,1
Número de especies	16	18

* especie introducida

2. Lluvia de semillas

2.1. Efecto percha

Tanto en Huelden como en Piruquina, el número de semillas dispersadas por aves bajo árboles aislados fue mayor que en los sitios abiertos (Fig. 2). Un análisis de varianza (ANOVA de rangos, Zar 1989), indicó que existían diferencias significativas entre sitios bajo perchas y sitios abiertos ($F = 166,83$; $P < 0,001$); mientras que no existían diferencias entre localidades ($F = 0,52$; $P = 0,47$). Sin embargo, hubo interacción significativa entre los factores ($F = 11,24$; $P < 0,001$).

En Piruquina, la lluvia de semillas bajo el dosel de los árboles percha varió entre 0,00 y 8,00 semillas $m^{-2}día^{-1}$, con una mediana de 2,18 semillas $m^{-2}día^{-1}$; en contraste, la lluvia de semillas en los espacios abiertos entre árboles varió entre 0,00 y 0,05 semillas $m^{-2}día^{-1}$, con una mediana de 0,01 semillas $m^{-2}día^{-1}$ (Fig. 2).

En Huelden, la lluvia de semillas de las especies leñosas bajo dosel arbóreo varió entre 0,04 y 4,25 semillas $m^{-2}día^{-1}$, con una mediana de 1,73 semillas $m^{-2}día^{-1}$. En contraste, la lluvia de semillas en sitios abiertos varió entre 0,00 y 0,05 semillas $m^{-2}día^{-1}$, con una mediana de 0,01 semillas $m^{-2}día^{-1}$ (Fig. 2).

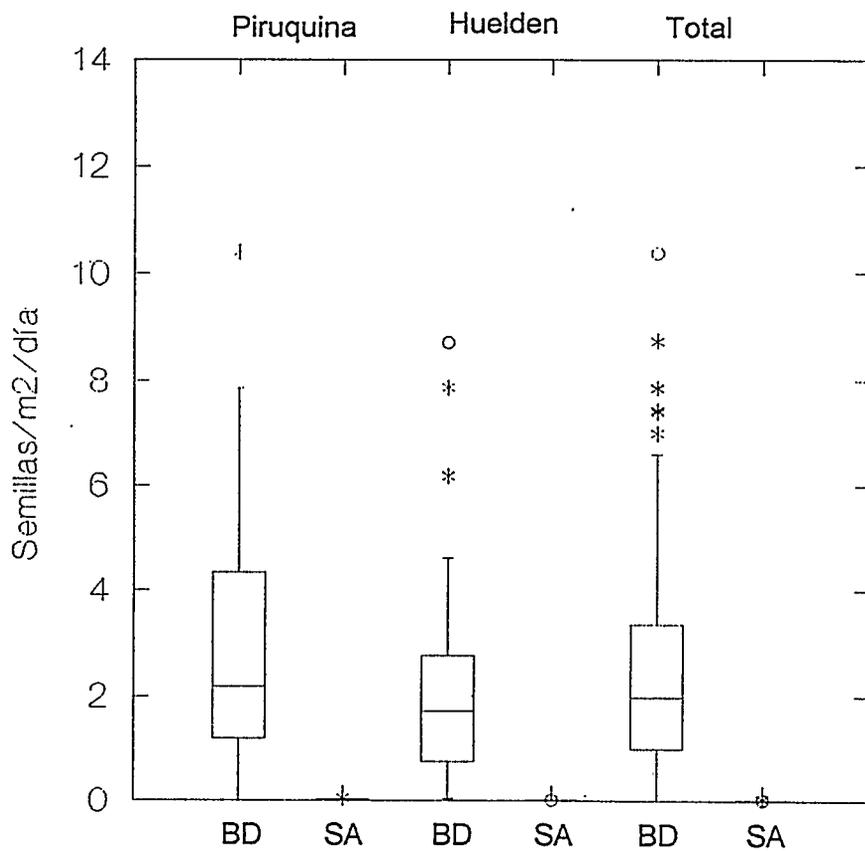


Figura 2. Lluvia de semillas de especies dispersadas por aves bajo y fuera del dosel leñoso en dos sitios sucesionales secundarios de distinta edad, Isla de Chiloé. El gráfico muestra el rango (línea vertical), la mediana (línea horizontal), y los cuartiles superior e inferior de las distribuciones (barra); los valores extremos se indican con una * (> 1,5 veces el rango intercuartil) o un círculo (> 3 veces el rango intercuartil). Las abreviaturas representan: BD = semillas bajo el dosel de árboles "percha"; SA = semillas en sitios abiertos.

Bajo el total de árboles percha, la lluvia de semillas varió entre 0,00 y 7,00 semillas $m^{-2}día^{-1}$, con seis registros extremos (de un total de 80) comprendidos entre 7,05 y 10,05 semillas $m^{-2}día^{-1}$. En comparación, en el total de sitios abiertos sin cobertura leñosa, la lluvia de semillas no superó las 0,05 semillas $m^{-2}día^{-1}$ (Fig. 2).

Tanto Piruquina como Huelden mostraron diferencias en la riqueza de especies de semillas encontradas bajo árboles percha y en sitios abiertos entre árboles (Fig. 3). Un análisis de varianza (ANOVA de rangos, Zar 1989) indicó diferencias significativas bajo árboles percha y sitios abiertos ($F = 116,45$; $P < 0,001$), y entre localidades ($F = 30,21$; $P < 0,001$). Además, hubo interacción significativa entre los factores hábitat-localidad ($F = 8,31$; $P < 0,001$).

En Piruquina, la riqueza de especies representadas en la lluvia de semillas de plantas de fruto carnosos, acumulada a lo largo de 106 días de colecta bajo plantas percha, varió entre 3 y 13 especies, con una mediana de 7. Durante el mismo período, en los sitios abiertos se registraron entre 0 y 4 especies en la lluvia de semillas, con una mediana de 0 (Fig. 3).

A lo largo de 88 días de colecta en Huelden, se registraron entre 1 y 9 especies de semillas de plantas de

fruto carnoso bajo las perchas, con una mediana de 5. En contraste, la riqueza de semillas de plantas de fruto carnoso registrada durante el mismo período en los sitios abiertos varió entre 0 y 2 especies, con una mediana de 0 y un sólo punto de colecta donde se registraron 3 especies de semillas (Fig. 3).

Bajo el total de plantas percha se registraron entre 0 y 12 especies de semillas a lo largo del período de producción de frutos, con una mediana de 6 especies; sólo un árbol percha registró 13 especies de semillas bajo su copa. En contraste, la riqueza de especies de semillas de plantas de fruto carnoso en el total de sitios abiertos varió entre 0 y 4, con una mediana de una especie por punto de colecta (Fig. 3).

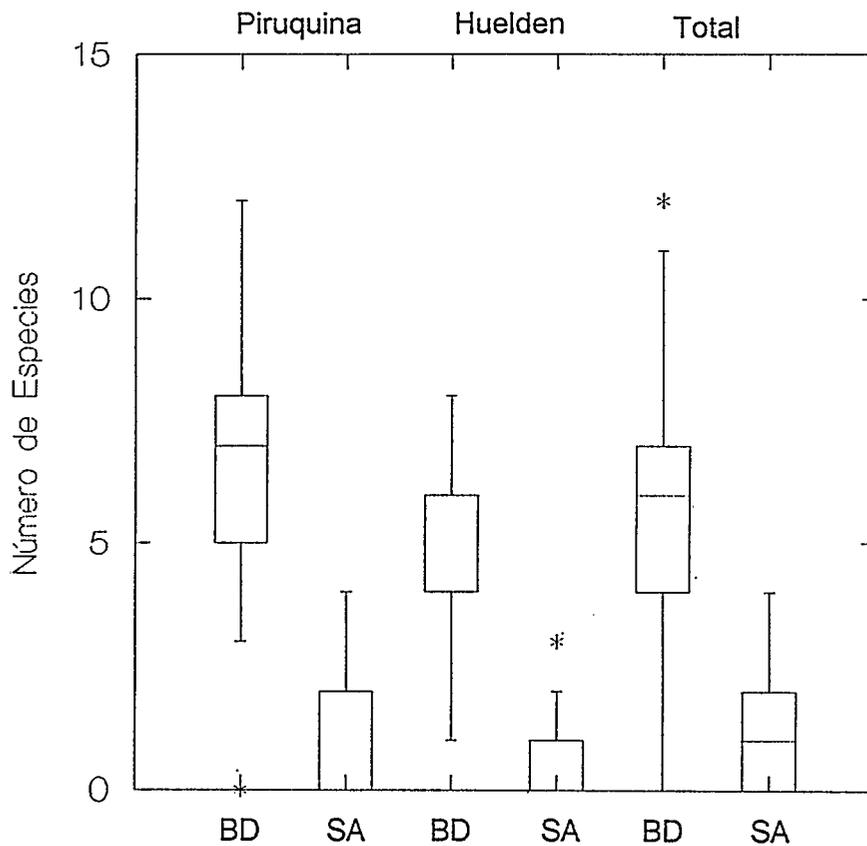


Figura 3. Riqueza de especies en semillas dispersadas por aves bajo y fuera del dosel leñoso en dos sitios sucesionales secundarios de distinta edad, Isla de Chiloé. El gráfico muestra el rango (línea vertical), la mediana (línea horizontal), y los cuartiles superior e inferior de las distribuciones (barra); los valores extremos se indican con una * (> 1,5 veces el rango intercuartil). Las abreviaturas representan: BD = semillas bajo el dosel de árboles "percha"; SA = semillas en sitios abiertos.

2.2. Efecto de la forma de vida y la presencia de frutos

Un análisis de varianza (ANOVA de rangos, Zar 1989) señaló que lluvia de semillas ornitócoras bajo árboles fue significativamente mayor que la registrada bajo arbustos ($F = 68,77$; $P < 0,0001$); y mayor bajo plantas con frutos que bajo plantas sin frutos ($F = 7,05$; $P < 0,05$); no hubo interacción entre los factores ($F = 3,65$; $P > 0,05$) (Fig. 4).

Bajo arbustos con frutos la lluvia de semillas varió entre 0,00 y 1,24 semillas $m^{-2}día^{-1}$, con una mediana de 0,31; mientras que bajo arbustos sin frutos la lluvia varió entre 0,00 y 1,16 semillas $m^{-2}día^{-1}$, con una mediana de 0,27 (Fig. 4).

Bajo árboles con frutos la lluvia de semillas varió entre 2,26 y 9,09 semillas $m^{-2}día^{-1}$, con una mediana de 2,94 semillas $m^{-2}día^{-1}$; mientras que bajo árboles sin frutos, la varió entre 0,00 y 4,12 semillas $m^{-2}día^{-1}$, con una mediana de 1,50 (Fig. 4).

Un análisis de varianza (ANOVA de rangos, Zar 1989) mostró que la riqueza de especies en la lluvia de semillas fue mayor bajo árboles ($F = 29,67$; $P < 0,001$); pero no hubo diferencias entre plantas con y sin frutos ($F = 0,95$; $P > 0,05$); no existió interacción entre estos factores ($F = 0,26$; $P > 0,05$) (Fig. 5).

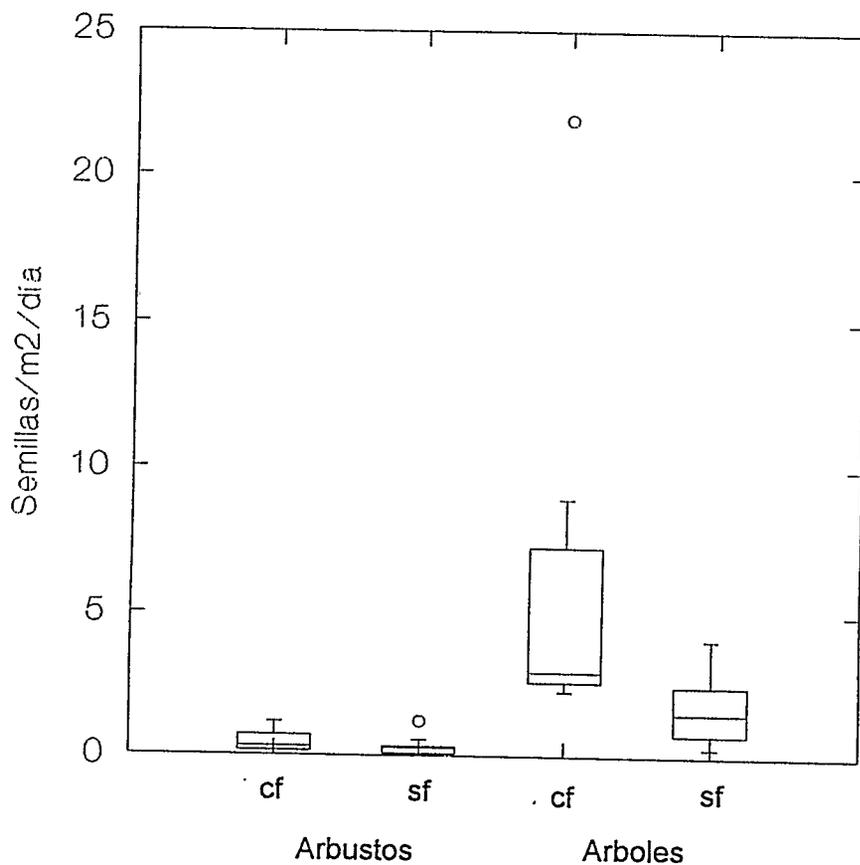


Figura 4. Lluvia semillas de especies leñosas dispersadas por aves bajo arbustos y árboles con y sin frutos, en un sitio sucesional secundario temprano (Huelden), Isla de Chiloé. El gráfico muestra el rango (línea vertical), la mediana (línea horizontal), y los cuartiles superior e inferior de las distribuciones (barra); los valores extremos se indican con un círculo (> 3 veces el rango intercuartil). Las abreviaturas representan: cf = plantas con frutos; sf = plantas sin frutos.

Tanto bajo arbustos con frutos como sin frutos, se registraron entre 0 y 3 especies de semillas de plantas de fruto carnosos, con una mediana de 1. Sólo un arbusto con frutos registró 4 especies de semillas bajo su copa (Fig. 5).

Bajo árboles con frutos se registraron entre 2 y 4 especies distintas de semillas, con una mediana de 3 especies (Fig. 5). Sólo un árbol registró 6 especies (Fig. 5). Bajo ocho de los diez árboles sin frutos se registraron 3 especies distintas de semillas, por lo que tanto el rango como la mediana fueron de 3; dos árboles registraron valores extremos de 2 y 4 especies de semillas bajo su copa (Fig. 5).

2.3. Efecto de la especie de planta percha

Durante el verano de 1994, la lluvia de semillas bajo *Amomyrtus luma* fue menor que bajo *Drimys winteri* en ambas localidades sucesionales (Fig. 6). Un análisis de varianza (Friedmann de dos vías) indicó que el efecto de la especie fue significativo ($H = 13,02$; $P < 0,01$); mientras que ni el efecto de la localidad ($H = 2,90$; $P > 0,05$); ni la interacción especie-localidad ($H = 1,44$; $P > 0,05$), fueron significativos.

En Huelden, la lluvia de semillas bajo *Amomyrtus luma* varió entre 0,04 y 3,00 semillas $m^{-2}día^{-1}$, con una mediana de

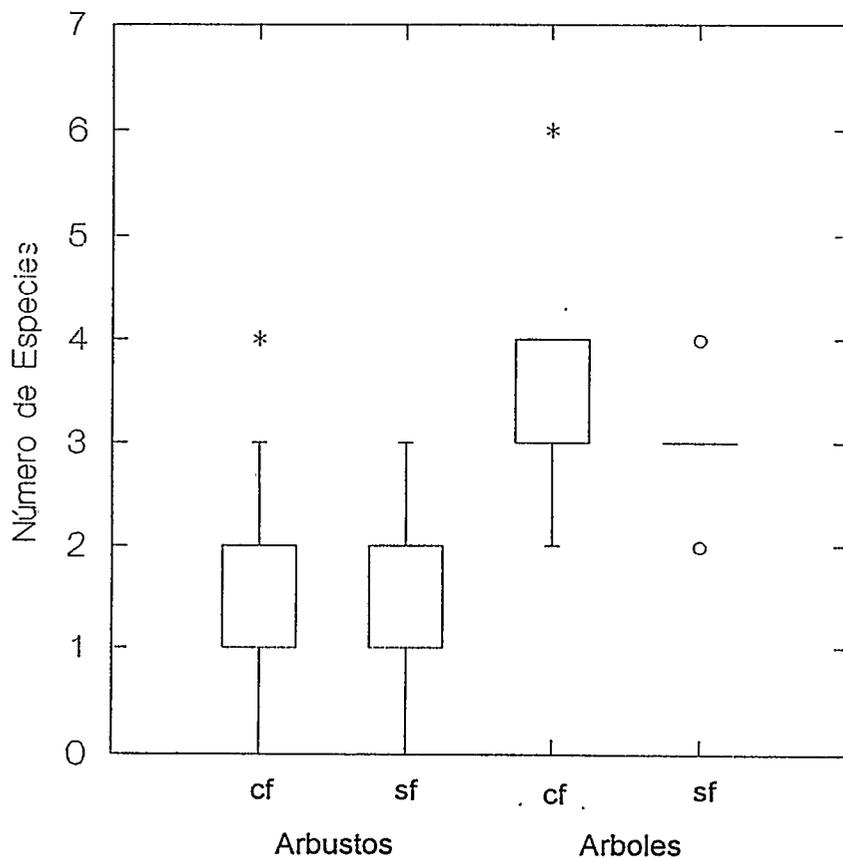


Figura 5. Riqueza de especies de semillas dispersadas por aves bajo arbustos y árboles con y sin frutos, en un sitio sucesional secundario temprano (Huelden), Isla de Chiloé. El gráfico muestra el rango (línea vertical), la mediana (línea horizontal), y los cuartiles superior e inferior de las distribuciones (barra); los valores extremos se indican con una * (> 1,5 veces el rango intercuartil) o un círculo (> 3 veces el rango intercuartil). Las abreviaturas representan: cf = plantas con frutos; sf = plantas sin frutos.

0,86 semillas $m^{-2}dia^{-1}$; sólo un árbol registró 4,25 semillas $m^{-2}dia^{-1}$ (Fig 6).

En Piruquina, la lluvia de semillas bajo *Amomyrtus luma* varió entre 0,00 y 5,00 semillas $m^{-2}dia^{-1}$, con una mediana de 2,00 semillas $m^{-2}dia^{-1}$; se registró un valor extremo de 10,54 semillas $m^{-2}dia^{-1}$. Exceptuando el valor extremo, bajo el total de árboles de *Amomyrtus luma* la lluvia de semillas varió entre 0,00 y 5,00 semillas $m^{-2}dia^{-1}$, con una mediana de 1,00 semillas $m^{-2}dia^{-1}$ (Fig. 6).

En Huelden, la lluvia de semillas bajo *Drimys* varió entre 1,00 y 6,00 semillas $m^{-2}dia^{-1}$, con una mediana de 2,25 semillas $m^{-2}dia^{-1}$. En Piruquina, la lluvia de semillas bajo árboles de *Drimys winteri* varió entre 0,05 y 8,00 semillas $m^{-2}dia^{-1}$, con una mediana de 3,33 semillas $m^{-2}dia^{-1}$. Bajo el total de árboles de *Drimys* la lluvia de semillas varió entre 0,05 y 9,00 semillas $m^{-2}dia^{-1}$, con una mediana de 2,50 semillas $m^{-2}dia^{-1}$ (Fig. 6).

El porcentaje de semillas conoespecíficas que pudieran provenir de la misma planta percha había sido estimado durante el verano de 1993 para estas mismas localidades (Anexo 5). En esa oportunidad se determinó que no existían diferencias significativas entre el porcentaje de semillas de *Drimys winteri* que cayó bajo árboles con frutos de esta misma

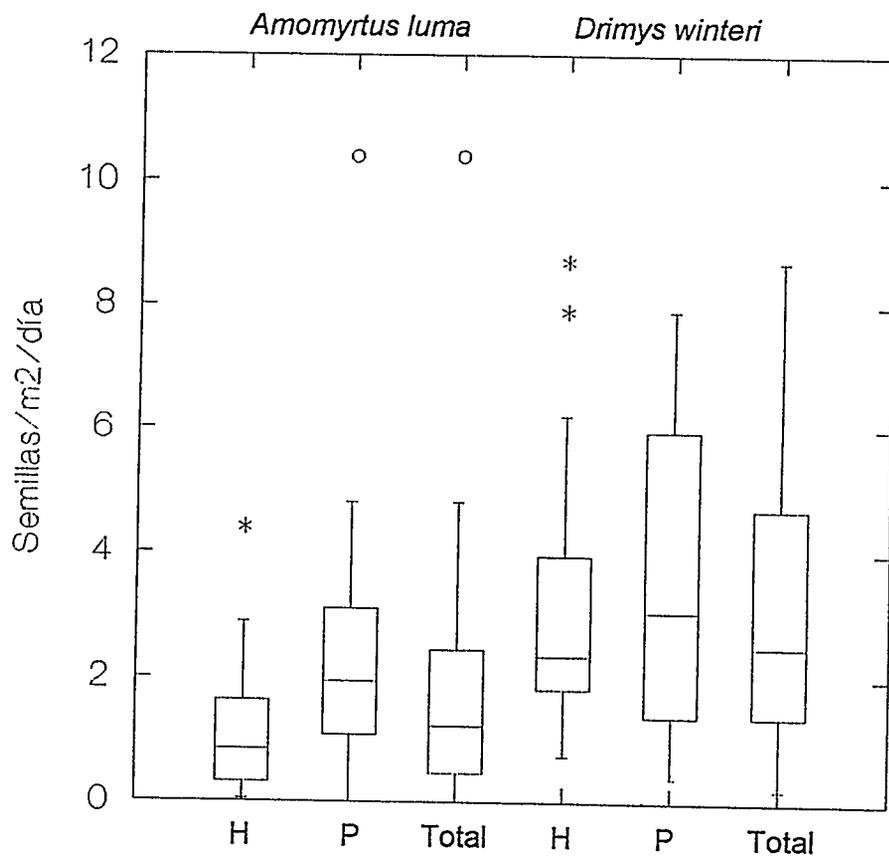


Figura 6. Lluvia de semillas dispersadas por aves bajo el dosel de árboles de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en dos sitios sucesionales secundarios, Isla de Chiloé. El gráfico muestra el rango (línea vertical), la mediana (línea horizontal), y los cuartiles superior e inferior de las distribuciones (barra); los valores extremos se indican con una * (> 1,5 veces el rango intercuartil) o un círculo (> 3 veces el rango intercuartil). Las abreviaturas representan: H = Huelden; P = Piruquina; Total = total de árboles de cada especie.

especie (68,87%) y el porcentaje de semillas de *Drimys winteri* que cayó bajo árboles de *Drimys winteri* sin frutos (68,95%). Bajo árboles de *Amomyrtus luma* ocurrió otro tanto: el porcentaje de semillas de *Amomyrtus luma* que cayó bajo árboles con frutos (79,86%) no fue significativamente diferente del porcentaje de semillas de *Amomyrtus luma* que cayó bajo individuos sin frutos (84,13%) (Anexo 5). En consecuencia, se resolvió no excluir de los cálculos la contribución de las semillas conoespecíficas, suponiendo que la mayoría de ellas provendría de individuos distintos del árbol percha que estaba siendo monitoreado.

Un análisis de varianza (Friedmann de dos vías) mostró que la riqueza de especies de semillas fue significativamente mayor bajo *Drimys* ($H = 7,97$; $P < 0,001$); y mayor en Piruquina ($H = 19,55$; $P < 0,001$). No hubo interacción entre los factores especie-localidad ($H = 3,60$; $P > 0,05$) (Fig. 7).

En Huelden, bajo *Amomyrtus luma* se registraron entre 1 y 8 especies de semillas de fruto carnosos por árbol percha, con una mediana entre 5 y 6. En Piruquina bajo *Amomyrtus luma* se registraron entre 3 y 10 especies por árbol percha, con una mediana entre 6 y 7. Bajo el total de árboles de *Amomyrtus*, la riqueza de especies de semillas varió entre 1

y 10 especies por percha, con una mediana de 6. Sólo un árbol registró 1 especie de semillas de plantas de fruto carnosos bajo su copa (Fig. 7).

En Huelden, la riqueza de especies de semillas registrada bajo *Drimys winteri* varió entre 4 y 8 especies por árbol percha, con una mediana de 5 especies por percha. En Piruquina, la riqueza de especies bajo *Drimys winteri* varió entre 6 y 13 especies de semillas, con una mediana de 9 especies por percha (Fig. 7).

Bajo el total de árboles de *Drimys*, la riqueza de especies de semillas de plantas de fruto carnosos osciló entre 4 y 13 especies, con una mediana de 7 (Fig. 7).

El número total de semillas colectadas a lo largo del verano bajo los 80 árboles percha, separadas por especies y localidades, se muestra en el Anexo 1.

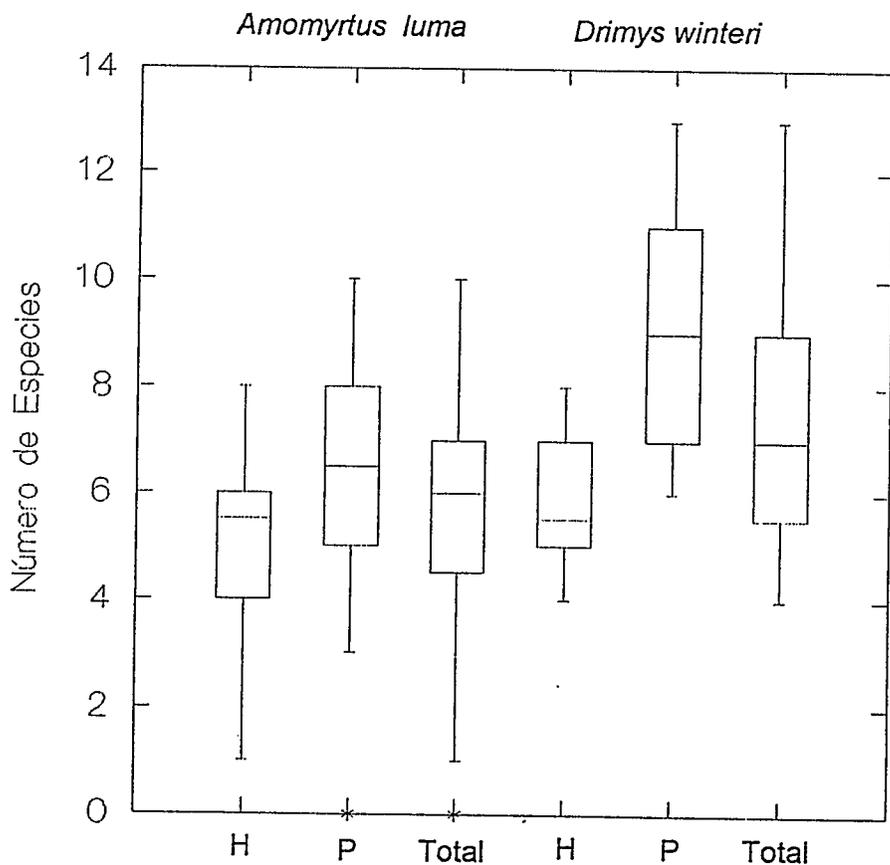


Figura 7. Riqueza de especies de semillas dispersadas por aves bajo árboles de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en dos sitios sucesionales secundarios, Isla de Chiloé. El gráfico muestra el rango (línea vertical), la mediana (línea horizontal), y los cuartiles superior e inferior de las distribuciones (barra). Los valores extremos ($> 1,5$ veces la distancia intercuartil) se indican con una *. Las abreviaturas representan: H = Huelden; P = Piruquina; Total = total de árboles de cada especie.

3. Factores que modifican la abundancia de semillas

3.1. Sobrevivencia a la granivoría

En ambas localidades sucesionales el consumo de semillas expuestas a los granívoros bajo árboles percha fue mayor que en los sitios abiertos (Tabla 3). Las diferencias fueron estadísticamente significativas ($H = 600$; $P < 0,0001$; Kruskal-Wallis).

En Piruquina, sobrevivió un 91,0% de las semillas de *Amomyrtus luma*, y un 97,8% de las semillas de *Drimys winteri* expuestas a los granívoros en los sitios abiertos. Por otra parte, un 80% de las semillas de *Amomyrtus luma* y un 35,6% de las semillas de *Drimys winteri* colocadas bajo los árboles sobrevivió (Tab. 3).

En Huelden, sobrevivió un 83,0% de las semillas de *Amomyrtus luma*, y un 97,0% de las semillas de *Drimys winteri* expuestas a los granívoros en los sitios abiertos. En contraste, el porcentaje de sobrevivencia de las semillas de *Amomyrtus luma* bajo árboles fue de 49,0%, mientras que solamente un 17,8% de las semillas de *Drimys winteri* colocadas bajo dosel sobrevivió a los granívoros.

3.2. Germinación desde el banco de semillas

La germinación de plántulas de especies leñosas de fruto carnosos a partir de semillas almacenadas en las muestras de

Tabla 3. Variación en la sobrevivencia de semillas expuestas a la granivoría bajo árboles percha y en sitios abiertos (N = 20 réplicas por especie, hábitat y localidad). En cada ensayo, se utilizaron semillas de *Amyrtus luma* y semillas de *Drinys winteri*.

Especie de semilla Habitat/ Localidad	No. de semillas iniciales	No. de semillas sobrevivientes	% de sobrevivencia
<i>Amyrtus luma</i>			
sitio abierto			
Piriquina	200	182	91.0
Huelden	200	166	83.0
bajo árboles			
Piriquina	200	160	80.0
Huelden	200	98	49.0
<i>Drinys winteri</i>			
sitio abierto			
Piriquina	1000	978	97.8
Huelden	1000	970	97.0
bajo árboles			
Piriquina	1000	356	35.6
Huelden	1000	178	17.8

suelo colectadas a fines de verano y a principios del invierno fue muy escasa, tanto en las muestras obtenidas bajo los árboles percha como entre las muestras obtenidas en terreno abierto.

En la primera colecta (marzo 1994), entre las muestras de suelo obtenidas bajo *Drimys winteri*, únicamente germinó una plántula de *Fuchsia magellanica*. Entre las muestras extraídas bajo *Amomyrtus luma* sólo germinó una plántula de *Nertera granadensis*. No germinaron plántulas de especies leñosas de fruto carnoso en ninguna de las muestras extraídas en los espacios abiertos en esta oportunidad.

Entre las muestras extraídas bajo *Drimys winteri* a principios del invierno (junio), germinaron una plántula de *Drimys winteri*, una de *Myrteola nummularia*, dos de *Nertera granadensis* y una de *Ribes* sp. Entre las muestras obtenidas bajo *Amomyrtus luma* en esta oportunidad, germinaron una plántula de *Berberis* sp., una de *Luzuriaga* sp. y una de *Nertera granadensis*. En esta oportunidad, entre las muestras de suelo obtenidas en sitios abiertos, solamente germinaron dos plántulas de *Gaultheria phillyreifolia* y una plántula de *Myrteola nummularia*.

4. Establecimiento de plántulas y brinzales bajo árboles percha

4.1. Plántulas

En ninguna de las dos localidades se encontraron plántulas de especies leñosas de fruto carnoso en el total de parcelas ubicadas en los sitios abiertos sin cobertura leñosa (Anexo 2). Un análisis de varianza (Friedmann de dos vías) no señaló diferencias significativas entre especies de árbol percha respecto al número de plántulas bajo su dosel ($H = 3,05$; $P > 0,05$). Hubo diferencias significativas entre localidades ($H = 21,11$; $P < 0,001$); pero no hubo interacción especie-localidad ($H = 3,74$; $P > 0,05$).

En Huelden, el número de plántulas bajo *Amomyrtus luma* varió entre 0 y 5 individuos por parcela, con una mediana de 2. Sólo un árbol registró 10 plántulas en la parcela bajo su dosel (Fig. 9). En Piruquina, el número de plántulas bajo *Amomyrtus luma* varió entre 0 y 75 plántulas por parcela; la mediana fue de 10 plántulas/parcela (Fig. 9). Bajo 33 de los 40 árboles de *Amomyrtus*, el número de plántulas varió entre 0 y 25 individuos por parcela, con una mediana de 5. Cuatro valores, de un total de 40, estuvieron comprendidos entre 30 y 45 plántulas por parcela. Además, se registraron tres valores extremos, comprendidos entre 50 y 75 plántulas por

parcela bajo esta especie (Fig. 9).

En Huelden el número de plántulas bajo *Drimys winteri* varió entre 0 y 21 plántulas por parcela, con una mediana de 7. (Fig. 9). En Piruquina el número de plántulas bajo *Drimys winteri* varió entre 0 y 44 individuos por parcela, con una mediana de 11. En esta localidad se registraron dos valores extremos de 60 y 95 plántulas por parcela bajo *Drimys*. Bajo el total de árboles de *Drimys* el número de plántulas por parcela osciló entre 0 y 35, con una mediana de 8; hubo tres valores extremos comprendidos entre las 50 y las 95 plántulas por parcela (Fig. 9).

En cuanto al efecto de la especie de árbol sobre la riqueza de especies de plántulas bajo dosel, un análisis de varianza (Friedmann de dos vías) mostró que la diferencia fue significativa entre especies ($H = 4,45$; $P = 0,01$); entre localidades ($H = 10,89$; $P = 0,01$); y para la interacción localidad-especie ($H = 6,67$; $P < 0,05$).

En Huelden se registraron entre 0 y 3 especies de plántulas por parcela bajo *Amomyrtus luma*, con una mediana de 1 (Fig. 10). En Piruquina, se registraron valores entre 0 y 6 especies; con una mediana de 3. Bajo el total de árboles de *Amomyrtus*, el número de especies de plántulas osciló entre 0 y 6, con una mediana entre una y 2 especies (Fig. 10).

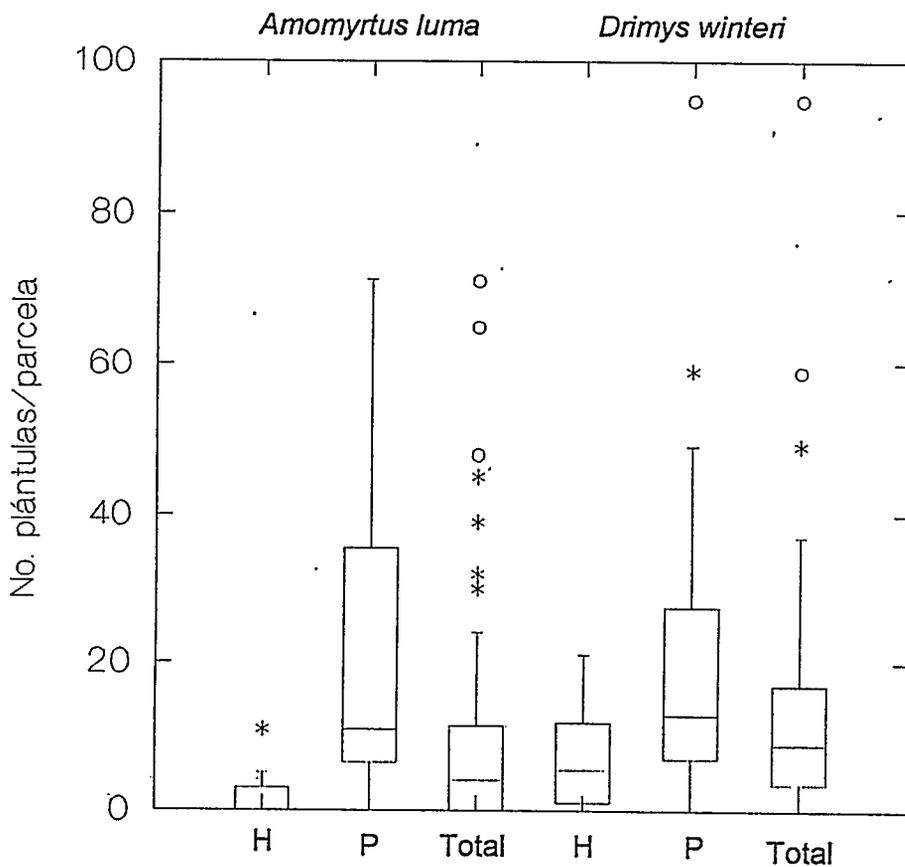


Figura 9. Número de plántulas de especies de fruto carnoso en parcelas de 0,5 m² bajo el dosel de árboles de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en dos sitios sucesionales secundarios, Isla de Chiloé. El gráfico muestra el rango (línea vertical), la mediana (línea horizontal), y los cuartiles superior e inferior de las distribuciones (barra). Se indican con una * los valores extremos (> 1,5 veces la distancia intercuartil) y con círculos. Las abreviaturas representan: H = Huelden; P = Piruquina; Total = total de árboles de cada especie.

En Huelden, el número de especies de plántulas bajo *Drimys winteri* varió entre 0 y 6 especies por parcela, con una mediana de 2. Bajo *Drimys winteri* en Piruquina se determinaron valores entre 0 y 6 especies por parcela; con una mediana entre 3 y 4 especies. Se registró un valor extremo de 8 especies bajo sólo un árbol aislado (Fig. 10).

Bajo el total de árboles de *Drimys*, el número de especies de plántulas osciló entre 0 y 8, con una mediana de 3 especies bajo cada árbol (Fig. 10).

El número y las especies de plántulas censadas bajo cada especie de árbol en ambas localidades se muestra en el Anexo 2.

4.2. Brinzales

No se encontraron brinzales de especies leñosas de fruto carnoso en el total de parcelas ubicadas en sitios abiertos en en ambas localidades.

El análisis de varianza (Friedmann de dos vías) mostró un efecto significativo de la especie de planta en la abundancia de brinzales ($H = 4,77$; $P < 0,05$). Además, hubo diferencias entre localidades ($H = 14,39$; $P < 0,01$). No hubo interacción significativa entre especie y localidad ($H = 0,26$; $P > 0,05$).

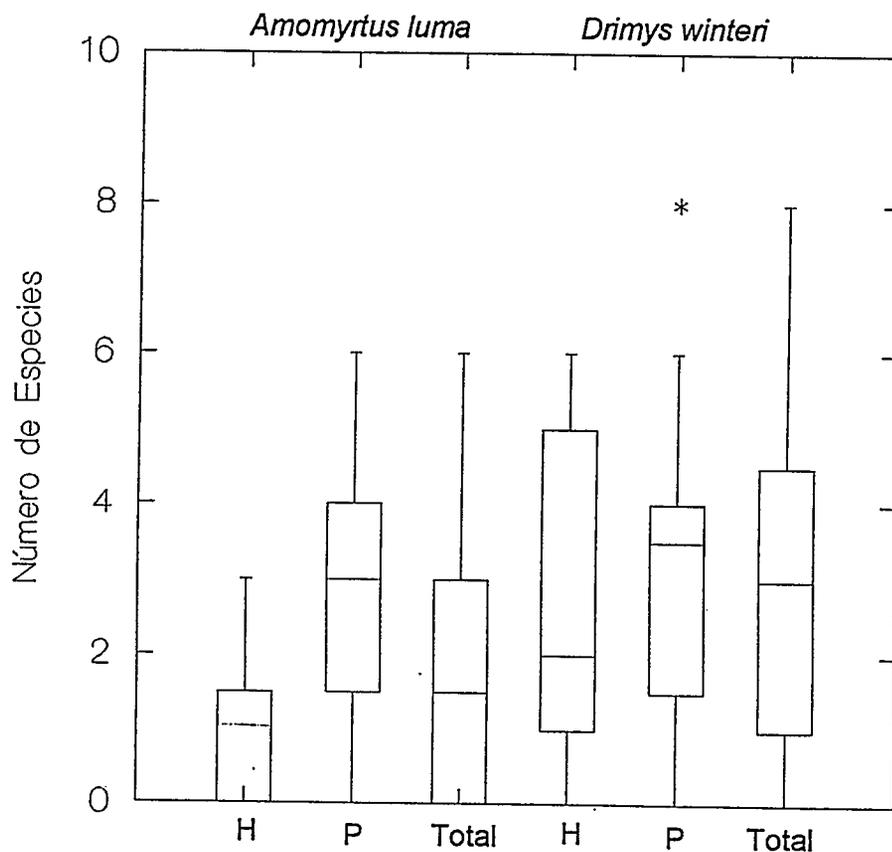


Figura 10. Riqueza de especies de plántulas de fruto carnoso bajo árboles de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en dos sitios sucesionales secundarios, Isla de Chiloé. El gráfico muestra el rango (línea vertical), la mediana (línea horizontal), y los cuartiles superior e inferior de las distribuciones (barra). Se indican con una * los valores extremos ($> 1,5$ veces la distancia intercuartil) y con círculos (> 3 veces la distancia intercuartil). Las abreviaturas representan: H = Huelden; P = Piruquina; Total = total de árboles de cada especie.

En Huelden se registraron entre 0 y 2 brinzales por parcela bajo *Amomyrtus luma*, con una mediana de 1. En Piruquina, el número de brinzales bajo *Amomyrtus* varió entre 0 y 24, con una mediana de 7 brinzales por parcela. Bajo el 95% de árboles de esta especie en ambos sitios sucesionales el número de brinzales por parcela osciló entre 0 y 16, con una mediana de 1; solamente se registraron dos valores extremos, de 23 y 24 brinzales/parcela, respectivamente (Fig. 11).

El número de brinzales por parcela bajo *Drimys winteri* en Huelden varió entre 0 y 2, con una mediana de 1, y valores de 4, 11 y 15 brinzales por parcela bajo tres árboles aislados (Fig. 11). En Piruquina se determinaron valores bajo *Drimys winteri* entre 0 y 19 brinzales por parcela; con una mediana de 2. El número de brinzales por parcela bajo el total de árboles de *Drimys* osciló entre 0 y 4. Se registraron valores extremos entre 8 y 20 individuos por parcela bajo siete árboles aislados (Fig. 11).

Respecto al efecto de la especie de árbol percha sobre la riqueza de especies de brinzales bajo su dosel, un análisis de varianza (Friedmann de dos vías) indicó que la diferencia entre *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* no fue significativa ($H = 0,45$; $P = 0,18$). Se encontró una

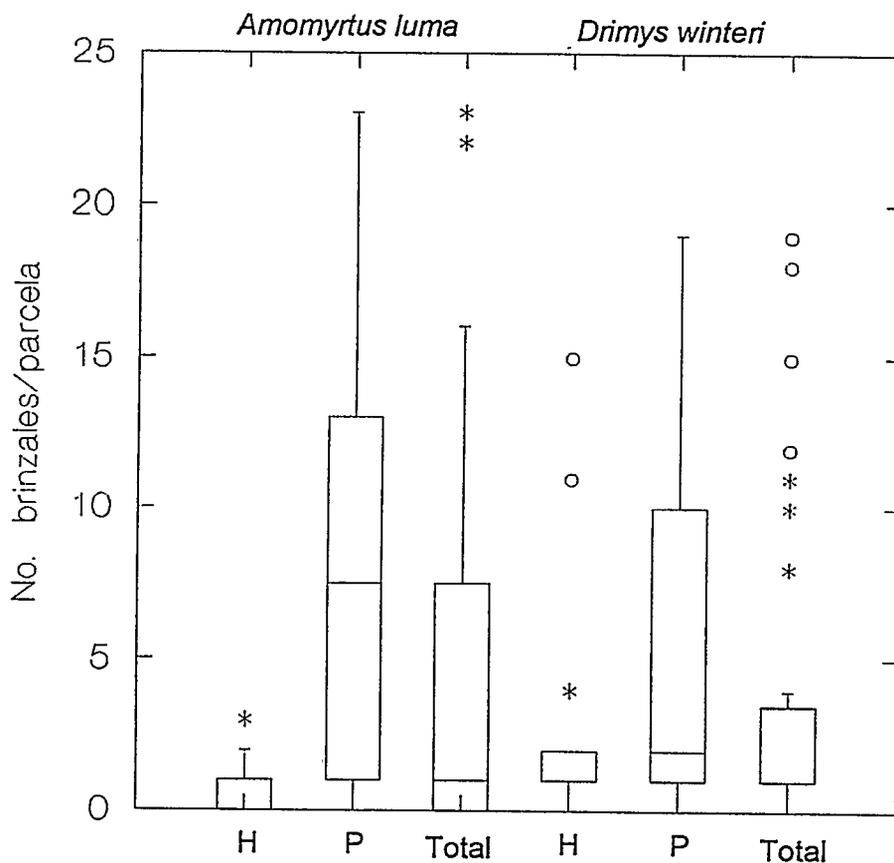


Figura 11. Número de brinzales de especies de fruto carnoso en parcelas de 0,5 m² bajo el dosel de árboles aislados de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en dos sitios sucesionales secundarios, Isla de Chiloé. El gráfico muestra el rango (línea vertical), la mediana (línea horizontal), y los cuartiles superior e inferior de las distribuciones (barra). Se indican con una * los valores extremos (> 1,5 veces la distancia intercuartil) y con círculos (> 3 veces la distancia intercuartil). Las abreviaturas representan: H = Huelden; P = Piruquina; Total = total de árboles de cada especie.

diferencia significativa entre localidades ($H = 10,76$; $P < 0,01$); y hubo interacción localidad-especie ($H = 5,29$; $P < 0,05$).

En Huelden, no se encontró más de una especie de brinzal por parcela bajo el total de árboles de *Amomyrtus luma*. En contraste, en Piruquina bajo *Amomyrtus* se registraron entre 0 y 5 especies de brinzales por parcela, con una mediana entre 1 y 2. Para todos los árboles de *Amomyrtus*, los valores oscilaron entre 0 y 3 especies; con una mediana de 1. Dos individuos registraron valores extremos de 4 y 5 especies de brinzales por parcela bajo su dosel, respectivamente (Fig. 12). En Huelden, se registraron entre 1 y 2 especies de brinzales por parcela bajo *Drimys*, con una mediana de 1. En Piruquina los valores bajo *Drimys* variaron entre 0 y 4 especies por parcela, con una mediana de 1. Bajo el total de árboles de *Drimys*, el número de especies de brinzales osciló entre 0 y 4, con una mediana de 1 (Fig. 12).

La especie y el número de brinzales bajo cada especie de árbol se reportan en el Anexo 3.

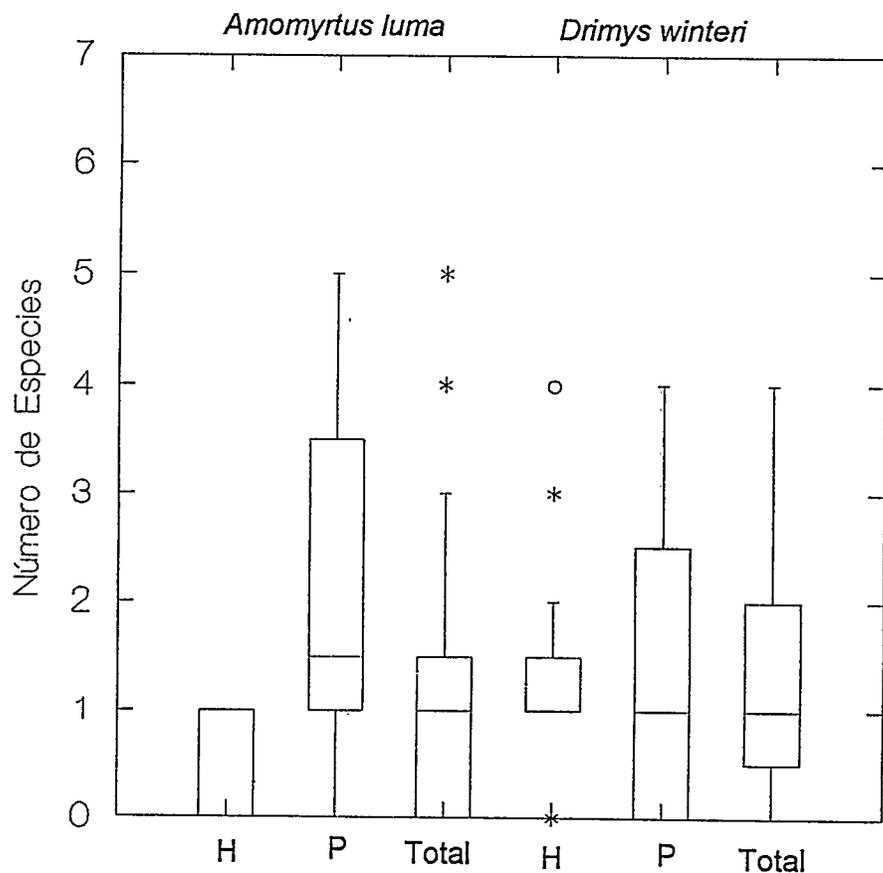


Figura 12. Riqueza de especies de brinzales de especies de fruto carnoso bajo árboles aislados de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en dos sitios sucesionales secundarios, Isla de Chiloé. El gráfico muestra el rango (línea vertical), la mediana (línea horizontal), y los cuartiles superior e inferior de las distribuciones (barra). Se indican con una * los valores extremos (> 1,5 veces la distancia intercuartil) y con círculos (> 3 veces la distancia intercuartil). Las abreviaturas representan: H = Huelden; P = Piruquina; Total = total de árboles de cada especie.

DISCUSION

1. Efecto percha en bosques de Chiloé

Los árboles aislados son fuentes de heterogeneidad espacial horizontal y vertical en ambos sitios sucesionales. El efecto percha, consistente en la concentración de la lluvia de semillas dispersadas por aves bajo árboles aislados, se manifestó en forma clara en los dos sitios de estudio que representaban distintas etapas del proceso sucesional secundario temprano del bosque lluvioso templado en Chiloé, corroborando el supuesto fundamental de esta tesis.

El reducido número de semillas y la pobreza de especies de semillas de plantas leñosas de fruto carnosos registrada en los sitios abiertos entre árboles aislados, en ambos sitios sucesionales, indica que en ausencia de perchas que atraigan a los agentes dispersantes, el progreso de la sucesión en sitios post-agricultura en Chiloé está limitado fundamentalmente por el arribo de semillas ornitócoras, en relación con otros factores como herbivoría o condiciones de establecimiento.

El patrón de abundancia de semillas dispersadas por aves determinado en los sitios sucesionales de Chiloé concuerda

con el sugerido por McDonnell & Stiles (1983); y con los patrones que Hoppes (1988), Murray (1988), Willson (1991) y Debussche & Isenmann (1994) han documentado para otras comunidades donde se han evaluado los patrones de abundancia de semillas de las especies ornitócoras. La abundancia de semillas ornitócoras es uniformemente baja en los sitios abiertos, con incrementos focalizados alrededor de las plantas percha donde se posan los agentes dispersantes.

2. Factores que modulan el efecto percha

En esta sección se discuten algunos de los factores que modulan la concentración de semillas bajo las plantas percha, tales como localidad sucesional, forma de vida de las plantas percha, carga de frutos y la especie de la percha, y se comparan los resultados obtenidos en esta tesis con los obtenidos en otros estudios que han investigado el patrón de la lluvia de semillas ornitócoras en ambientes sucesionales.

2.1. Efecto de la localidad

La composición específica de las especies leñosas de fruto carnoso, fuentes de semillas potenciales en ambos sitios sucesionales, fue similar y el análisis para comparar la abundancia de semillas dispersadas por aves bajo el total de

árboles percha de Piruquina y de Huelden no señaló diferencias significativas entre localidades. Sin embargo, la lluvia de semillas fue más rica en especies en el sitio sucesional más antiguo, Piruquina. El mayor desarrollo individual de las plantas fuente de semillas de este sitio podría ser el mecanismo que explica la mayor riqueza de especies en la lluvia de semillas de Piruquina. Este mayor desarrollo individual se traduciría en una mayor producción de frutos. Una mayor producción de frutos aumentaría la probabilidad de que las semillas de un mayor número de especies fueran dispersadas.

El patrón de aumento en la riqueza de especies invasoras relacionado con la edad del sitio sucesional que se determinó en Chiloé, coincide con el patrón reportado por Uhl et al. (1982a, b; 1988) para sucesiones secundarias de diferente edad en la región Amazónica, donde los sitios más antiguos registraron mayor riqueza de propágulos de especies leñosas. Además, este patrón no es exclusivo de bosques húmedos, pues coincide con el patrón de abundancia y riqueza de especies reportado por Debussche & Isenmann (1994), quienes compararon la lluvia de semillas en un mismo sitio sucesional en la zona mediterránea de Francia con 10 años de diferencia entre la primera y la segunda oportunidad. Debussche & Isenmann (1994)

encontraron que, para los mismos puntos de muestreo, en el mismo sitio sucesional, existían diferencias significativas en la abundancia y riqueza de especies de semillas; diferencias que atribuyeron al mayor desarrollo individual de las plantas que producían las semillas dispersadas por aves en esa sucesión.

2.2. Efecto de la forma de vida y la presencia de frutos

Tal como se había planteado, la lluvia de semillas ornitócoras bajo árboles fue más abundante y más rica en especies que la lluvia de semillas bajo arbustos. La presencia de frutos en las plantas percha también tuvo efecto significativo sobre la lluvia de semillas, siendo ésta más abundante bajo plantas con frutos. En otros sitios sucesionales el desarrollo vertical de la vegetación leñosa también incide directamente sobre la abundancia y riqueza de especies de propágulos (Herrera & Jordano 1981, Debussche et al. 1982, Uhl et al. 1982a, b; McDonnell & Stiles 1983). En cuanto al efecto de la presencia de frutos en el árbol percha, Herrera et al. (1994) también registraron mayor número de semillas ornitócoras bajo las plantas con frutos que bajo individuos sin frutos de la misma especie, en plantas dioicas.

Esto puede tener consecuencias para la sucesión, puesto que en la medida en que una mayor proporción de los árboles remanentes sean árboles que produzcan frutos, más abundante y más rica en especies será la lluvia de semillas invasoras.

McDonnell (1986) demostró el efecto de la altura usando "perchas" artificiales; encontró que más aves acudían a las perchas más altas y depositaban mayor número y más especies de semillas bajo éstas. Observaciones de las aves frugívoras efectuadas para esta tesis durante el verano 1992-93 en Chiloé, concordaron con el patrón descrito por McDonnell (1986). En las comunidades sucesionales de Chiloé hubo diferencias notorias en la frecuencia de visita de aves frugívoras como *Elaenia albiceps* o *Pyrope pyrope* a especies de árboles y arbustos. Se registraron entre 2 y 3 visitas de aves/hora a los árboles, versus mucho menos de una visita/hora a los arbustos, aún a individuos con frutos (Anexo 4). Por otra parte, en árboles con frutos se registró una tasa de visita de 2,82 aves/hora; mientras que en árboles sin frutos la tasa de visita fue de 1,19 aves/hora (Anexo 4). Como cada visita a menudo implica la depositación de semillas en las fecas del ave, es explicable que la lluvia de semillas bajo árboles haya sido mayor que bajo arbustos y que la lluvia de semillas bajo individuos con frutos haya sido mayor

que bajo individuos sin frutos.

Los resultados de este estudio sugieren que en comunidades donde predominan las plantas dispersadas por aves, el efecto de concentrar la abundancia y riqueza de propágulos de especies colonizadoras por parte de arbustos o de especies arbóreas sin frutos, será menor que el efecto de individuos de especies arbóreas con frutos. Por lo tanto, en comunidades donde las plantas percha no produzcan frutos el progreso de la sucesión será más lento y menos rico en especies, aunque será mayor que en áreas sin vegetación leñosa.

2.3. Contribución de las semillas conespecíficas y heteroespecíficas

Aunque las tasas de visita y la cantidad de semillas depositadas fue diferente, no se encontraron diferencias entre la proporción de semillas conespecíficas que caen bajo perchas con y sin frutos para las observaciones realizadas en 1993 (Anexo 5). Este resultado sugiere que la contribución del propio árbol percha a la lluvia de semillas conespecíficas que cae directamente bajo su copa es reducida, en comparación con las semillas exógenas.

Por otra parte, al comparar la abundancia de semillas

bajo los árboles percha durante el verano de 1994 en Huelden y Piruquina, la inclusión o exclusión de las semillas conespecíficas en los análisis no hizo variar significativamente los patrones de abundancia, confirmando la escasa contribución de un árbol percha con frutos a su propia lluvia de semillas.

La baja contribución de un individuo percha a su lluvia de semillas también pudo ser la causa de que la cantidad acumulada de semillas de *Drimys winteri* bajo árboles percha de *Amomyrtus luma*, determinada durante el verano de 1994 en el sitio sucesional de Piruquina, haya sido superior a la cantidad de semillas de *Amomyrtus luma* (Anexo 1).

Considerando que las aves frugívoras que frecuentan los sitios sucesionales de Chiloé generalmente no permanecen en el árbol percha donde se alimentan durante más de 5 minutos y que, después de alimentarse, demorarían al menos 25 minutos en defecar (C. Sabag, com. personal y observaciones personales); es predecible que las aves depositen escasas semillas del propio árbol percha en las trampas colocadas bajo su dosel.

En un bosque tropical húmedo de Costa Rica, Murray (1988) documentó que, una vez que las aves se alimentaban en una planta, frecuentemente volaban hacia otro árbol y allí

permanecían durante 10 o más minutos sin comer, hasta defecar. Por tanto, muy pocas semillas ornitócoras debieran caer bajo el dosel del mismo árbol que las produce, aunque muchas aves acudan a ese árbol para alimentarse.

La escasa contribución de un árbol percha a la lluvia de semillas ornitócoras que cae bajo su propio dosel sugiere que la composición específica y la producción de frutos de las plantas "fuente" y la frecuencia de visita de las aves dispersantes a las perchas están entre los factores que más contribuyen a modificar la abundancia y composición específica de las semillas (y eventualmente de las plántulas) que se acumulan en un sitio sucesional.

2.4. Efecto de la especie percha

En esta tesis se propuso que diferencias en la conducta o la preferencia alimenticia de las diferentes especies de aves dispersantes de semillas, podrían generar diferencias en la abundancia y riqueza de especies de semillas bajo distintas especies de árboles percha, aún cuando éstas especies fructificaran simultáneamente. En el verano de 1994 en ambas localidades de estudio, la lluvia de semillas fue significativamente más abundante y más rica en especies bajo *Drimys winteri* que bajo *Amomyrtus luma*. Es posible que la

diferencia entre especies se haya debido a la mayor "carga" de frutos por individuo que presentaron los árboles de *Drimys* en comparación con los de *Amomyrtus* durante el verano de 1994 (véase Tabla 1), y que esta mayor carga de frutos haya atraído mayor número de aves visitantes. Al mayor número de visitas, correspondería el mayor número de semillas ornitócoras encontradas bajo *Drimys*.

Esto puede ser importante en términos de especies con mayor o menor capacidad de generar focos de reclutamiento más o menos diversos en especies y estructura. Entre más diversos sean los focos de reclutamiento, más diversa será la comunidad sucesional.

Si fue la mayor producción de frutos en *Drimys* lo que determinó la mayor abundancia y riqueza de especies en la lluvia de semillas bajo estos árboles, deben considerarse otras variables antes de proceder a generalizaciones. En primer lugar, la producción de frutos en *Drimys winteri* puede variar considerablemente entre años (Donoso et al. 1985, y observaciones personales). Por ejemplo, en el experimento para comparar el efecto de diferentes formas de vida sobre la lluvia de semillas, efectuado durante el verano 1992-93 en Huelden, la lluvia de semillas determinada bajo árboles percha de *Drimys winteri* con frutos, no difirió de la lluvia

de semillas bajo *Amomyrtus luma* con frutos (Anexo 5). Además, aunque las épocas de maduración de frutos en *Drimys* y *Amomyrtus luma* coincidieron durante los períodos de estudio de 1993 y 1994, pueden no coincidir todos los años (cf. Smith-Ramírez 1992, Sabag 1993). Por lo tanto, las diferencias determinadas entre *Drimys* y *Amomyrtus* en cuanto a su efecto sobre la lluvia de semillas no son constantes en el tiempo.

Así, la variabilidad interanual en la producción de frutos en especies percha documentada en las localidades sucesionales de Chiloé, añade un elemento de heterogeneidad temporal, que modifica el patrón de depositación de semillas, determinado por la presencia de las perchas.

3. Factores que modifican la abundancia de semillas bajo la percha

En esta sección se discuten dos de los principales factores que modificarían la abundancia de semillas bajo los árboles percha después de la dispersión, como son la actividad de los vertebrados granívoros y la abundancia y persistencia del banco de semillas en el suelo.

3.1. Granivoría

Las pruebas de granivoría, así como trampeos en ambos sitios de estudio, confirmaron la presencia de al menos dos especies de roedores granívoros, *Abrothrix sanborni* y *Oryzomys longicaudatus*, en estas comunidades sucesionales. En ningún caso se observó granivoría en el suelo por aves, aunque existen varias especies potencialmente granívoras (Sabag 1993).

Los resultados de los experimentos de granivoría (efectuados con semillas de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma*, las especies cuyos frutos fueron más abundantes en los sitios de estudio) sugieren que, en promedio, un 65% de las semillas que cae bajo los árboles percha pueden ser consumidas, en comparación con una proporción inferior al 5% de semillas consumidas en los sitios abiertos.

Sería conveniente efectuar futuros ensayos sobre el efecto de la granivoría en la sucesión con un mayor número de especies de semillas, antes de proceder a una generalización.

En los sitios sucesionales de Chiloé el número de semillas fuera del dosel leñoso fue muy escaso, por lo que, si los granívoros tienen patrones de forrajeo densodependientes, no encontrarían suficiente alimento en estos lugares, y el tiempo de búsqueda sería mayor, exponiéndolos

más a la depredación.

A pesar de un mayor consumo de semillas bajo el dosel que en sitios abiertos por los granívoros, como las plantas percha reciben una abundante lluvia de semillas, su sobrevivencia sería suficiente para dar cuenta de la mayor densidad de semillas (y de plántulas) que se encontró bajo estas plantas. Esta explicación es congruente con el planteamiento de Bazzaz (1991), quien propone que, a una escala muy local, la alta densidad de semillas debajo de un árbol atrae a los granívoros, pero a una escala poblacional, el patrón de abundancia de semillas en agregados puede mantenerse, siempre y cuando existan suficientes puntos de concentración de alimento como para saciar a los depredadores.

3.2. Banco de semillas

Según los resultados obtenidos en esta tesis, el banco de semillas en bosques secundarios de Chiloé es limitado en individuos y riqueza de especies, por lo que no bastaría para generar las abundantes poblaciones de plántulas y la riqueza de especies leñosas que se registraron bajo los árboles aislados en los bosques secundarios. En otras sucesiones secundarias en bosques húmedos, tanto tropicales como

templados, se ha determinado también que el banco de semillas de especies leñosas en el suelo es escaso (Uhl et al. 1981, de Foresta et al. 1984, Pickett & McDonnell 1989, van der Valk & Pederson 1989, Guevara & Laborde 1990; pero véase Uhl et al. 1988), aunque las razones para esta falta de un banco de semillas pueden ser variadas y diferentes en cada caso.

En muchas especies pioneras la latencia de sus semillas es un fenómeno común, lo cual sugiere la existencia un banco de semillas abundante en el sotobosque (Uhl et al. 1982a,b; Alvarez-Buylla & Martínez Ramos 1990). Sin embargo, la sobrevivencia de este banco de semillas depende del impacto de la perturbación. Al igual que ocurre en numerosos otros sitios sucesionales post-agricultura (Uhl et al. 1982a, b; de Foresta et al. 1984, Guevara & Laborde 1990), es probable que en Chiloé el uso agrícola por varios años en forma continuada, sin una cobertura leñosa, contribuya a reducir drásticamente la cantidad de semillas almacenadas en el suelo.

La baja contribución del banco de semillas en el suelo a la regeneración del bosque secundario post-agricultura en Chiloé implica que la dispersión activa por parte de las aves frugívoras, sería el proceso más relevante en la invasión, condicionado por la calidad (e.g., forma de vida, especie,

oferta de frutos) y cantidad de las plantas percha del sitio sucesional, y por las etapas de desarrollo posterior de la vegetación.

4. Consecuencias del efecto percha para la sucesión

En esta sección se discuten algunas de las consecuencias del efecto del árbol percha sobre la sucesión secundaria en ambientes perturbados, considerando los patrones de abundancia y riqueza de especies de plántulas y renovales determinadas en los sitios sucesionales de Chiloé, y se proponen algunas hipótesis generales sobre el efecto de las plantas percha en el proceso de sucesión.

4.1. Patrón de establecimiento de plántulas y brinzales bajo árboles percha

En los sitios sucesionales de Chiloé no se encontraron plántulas ni brinzales de especies leñosas de fruto carnoso en las parcelas ubicadas en sitios abiertos. Esta distribución heterogénea de los individuos juveniles en Chiloé estaría condicionada en primer lugar, por la distribución heterogénea de la lluvia de semillas. Los resultados obtenidos en esta tesis indican que existe una correspondencia entre el patrón de lluvia de semillas y la

distribución espacial de las plántulas.

En cuanto al efecto de la especie percha sobre las plántulas y los brinzales, se encontró que la abundancia de plántulas bajo *Drimys winteri* no difirió significativamente de la abundancia de plántulas bajo *Amomyrtus luma*, lo cual es consistente con el hecho que la abundancia de semillas (que dan origen a estas plántulas) en un año determinado, puede diferir entre las especies de árboles percha. La densidad de plántulas fue mayor en el sitio más antiguo, lo que podría ser el resultado de una mayor concentración de semillas dispersadas en la temporada anterior y/o de diferencias en las condiciones de germinación brindadas por una mayor cobertura del dosel.

Por otra parte, la abundancia de brinzales difirió entre especies de plantas percha y entre localidades, lo cual también es consistente con la variabilidad establecida en los patrones de abundancia de las plántulas (y semillas). Es posible que la abundancia y riqueza de brinzales dependa por una parte, de la edad del sitio sucesional, y por otra, de las interacciones intra- e interespecíficas entre los individuos juveniles una vez establecidos bajo la planta percha.

Por ejemplo, la densidad y riqueza de especies de

brinzales fue mayor en el sitio sucesional de Piruquina, lo cual era esperable, dada la mayor edad de este sitio sucesional. En una sucesión secundaria, los bosques más antiguos acumularían mayor número de individuos juveniles, pertenecientes a un mayor número de especies, en la categoría de brinzal.

En cuanto al resultado de las interacciones intra- e interespecíficas, relevantes al proceso de establecimiento bajo un planta percha, deben considerarse las siguientes:

La planta percha puede proporcionar sombra y una capa de hojarasca termorreguladora, que retiene la humedad y modifica la cantidad de nutrientes del suelo (Yarranton & Morrison 1974, Gleadow 1982, Read & Hill 1983, Debussche & Isenmann 1994). Al depositar las semillas preferentemente bajo las perchas, los agentes dispersantes condicionan la emergencia de las plántulas a ese microhábitat en particular (Herrera et al. 1994). Las consecuencias a largo plazo del efecto percha dependen de si las condiciones bajo la planta percha son favorables para la germinación y establecimiento de las especies de plantas invasoras (Uhl et al. 1982a, b; Willson 1991). Bajo los árboles percha de Chiloé resultarían favorecidas principalmente las especies más generalistas, capaces de regenerar bajo dosel o en claros pequeños, como

Amomyrtus sp., *Myrceugenia* sp. y otras mirtáceas (Donoso 1989). La abundancia de brinzales de las especies sombra-tolerantes, como las mirtáceas, en el sitio sucesional de Piruquina (Anexo 4), confirmaría esta predicción.

Las especies ornitócoras que regeneran en claros grandes o sitios abiertos, como *Drimys winteri*, *Rhaphithamnus spinosus* o *Berberis* sp. (Donoso et al. 1985, Donoso 1989) serían menos favorecidas, y debieran ser menos abundantes. La escasez relativa de brinzales de *Drimys winteri* y *Berberis* sp., en relación con las especies sombra-tolerantes en ambos sitios sucesionales corroboraría esta predicción (Anexo 4).

Una explicación para la abundancia de árboles de especies medianamente sombra-intolerantes como *Drimys winteri* en muchos sitios sucesionales del sur de Chile (Veblen 1985, Donoso et al. 1985, Donoso 1989, Aravena 1991), y que es consistente con los censos de plántulas efectuados en esta tesis (véase Anexo 2), es que *Drimys* podría formar "bancos de plántulas", que se acumularían bajo el dosel de la planta percha que concentró sus semillas. El crecimiento de estas plántulas estaría limitado hasta que las condiciones de su entorno (como la muerte del árbol percha o la apertura del dosel por la caída de ramas) permitieran su desarrollo, en forma semejante al proceso de liberación del crecimiento de

plántulas que se ha descrito para algunos bosques primarios del sur de Chile (Veblen 1985).

La escasez de brinzales de las especies sombra-intolerantes como *Berberis buxifolia* no excluye la posibilidad de que estas especies "utilicen" el árbol percha como punto de ingreso al campo sucesional. Es probable que la curva de reclutamiento poblacional (*sensu* Janzen 1970, Hubbell 1980) de las especies sombra-intolerantes se encuentre un poco más alejada del árbol percha, en el margen de la proyección directa de su dosel, límite elegido para situar las parcelas de muestreo en este estudio.

4.2. Hipótesis sobre el "efecto percha"

La facilitación es una interacción biológica que ocurre durante la sucesión en la cual la vegetación pre-existente genera condiciones que promueven la colonización de nuevas especies en un sitio perturbado. Las plantas "percha" facilitan la colonización de plantas con frutos carnosos en sitios sucesionales secundarios. A partir de los resultados de esta tesis propongo acotar, dentro del contexto de una sucesión secundaria, bajo qué condiciones, y durante cuánto tiempo, opera la facilitación de la inmigración de propágulos a través del "efecto percha".

Cuando las plantas percha son individuos remanentes de la vegetación original que sobresalen del estrato herbáceo (cobertura leñosa inicial > 0), el efecto percha se manifiesta desde el inicio de la sucesión (Ti en la Fig. 13). Debido a un proceso de retroalimentación positiva, la facilitación del ingreso de propágulos en torno a los focos de colonización definidos por los individuos "percha" se incrementa rápidamente a medida que la cobertura aumenta, aunque la pendiente de la curva será menor en el caso que las plantas "percha" no produzcan frutos carnosos. Su efecto facilitador de la colonización cesa al cerrarse el dosel leñoso, a causa de que las plantas dejan de estar aisladas (Tc en la Fig. 13).

Cuando la perturbación inicial elimina completamente el dosel leñoso, sin perturbar el suelo, la facilitación no se manifiesta sino hasta que las primeras plantas leñosas se establecen y se desarrollan hasta sobresalir de la matriz herbácea (Ti P en la Fig. 13). En este caso, la intensidad del efecto se acentúa desde el momento en que las plantas pioneras alcanzan una altura mínima sobre el estrato herbáceo y una producción de frutos suficiente para atraer a las aves dispersantes de semillas en mayor medida que las perchas de baja altura y carentes de frutos carnosos (T m,

Fig. 13). El "efecto percha" cesa cuando la cobertura leñosa alcanza el 100%, (Tc P en la Fig. 13), porque el árbol deja de estar aislado y, por definición, ya no facilita la colonización del sitio, aunque siga atrayendo aves y éstas continúen depositando semillas bajo su dosel. La cobertura leñosa alcanza el 100% ya sea porque el núcleo de regeneración se hace continuo con núcleos sucesionales vecinos o con el dosel del bosque más cercano al sitio sucesional.

4.3. Efecto de distintas categorías de plantas percha

Es probable que los árboles y/o arbustos remanentes en un campo sucesional sean de diferentes especies, tamaños y edades. Esta variabilidad entre las perchas remanentes introduce, desde el inicio del proceso sucesional secundario, heterogeneidad espacial en los patrones de invasión y establecimiento. Esta heterogeneidad obedece, en primer lugar, a que la abundancia y diversidad de semillas de distintas especies, concentradas por distintas categorías de individuos percha en un mismo sitio sucesional, pueden ser muy diferentes, como demuestran los resultados de esta tesis. Por ejemplo, los patrones de colonización producidos por distintos tipos de plantas percha, un árbol con frutos y un

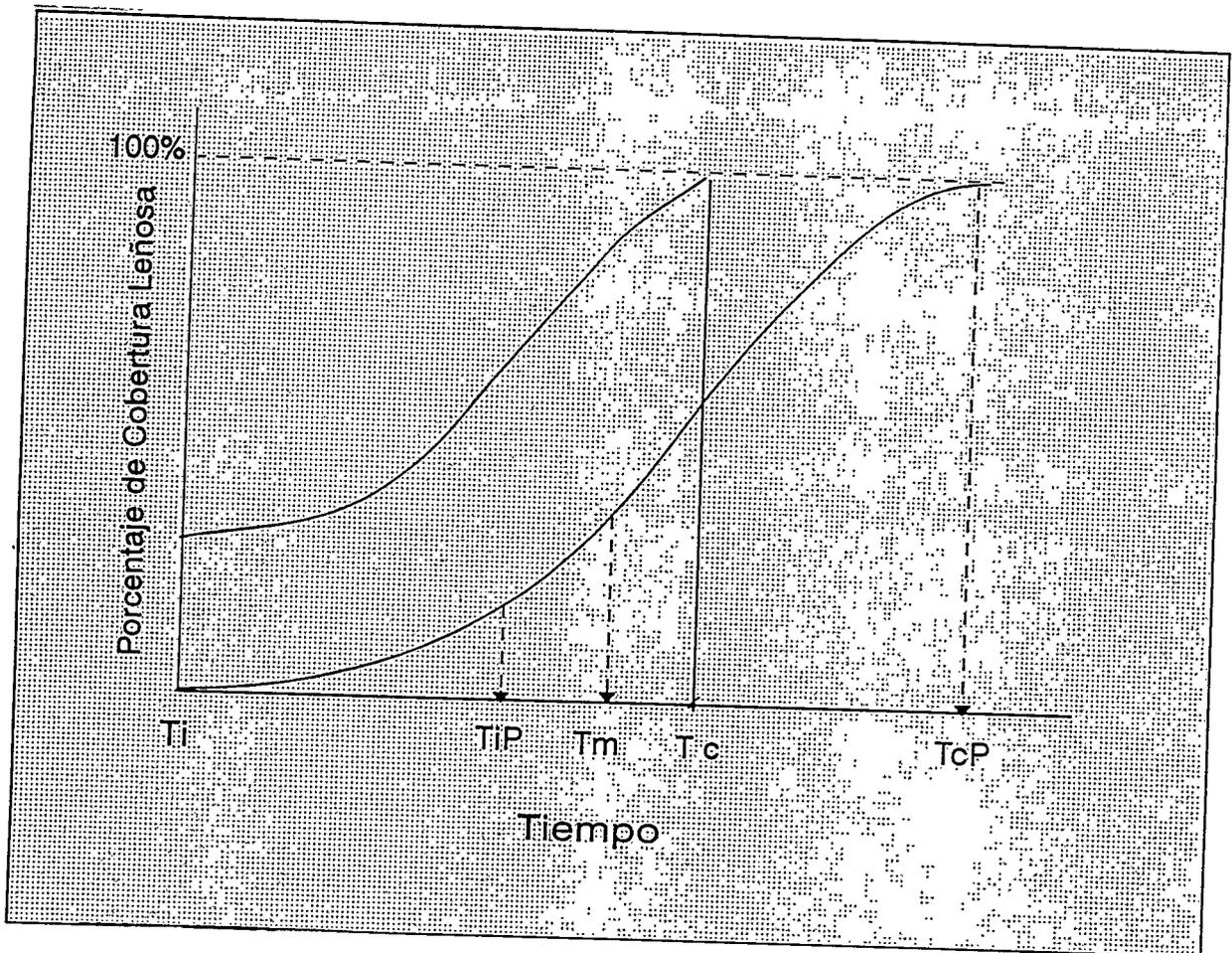


Figura 13. Presencia del efecto percha en relación al tiempo sucesional y al desarrollo de la cobertura leñosa en un sitio sucesional secundario cuando las perchas son árboles remanentes del bosque original y cuando son plantas pioneras. En el primer caso, la cobertura al tiempo inicial, $T_i > 0$, y se incrementa rápidamente conforme se integran los núcleos de regeneración en torno a las perchas remanentes. La pendiente de esta curva sería menor en el caso de que las plantas "percha" no produzcan frutos carnosos. El efecto percha cesa (T_c) al cerrarse completamente el dosel leñoso. Cuando la cobertura leñosa original fue totalmente eliminada por la perturbación, el efecto percha al inicio = 0; el efecto percha se inicia (T_{iP}) cuando las primeras perchas sobresalen de la matriz herbácea; se incrementa a partir del momento en que las perchas empiezan a producir frutos y se integran los núcleos de regeneración en torno a las perchas (T_m). El efecto percha cesa (T_{cP}) al cerrarse completamente el dosel leñoso

árbol joven sin frutos o un arbusto serían distintos:

Cuando la planta pecha es un árbol remanente, que quedó aislado siendo adulto, puede producir abundantes frutos carnosos en cada estación de fructificación. Como consecuencia, en cada estación de fructificación esta "percha" atrae muchas aves frugívoras de diversas especies, las cuales aportan cantidades variables y una diversidad fluctuante de especies de semillas, que se acumulan bajo su dosel. Por lo tanto, en un tiempo relativamente corto, se habrá conformado en torno a este árbol un núcleo de regeneración heterogéneo, integrado por plantas leñosas de diversas especies, tamaños y edades.

En contraste, cuando la planta remanente es un arbusto (o árbol joven pre-reproductivo), el número y variedad de aves frugívoras que atrae en cada estación es menor que el que atrae un árbol con frutos. En consecuencia, la cantidad y la diversidad de especies de semillas ornitócoras que se concentran en cada estación de fructificación bajo su dosel es menor que bajo un árbol con frutos. Por lo tanto, al cabo de un período equivalente al del ejemplo anterior, el núcleo de regeneración desarrollado en torno a esta planta pecha tiene: a) un menor número de individuos y b) es más pobre en especies.

En ambos casos, la diversidad de especies leñosas concentrada en torno al núcleo de regeneración depende en parte de la diversidad inicial de la comunidad "fuente" de semillas. Por ende, las conclusiones de los párrafos anteriores suponen que las "fuentes" de semillas en los dos casos son similares.

El efecto de las plantas percha sobre la riqueza de especies colonizadoras es dinámico. Cuando existen perchas remanentes, la riqueza de especies leñosas en el sitio sucesional es > 0 (Ti Fig. 14), porque al menos están presentes las semillas de la especie percha. Esta riqueza de especies invasoras se incrementa rápidamente conforme opera el efecto percha, hasta alcanzar un máximo antes que el efecto percha cese (T_c , Fig. 14).

En contraste, cuando la perturbación eliminó completamente el dosel leñoso, la riqueza de especies leñosas en los sitios abiertos al inicio es $= 0$; comienza a incrementarse a partir del momento en que las primeras perchas sobresalen de la matriz herbácea (T_{iP} , Fig. 14), se acelera cuando las perchas llegan a la madurez y empiezan a producir frutos carnosos (T_m , Fig. 14), y alcanza una asíntota que está determinada por la diversidad de especies de la "fuente" de semillas (T_{cP} , Fig. 14).

La riqueza que se alcanza en el tiempo T_{cP} , puede ser distinta de la riqueza de especies presente en el bosque original (R_P en la Fig. 14), puesto que algunas de las especies presentes antes de la perturbación podrían haberse extinguido localmente.

El efecto percha es un fenómeno dinámico cuya influencia sobre el proceso de colonización varía continuamente a lo largo del tiempo sucesional. Independientemente de si se trata de perchas remanentes o pioneras, la importancia del efecto percha, tanto sobre la tasa de invasión como sobre la diversidad de especies es baja al inicio (T_i , Fig. 15), se incrementa rápidamente hasta alcanzar un máximo (T_m , Fig. 15) y decrece en magnitud conforme empieza a cerrarse el dosel leñoso. Finalmente, cesa cuando el dosel leñoso se cierra (T_c , Fig. 15), y la colonización del sitio se completa.

4.4. Efecto comunitario de la nucleación

Integrando la variabilidad espacial local y temporal señaladas anteriormente, al cerrarse el dosel leñoso, el patrón de abundancia y diversidad de plantas leñosas generado en torno a los núcleos de sucesión representados por perchas remanentes será muy heterogéneo en su composición de especies, su estructura de tamaños y edades. La comunidad sucesional estará constituida de varios núcleos generados en

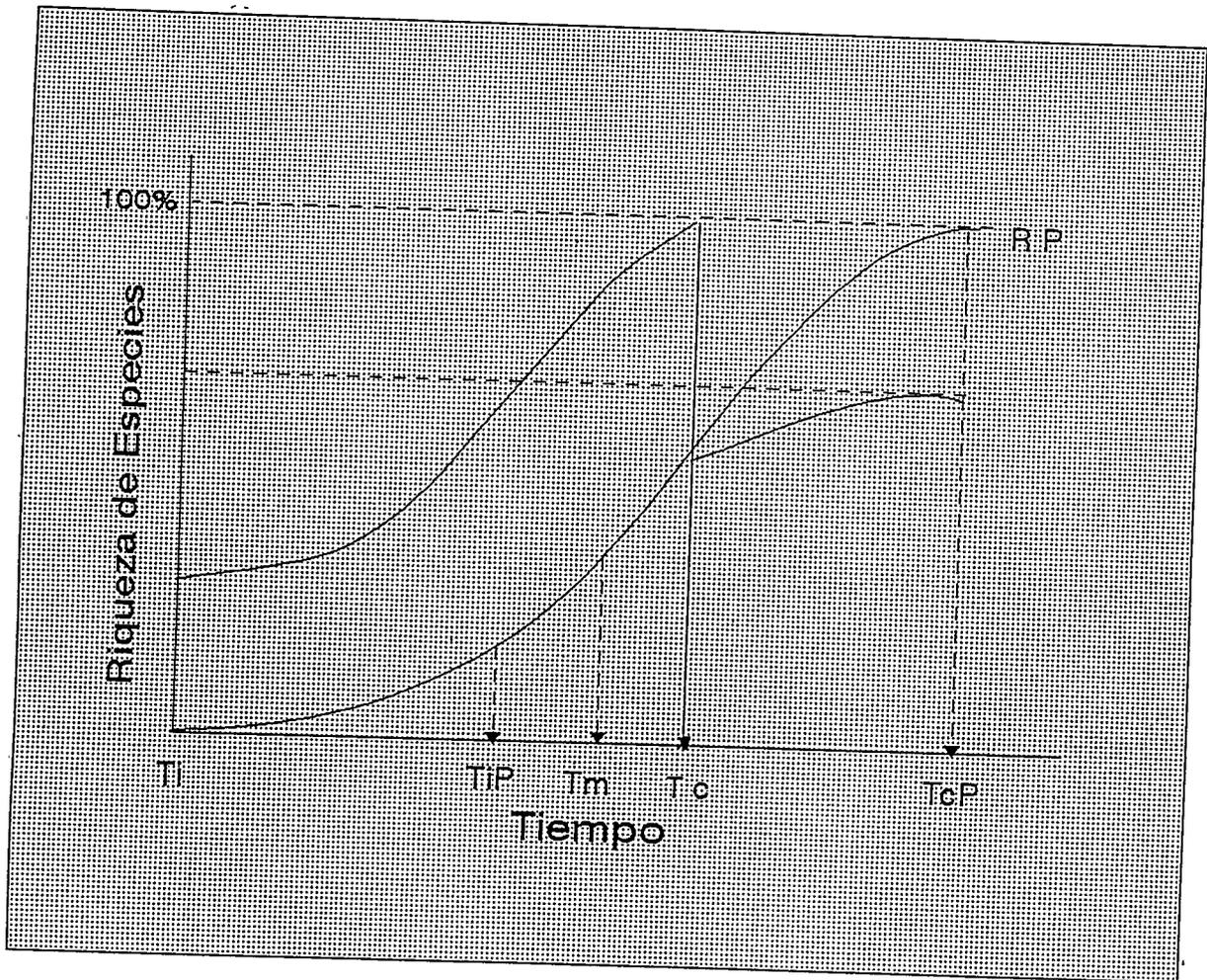


Figura 14. Consecuencias del efecto percha sobre la riqueza de especies en un sitio sucesional cuando existen perchas remanentes y cuando las perchas se desarrollan a partir de especies pioneras. En el primer caso, al tiempo que se inicia la sucesión secundaria (T_i) la riqueza de especies leñosas inicial es > 0 , y se incrementa rápidamente conforme se desarrolla el efecto percha. Cesa al tiempo que se cierra el dosel leñoso (T_c). En el caso de las perchas pioneras, el efecto de éstas sobre la riqueza de especies leñosas no se manifiesta sino hasta que las perchas sobresalen de la matriz herbácea (T_{iP}), se incrementa a partir del momento en que las perchas pioneras empiezan a producir frutos (T_m), y al igual que en el caso anterior, cesa al cerrarse el dosel leñoso (T_{cP}). Sin embargo, la riqueza de especies alcanzada puede ser diferente de la riqueza de especies original (RP).

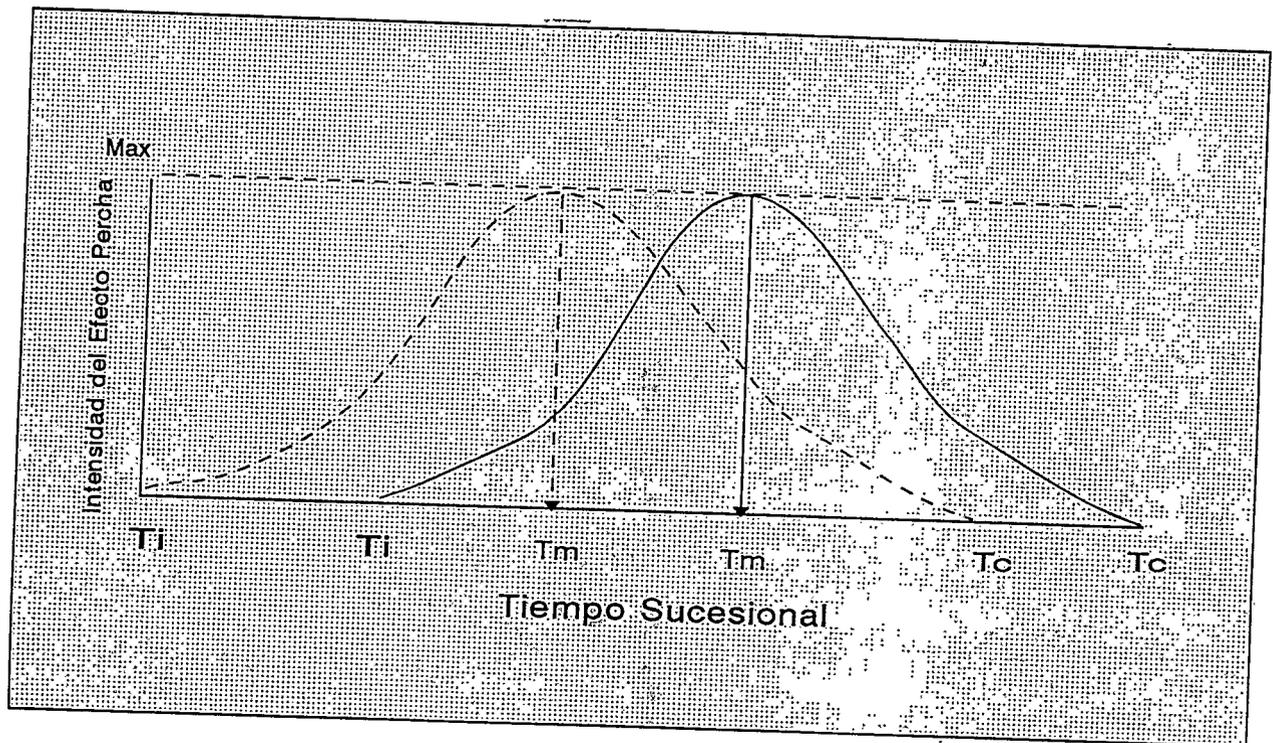


Figura 15. Importancia del efecto percha a través de la sucesión. La dinámica de este proceso se inicia (T_i) al quedar aislada la percha por la perturbación que eliminó al dosel leñoso o al sobresalir ésta de la matriz herbácea, en el caso que el dosel leñoso haya sido eliminado totalmente por la perturbación. La importancia del proceso en la colonización del sitio sucesional aumenta hasta un máximo (T_m) que se produce cuando la percha es una planta leñosa adulta que produce abundantes frutos carnosos que atraen a las aves dispersantes; decrece conforme empieza a cerrarse el dosel leñoso. El efecto de facilitación cesa al alcanzarse el 100% de la cobertura leñosa (T_c), aunque la planta continúe atrayendo agentes dispersantes y concentrando semillas bajo su dosel. La forma de la curva es la misma, independientemente de si se trata de perchas remanentes (línea punteada) o perchas colonizadoras (línea continua).

torno a árboles maduros, muy productivos. Cada núcleo tendrá una extensión variable. Algunos presentarán una gran diversidad de especies, que dependerá de los atributos del árbol percha original. Otros núcleos serán más modestos, de menor extensión y menor diversidad de especies, formados en torno a arbustos o árboles sin frutos.

La comunidad derivada únicamente a partir de perchas pioneras sería diferente de la derivada a partir de perchas remanentes. Al inicio del proceso sucesional la colonización estaría restringida a especies que regeneran en espacios abiertos, o especies sombra-intolerantes; además, su desarrollo posterior procedería a partir de un menor número y/o una menor heterogeneidad de núcleos de regeneración. Por lo tanto, la diversidad de especies y la heterogeneidad espacial en los patrones de colonización alcanzada por la comunidad desarrollada a partir de núcleos de regeneración formados en torno a perchas pioneras y coetáneas podría ser menor que una comunidad sucesional originada a partir de "perchas" remanentes.

5. Comparación con otras sucesiones

El patrón de regeneración en parches multiespecíficos bajo perchas, documentado en el bosque húmedo templado de Chiloé,

tiene algunos elementos en común con el proceso de "nucleación" descrito por Yarranton & Morrison (1974) para un bosque mixto de coníferas y latifoliadas en el noreste de Norteamérica. Yarranton & Morrison (1974) consideraron que el proceso documentado por ellos correspondía con la teoría clásica de la sucesión en la que las especies tempranas facilitan el establecimiento de las especies tardías (Clements 1916, véase también Connell & Slatyer 1977, Connell et al. 1987). Un planteamiento similar, donde las especies sucesionales tempranas favorecen el establecimiento de las especies tardías, fue argumentado por McClanahan (1986) para explicar los patrones documentados por él en la sucesión sobre relaves industriales en un bosque del sureste de Norte América.

A diferencia de los bosques norteamericanos, la sucesión secundaria en Chiloé se produce en comunidades donde un 70% de la flora es ornitócora (Armesto & Rozzi 1989); se concentra en una diferente estación (pleno verano versus fines de verano y otoño); y depende de un menor número de especies de aves frugívoras para su dispersión (véase Anexo 4 y Sabag 1993). Además, la colonización facilitada por los árboles percha que ocurre en Chiloé puede favorecer a las especies ornitócoras en perjuicio de las especies anemócoras

(Willson 1992). Estos elementos introducen restricciones que hacen más vulnerable el proceso de invasión a un sitio sucesional en Chiloé a cambios en la abundancia y distribución de las especies que participan en las interacciones de dispersión. Por ejemplo, una disminución drástica en la abundancia de *Elaenia alibiceps*, el principal agente dispersante de semillas en estas comunidades (Sabag 1993, Willson et al. 1994), probablemente se traduciría en una disminución drástica en la abundancia de semillas transportadas a un sitio sucesional secundario en estos bosques, y en un retraso de los procesos de regeneración del bosque post-perturbación, asociados a cambios en la composición de especies invasoras.

Debussche et al. (1982), Jordano (1992) y Debussche & Isenmann (1994) han documentado patrones de invasión y establecimiento, semejantes al descrito en esta tesis, en bosques y matorrales secundarios en zonas de clima mediterráneo en Europa. En estas localidades las plantas leñosas de fruto carnoso facilitan la llegada de propágulos y el establecimiento de plántulas bajo su dosel y contribuyen al mantenimiento de la diversidad de especies. Además, en el matorral de Chile central se han descrito patrones de invasión, establecimiento y nucleación (Fuentes et al. 1984, 1986), que tienen algunos elementos comunes con la sucesión

en Chiloé. Sin embargo, a diferencia de lo que puede inferirse del proceso sucesional en Huelden y Piruquina, en las zonas de clima mediterráneo la germinación, el establecimiento y el desarrollo de los núcleos multiespecíficos estaría mucho más limitado por la desecación durante el verano (Armesto & Pickett 1985, Fuentes et al. 1984, 1986); y la expansión de los núcleos de regeneración en zonas mediterráneas sería más lenta y estaría mucho más limitada por el fuego (Fuentes et al. 1986). Esto podría conducir a la permanencia de un patrón de vegetación en parches por largos períodos de tiempo (Fuentes et al. 1984). Además, los patrones de granivoría, y su efecto sobre la abundancia de semillas en el matorral mediterráneo de Chile central (Bustamante & Vásquez 1995), pueden ser muy diferentes a los documentados en esta tesis, porque los patrones de granivoría en el matorral pueden concentrarse en los espacios abiertos. Esto ocurre debido a que las aves, los granívoros dominantes lejos de los árboles, consumen más semillas que los roedores, los granívoros dominantes cerca de los árboles (Bustamante 1992).

Se ha planteado que las interacciones de facilitación no serían tan determinantes en las sucesiones secundarias, en comparación con la importancia que tendrían en las sucesiones primarias (Walker & Chapin 1987). Es posible que estas generalizaciones se basen en que hay más estudios sobre la sucesión secundaria en bosques templados del hemisferio

norte, donde la flora ornitócora es menos abundante que en los trópicos o en bosques del hemisferio sur (Willson et al. 1994). Los resultados de esta tesis permiten afirmar que en bosques donde la mayor parte de la flora es dispersada por aves, las interacciones de nucleación que promueven las plantas percha pueden ser tan importantes en la sucesión secundaria como en la sucesión primaria.

6. Importancia e implicaciones del efecto percha para la conservación y manejo de comunidades forestales en Chiloé

Puesto que no todas las especies potencialmente invasoras cuyas semillas son dispersadas por aves fueron favorecidas en igual medida por el árbol percha (por ejemplo, *Drimys winteri*, *Berberis buxifolia*, y *Ovidia pillopillo* son muy escasas como brinzales) el concepto de "resultados condicionales" que se ha utilizado para otras interacciones interespecíficas, como los mutualismos (cf. Bronstein 1994), podría extenderse a la interacción entre plantas percha y especies colonizadoras durante la sucesión. Las diferencias observadas entre las abundancias relativas por especies en la lluvia de semillas, plántulas y brinzales bajo perchas reflejarían un espectro completo o gradiente de efectos que tendrían las especies remanentes o pioneras sobre las

especies invasoras. En consecuencia, para cada sitio sucesional sería necesario determinar cuál es el signo del efecto percha, o si es factible que llegue a operar.

Estas consideraciones son importantes desde el punto de vista del manejo y conservación del bosque en el sur de Chile. Desde hace algún tiempo se reconoce que la interacción planta percha-especie colonizadora debe ser considerada en el manejo de zonas desforestadas (Howe 1984). Los resultados de esta tesis argumentan en favor de la incorporación del efecto percha al diseño de planes de manejo o conservación de los bosques en Chiloé. Un sitio sucesional se desarrollará más rápidamente, y la abundancia y diversidad de especies leñosas de fruto carnosos aumentará, en función del número, la altura y la producción de frutos de los árboles percha que se dejen en pie al efectuar la tala.

CONCLUSIONES

Esta tesis demostró que las plantas leñosas aisladas en campos sucesionales tienen un efecto significativo sobre el patrón de invasión por especies leñosas de fruto carnoso en la sucesión secundaria de Chiloé, pues atraen a las aves dispersantes y concentran la lluvia de semillas ornitócoras. La presencia de una planta percha condiciona la distribución espacial, abundancia y riqueza de especies de la lluvia de semillas que arriban a un área sucesional. Hubo diferencias en la riqueza de especies en la lluvia de semillas entre localidades, probablemente ligadas a la mayor antigüedad de uno de los sitios sucesionales, donde la cobertura leñosa por especies fue mayor.

No todas las plantas percha tuvieron el mismo efecto sobre la lluvia de propágulos. La forma de vida, la presencia de frutos, y la especie de la planta percha efectivamente modificaron el número y riqueza de especies de propágulos que cayó bajo su dosel. Los árboles concentraron más semillas que los arbustos y la lluvia de semillas bajo plantas con frutos fue mayor que bajo plantas sin frutos. Se estableció que la contribución de las semillas conespecíficas provenientes de

la misma planta percha al total de semillas bajo su dosel sería muy reducida.

El consumo de semillas por granívoros se concentró bajo los árboles percha y redujo la cantidad de semillas en el suelo bajo éstos. Sin embargo, suficientes semillas sobrevivirían como para mantener el patrón de abundancia establecido por las perchas y para dar origen a las plántulas que se concentraron bajo los árboles, en comparación con los sitios abiertos.

Se encontró que el banco de semillas en el suelo de los sitios sucesionales estudiados es muy escaso, por lo que no contribuiría significativamente a las poblaciones de plántulas que se encontraron bajo los árboles.

Las especies de plantas percha, *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma*, no diferieron en cuanto a la densidad y riqueza de especies de plántulas que se encontraron bajo su dosel. La abundancia y riqueza de especies de brinzales bajo los árboles percha fue mayor en el sitio sucesional más antiguo.

La composición del bosque secundario dependería del patrón de establecimiento inicial, el cual, a su vez, dependería de características de historia de vida de las especies colonizadoras, como su tolerancia a la sombra. La

información aportada por esta tesis es de utilidad para el desarrollo de planes de manejo o conservación del bosque en Chiloé. Al efectuar una tala, la práctica de dejar árboles aislados crearía núcleos de regeneración que acelerarían el proceso de colonización por especies leñosas en estas comunidades.

Anexo 1. Lista de semillas colectadas a lo largo del verano 1994 en Piruquina y Huelden.

La colecta e identificación se efectuó como se indica en la sección "Métodos". Al concluir los análisis, toda la colección fue donada al Museo Nacional de Historia Natural.

Tabla 4. Lluvia de semillas ornitócoras acumulada bajo árboles percha y en sitios abiertos en sucesiones secundarias de bosque en Piruquina y Huelden, Isla de Chiloé. Verano 1994

Especies	Arboles Percha						Sitios Abiertos			
	<i>Drimys winteri</i>			<i>Amomyrtus luma</i>			Piruquina	Huelden	Total Sitios Abiertos	
	Piruquina	Huelden	Total	Piruquina	Huelden	Total	Total árboles			
<i>Drimys winteri</i>	8111	696	8807	787	132	919	9726	58	2	60
<i>Pernettya mucronata</i>	671	248	919	189	126	315	1234	15	0	15
<i>Berberis buxifolia</i>	544	248	792	147	71	219	1011	13	12	25
<i>Amomyrtus luma</i>	438	354	792	772	312	1084	1876	4	11	16
<i>Myrcogenia</i> sp.	116	0	116	27	26	53	168	1	0	1
<i>Ovidia pillopollo</i>	106	0	106	68	0	68	174	0	0	0
<i>Amomyrtus meli</i>	19	7	26	28	5	33	59	0	1	1
<i>Berberis darwinii</i>	66	647	713	20	176	196	909	0	6	6
<i>Luma apiculata</i>	19	0	19	1	0	1	20	0	0	0
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	15	11	26	30	5	35	61	0	0	0
<i>Nertera granadensis</i>	12	6	18	3	7	10	28	1	0	1
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	12	3	15	18	9	27	42	2	0	2
<i>Relbunim hypocarpium</i>	8	23	31	0	7	7	38	0	0	0
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	4	0	4	0	0	0	4	4	0	4
<i>Myrteola nummularia</i>	2	7	9	0	7	7	16	0	0	0
<i>Aristotelia chilensis</i>	0	12	12	0	5	5	17	0	0	0
<i>Rubus ulmifolius</i>	0	3	3	0	0	0	3	0	0	0
Semillas no determinadas	91	175	266	35	175	210	476	20	2	22
Total de semillas	10301	2418	12719	2123	1064	3187	15906	119	35	153
Total de especies representadas	16	15	17	14	14	15	17	9	7	10

Anexo 2. Lista de plántulas censadas bajo el dosel de los árboles percha a fines del verano 1994 en Piruquina y Huelden

La identificación hasta especie se hizo por comparación de las plántulas vivas con ejemplares herborizados en terreno durante el verano anterior. No se encontraron plántulas de especies leñosas de fruto carnosos en los espacios abiertos.

Tabla 5. Plántulas de especies leñosas ornitócoras en parcelas de 0,5 m² bajo árboles aislados de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en sitios sucesionales secundarios post-agricultura en la Isla Grande de Chiloé. Verano 1994

Especies de Plántulas	<i>Drimys winteri</i>			<i>Amomyrtus luma</i>			Total Arboles
	Piruquina	Huelden	Total Especie	Piruquina	Huelden	Total Especie	
<i>Drimys winteri</i>	147	22	169	10	0	10	179
<i>Amomyrtus luma</i>	107	23	130	140	13	153	283
<i>Myrcogenia</i> sp. 1	54	3	57	141	0	141	198
<i>Myrcogenia</i> sp. 2	14	0	14	64	0	64	78
<i>Luma apiculata</i>	12	14	26	6	2	8	34
<i>Berberis buxifolia</i>	6	9	15	0	8	8	23
<i>Berberis darwinii</i>	5	62	67	0	7	7	74
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	5	5	10	4	2	6	16
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	3	0	3	0	0	0	3
<i>Myrcogenia planipes</i>	2	1	3	30	0	30	33
<i>Ovidia pillopillo</i>	2	0	2	2	0	2	4
<i>Ribes trilobum</i>	1	1	2	0	0	0	2
Especies no determinadas	17	3	20	33	2	35	55
Total de plántulas	375	143	518	430	34	464	982
Total de especies representadas	18	12	18	14	8	14	18

Anexo 3. Lista de brinzales bajo el dosel de los árboles percha a fines del verano 1994 en Piruquina y Huelden

La identificación hasta especie se hizo por comparación de las plantas vivas con ejemplares herborizados en terreno durante el verano anterior. No se encontraron brinzales de especies leñosas de fruto carnosos en los espacios abiertos.

Tabla 6. Brinzales de especies leñosas omítócoras en parcelas de 0,5 m² bajo árboles aislados de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en sitios sucesionales secundarios post-agricultura en la Isla Grande de Chiloé. Verano 1994

Especies de Brinzales	<i>Drimys winteri</i>			<i>Amomyrtus luma</i>			Total Arboles
	Piruquina	Huelden	Total Especie	Piruquina	Huelden	Total Especie	
<i>Amomyrtus luma</i>	50	15	65	1	1	2	67
<i>Myrceugenia</i> sp. 2	12	0	12	17	0	17	29
<i>Berberis buxifolia</i>	10	0	10	18	0	18	28
<i>Amomyrtus meli</i>	5	0	5	1	0	1	6
<i>Rubus ulmifolius</i> *	3	1	4	0	0	0	4
<i>Myrceugenia</i> sp. 1	3	0	3	37	0	37	40
<i>Berberis darwinii</i>	3	15	18	16	1	17	35
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	2	2	4	1	3	4	8
<i>Myrceugenia planipes</i>	1	0	1	2	0	2	2
<i>Drimys winteri</i>	1	3	4	15	0	15	19
<i>Luma apiculata</i>	0	6	6	3	1	4	4
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	0	0	0	1	0	1	1
<i>Ovidia pillopilo</i>	0	0	0	1	0	1	1
<i>Ribes trilobum</i>	0	1	1	0	0	0	1
Total de brinzales	90	43	133	113	6	119	252
Total de especies representadas	10	7	11	12	4	12	18

* Especie introducida

Anexo 4.**Observación de aves frugívoras**

Entre el 29 de noviembre de 1992 y el 12 de marzo de 1993 se registraron las visitas de aves frugívoras a un total de 20 árboles de fruto carnoso (10 *Drimys winteri* y 10 *Amomyrtus luma*) en el sitio sucesional de Huelden. Estas observaciones tuvieron como propósito identificar a las aves que actuarían como principales agentes dispersantes de semillas en la zona de estudio y determinar su frecuencia de visita a cada percha. La actividad de las aves se monitoreó durante todo el tiempo que los árboles percha designados como "con frutos" presentaron esa condición. Se efectuaron observaciones diarias de aves con binoculares (Minolta 8 x 40) entre las 7:00 y las 9:00 hr y entre las 17:00 y las 20:00 hr, acumulando al menos 5 horas diarias de registro durante 103 días. Cada árbol se observó durante un período de 15 minutos por la mañana y un período de 15 minutos por la tarde. Las aves visitantes se identificaron a nivel de especie según Araya & Millie (1989). La función de las aves como dispersantes "legítimos" de semillas (*sensu* Skeate 1985) se confirmó mediante el análisis de sus fecas y la comprobación de que las semillas presentes no se encontraban "dañadas" según el criterio de Sabag (1993) y Montaldo (1993). Posteriormente se homologaron los períodos de observación para cada categoría de percha y se dividió el total de visitas entre el total de horas acumuladas de

observación para obtener valores comparables.

Un total de 365 individuos de cinco especies de aves fueron observados en los árboles percha marcados durante el período de fructificación (Tabla 7). El total de aves observadas en *Drimys winteri* con frutos fue casi tres veces superior al registrado en *Drimys* sin frutos, pero la composición específica de los visitantes fue similar. El total de visitas registradas en *Amomyrtus luma* alcanzó un 25% de las registradas en *Drimys winteri*.

Elaenia albiceps, ave migratoria presente sólo en verano (cf. Sabag 1993) constituyó más del 58% del total de visitas en *Drimys* y más del 74% en *Amomyrtus*. Un 33% de los visitantes pertenecieron a especies residentes permanentes en la región. Entre éstos, *Turdus falcklandii* y *Pyrope pyrope* vistaron con mayor frecuencia las perchas de *Drimys* con frutos que las otras perchas. En los arbustos con frutos únicamente se registraron tres visitas de *Elaenia* y una visita de *Pyrope pyrope*. No se registraron aves frugívoras en los arbustos sin frutos a lo largo del período de observación.

Tabla 7. Especies y número de aves frugívoras observadas en plantas percha con y sin frutos en el sitio sucesional de Huelden durante el verano 1992-1993. Además, se indica la frecuencia de visitas por hora de observación.

Especie	Arbustos			Arboles		
	Con Frutos	Sin Frutos	Total	Con Frutos	Sin Frutos	Total
<i>Elaenia albiceps</i>	3	0	3	185	65	250
<i>Turdus falcklandii</i>	0	0	0	38	21	59
<i>Pyrope pyrope</i>	1	0	1	22	7	29
<i>Curaeus curaeus</i>	0	0	0	9	7	16
<i>Phytotoma rara</i>	0	0	0	9	2	11
Total de individuos	4	0	4	263	102	365
Individuos/periodo de observación	0,09	0,00	0,05	2,82	1,19	2,04

Anexo 5. Contribución de las semillas conespecíficas al total de semillas registradas bajo árboles percha de *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* en un sitio sucesional temprano de Chiloé.

Con el objeto de determinar si la proporción de las semillas conespecíficas en la lluvia de semillas total difiere entre plantas percha con frutos y plantas percha sin frutos, se calculó el porcentaje de semillas de *Drimys* que fue dispersada durante 65 días de verano (enero - marzo 1993) bajo cinco individuos de *Drimys winteri* con frutos y se comparó con la proporción de semillas de *Drimys winteri* que fue dispersada bajo cinco individuos de *Drimys winteri* sin frutos durante el mismo período. El método de colecta fue idéntico al utilizado para determinar el total de la lluvia de semillas bajo todos los árboles percha.

La misma prueba se efectuó paralelamente con cinco árboles con frutos y cinco árboles sin frutos de *Amomyrtus luma*.

Los resultados fueron los siguientes para *Drimys winteri*,

Categoría de Percha	Arbol con frutos	Arbol sin frutos
Arbol No.	% de semillas de <i>D. winteri</i>	% de semillas de <i>D. winteri</i>
1	82,26	75,93
2	72,62	66,67
3	67,95	61,54
4	61,22	56,25
5	60,32	84,38
promedio	68,87	68,95

Posteriormente, se comparó el promedio de semillas conespecíficas (68,87%) para las plantas con frutos y para las plantas sin frutos (68,95%) con una prueba de proporciones (Zar 1989). Se encontró que no existen diferencias significativas entre la proporción del total de la lluvia de semillas que los propágulos de *Drimys winteri* representan bajo perchas con frutos y bajo perchas sin frutos.

La misma prueba se efectuó con los registros de la lluvia de semillas bajo *Amomyrtus luma* con frutos y sin frutos. Las proporciones fueron:

Categoría de Percha	Arbol con frutos	Arbol sin frutos
Arbol	% de semillas de <i>A. luma</i>	% de semillas de <i>A. luma</i>
1	67,35	84,62
2	65,84	100,00
3	84,85	96,30
4	88,57	66,67
5	92,67	73,08
promedio	79,86	84,13

Al igual que en el experimento anterior, se compararon los promedios 79,86 % y 84,13 % con una prueba de proporciones de (Zar 1989) y se determinó que no existían diferencias significativas entre la proporción que las semillas de *Amomyrtus luma* representan bajo plantas percha con frutos y bajo plantas percha sin frutos.

BIBLIOGRAFIA

- Alvarez-Buylla, E. & M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84: 314-325.
- Aravena, J.C. 1991. Análisis de la estructura y la flora de los bosques de Chiloé continental e insular. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Armesto, J.J. & J. Figueroa. 1987. Stand structure and dynamics in the rainforests of Chiloé Archipelago, Chile. *Journal of Biogeography* 14: 367-376.
- Armesto, J.J. & S.T.A. Pickett. 1985. A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 9-17
- Armesto, J.J., R. Rozzi, P. Miranda & C. Sabag. 1987. Plant/frugivore interactions in South American temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321-336.
- Armesto, J.J. & E. Fuentes. 1988. Regeneration of main canopy and subcanopy trees in tree-fall gaps in a mid-elevation temperate rainforest in southern Chile. *Vegetatio* 74: 55-78.
- Armesto, J.J. & R. Rozzi. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *Journal of Biogeography* 16: 219-226.
- Armesto, J.J., S.T.A. Pickett & M.J. McDonnell. 1991. Spatial heterogeneity during succession: a cyclic model of invasion and exclusion, pgs. 256-269, en J. Kolasa & S.T.A. Pickett, eds. *Ecological Heterogeneity*. Springer Verlag, New York
- Armesto, J.J., P.E. Vidiella & H. Jiménez. 1995. Evaluating causes and mechanisms of succession in the mediterranean regions in Chile and California. pgs. 418-434 en Arroyo, M.T.K., M. Zeller & E. Fox (eds.) *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia*. Springer-Verlag. New York

- Bazzaz, F.A. 1992. Habitat selection in plants. *American Naturalist* 137: S116-S130.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests, en S.T.A. Pickett & P.S. Collins (eds.) *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Academic Press, London.
- Bronstein, J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 214-217.
- Bustamante, R.O. 1992. Granivoría y espaciamiento entre plántulas y sus plantas madres: el efecto de la distancia entre plantas madres. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Bustamante, R.O. & R. Vásquez. 1995. Granivoría en *Cryptocarya alba* (Mol.) Loesser (Lauraceae): los efectos del tipo de habitat y la densidad de semillas. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 117-122.
- Cabello, A. & C. Botti. 1987. Estudio de germinación en *Drimys winteri* Forst. (canelo). *Ciencias Forestales* 5 (1):25-23
- Clark, D.A. & D.B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis on the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington Publication 242: 1-95
- Chambers, J.C. & J.A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- Cheke, A.S., W. Nanakorn & C. Yankoses. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand. *Biotropica* 11: 88-95.

- Connell, J.H. & R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Connell, J.H., I.R. Noble & R.O. Slatyer. 1987. On the mechanisms producing successional change. *Oikos* 50: 136-137.
- Danielson, B.J. 1991. Communities in a landscape: the influence of habitat heterogeneity on the interactions between species. *American Naturalist* 138: 1105-1120.
- Debussche, M., J. Escarré & J. Lepart. 1982. Ornithochory and plant succession in mediterranean abandoned orchards. *Vegetatio* 48: 255-266.
- Debussche, M., & P. Isenmann. 1994. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos* 69: 414-426.
- de Foresta, H., P. Charles-Dominique, C. Erard & M.F. Prévost. 1984. Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt Guyanaise. *Revue Ecologie (Terre Vie)* 39: 390-400.
- di Castri, F. & Hajek E.R. 1975. *Bioclimatología de Chile*. Editorial Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Donoso, C. 1989. *Ecología Forestal el bosque y su medio ambiente*. Editorial Universitaria, Santiago.
- Donoso, C., & A. Cabello. 1978. Antecedentes fenológicos y de germinación de especies leñosas chilenas. *Ciencias Forestales* (diciembre): 31-41.
- Donoso, C., B. Escobar & P. Real. 1984. Estructura y dinámica de bosques de tipo forestal siempreverde en un sector de Chiloé insular. *Bosque* 7: 85-94.
- Donoso, C., P. Real, V. Sandoval & V. Gerding. 1985. Estudio de regeneración natural del tipo forestal siempreverde en el bosque nativo. Informe final. Convenio UACH.
- Foster, M. 1990. Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit trees. *The Condor* 92: 844-854.

- Fuentes, E.R. , R.D. Otaiza, M.C. Alliende, A. Hoffmann & A. Poiani. 1984. Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405-411.
- Fuentes, E. R., A.J. Hoffman, A. Poiani, & M.C. Alliende. 1986. Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia* 68: 358-366.
- Gleadow, R. 1982. Invasion by *Pittosporum undulatum* in the forests of central Victoria. II Dispersal, germination and establishment. *Australian Journal of Botany* 30: 185- 198.
- Guevara, S., S. Purata & E. van der Maarel. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 78-84.
- Guevara, S., & J. Meave del Castillo 1987. ¿Contribuyen los árboles en pie al mantenimiento de la diversidad de especies en los pastizales tropicales? Pub. Laboratorio de Ecología, UNAM, México.
- Guevara, S. & J. Laborde. 1990. Uso de árboles aislados para el manejo de pastizales tropicales: su contribución al mantenimiento de la diversidad de especies de la selva. Publicaciones del Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Guevara, S., & J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- Herrera, C.M. & P. Jordano. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs* 51(2): 203-218.
- Herrera, C.M., P. Jordano, L. López-Soria & J.A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.

- Hoppes, W.G. 1988. Seedfall pattern of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland. *Ecology* 62: 320-329.
- Howe, H.F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* 30: 261-281.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals, pgs. 123-183 en D.R. Murray (ed.) *Seed dispersal*. Academic Press, London.
- Howe, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79: 417-426.
- Howe, H.F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. pgs. 212-218 en K.S. Bawa & M. Hadley (eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. UNESCO, Paris.
- Howe, H.F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-218.
- Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in a tropical dry forest. *Oikos* 35: 214-229.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 44: 501-528.
- Jiménez, H.E. & J.J. Armesto. 1992. Importance of the soil seed bank of disturbed sites in Chilean matorral in early secondary succession. *Journal of Vegetation Science* 3: 579-586.
- Jordano, P. 1983. Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica* 15: 38-41.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. in Fenner, M. (ed), *Seeds. The Ecology of regeneration in plant communities*. Redwood Pres, Melsham, U.K. pp. 105-156.
- Lincoln, R.J., G.A. Boxshall & P.F. Clark. 1982. *A dictionary of ecology, evolution and systematics*. Cambridge University Press, Cambridge. 298 pgs.

- Loiselle, B. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82: 494-500.
- Lord, J. & D. Natan. 1990. Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* 4: 197-200
- Malmborg, P.K. & M.F. Willson. 1988. Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for seed dispersal in an Illinois woodlot. *The Condor* 90: 173-186.
- Marticorena, C. & M. Quezada. 1985. Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana (Botánica)* 42, Nos. 1 y 2.
- Masaki, T., Y. Kominami & T. Nakashisuka. 1994. Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Cornus controversa* in a temperate forest. *Ecology* 75: 1903-1910.
- McClanahan, T.R. & R.W. Wolfe. 1987. Dispersal of ornithochorous seeds from forest edges in central Florida. *Vegetatio* 71: 107-112.
- McClanahan, T.R. & R.W. Wolfe. 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* 7: 279-288.
- McDonnell, M. 1986. Old-field vegetation height and the dispersal pattern of bird-disseminated woody plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 6-11.
- McDonnell, M. & E. W. Stiles. 1983. The structural complexity of old-field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56: 109-116.
- Miller, 1976. *The Climate of Chile*. pgs.- .en (eds.)
World Survey of Climatology. Sinauer Associates, Boston.
- Montaldo, N. H. 1993. Dispersión por aves y éxito reproductivo de dos especies de *Ligustrum* (Oleaceae) en un relicto de selva subtropical en la Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 75-85.

- Morrison, M.L., B.G. Marcot & R.W. Mannan. 1992. *Wildlife-Habitat Relationships*. University of Wisconsin Press, Madison. 364 pgs.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley International, New York.
- Murúa, R. & L.A. González. 1985. Producción de semillas de especies arbóreas en la pluviselva valdiviana. *Bosque* 6: 15-21.
- Murray, K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs* 58: 271-298.
- Pickett, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *American Naturalist* 110: 107-119.
- Pickett, S.T.A. 1982. Population patterns through 20 years of oldfield succession. *Vegetatio* 49: 45-59.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & J.J. Armesto. 1987. A hierarchical consideration of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.
- Pickett, S.T.A. & M. McDonnell. 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forests. Pgs. 123-148 en M.A. Leck, T.T. Parker, & R.L. Simpsons. *Ecology of soil seed banks*, Academic Press, San Diego, California.
- Pratt, T.K. & E.W. Stiles. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *American Naturalist* 122: 797-805.
- Putz, F.E. & S. Appanah. 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of lowland forest in Malaysia. *Biotropica* 19: 326-333.
- Read, J. & R.S. Hill. 1983. Rainforest invasion onto Tasmanian old-fields. *Australian Journal of Ecology* 8: 149-161.
- Sabag, C.E. 1993. El rol de las aves en la dispersión de semillas en un bosque templado secundario de Chiloé (42° S). Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

- Schupp, E.W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- Schupp, E.W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *American Naturalist* 140: 526-530.
- Schupp, E.W., H.F. Howe, C.K. Augspurger & D.J. Levey. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- Skeate, S.T. 1985. Mutualistic interaction between birds and fruits in a Northern Florida hammock community. Tesis de Doctorado. University of Florida.
- Smith, J. 1975. Invasion and excess of bird-dispersed woody plants in a temperate forest sere. *Ecology* 56: 19-36.
- Smith-Ramírez, C.C. 1992. Fenología de plantas leñosas del bosque de Chiloé; relación con factores bióticos y abióticos. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Smith-Ramírez, C.C. & J.J. Armesto. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé, Chile - ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82: 353-365.
- Solomon, B. 1983. Autoallelopathy in *Solanum carolinense*: reversible delayed germination. *American Midland Naturalist* 110: 412-418.
- SYSTAT 1992. Systat for Windows, Version 5 Edition. Evanston, IL. 750 pp.
- Thomas, T. 1989. Predator-herbivore interactions and the escape of isolated plants from phytophagous insects. *Oikos* 55: 291-298.
- Turner, M.G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 171-197.
- Uhl, C., K. Clark, H. Clark & P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Río Negro region of the Amazon basin. *Journal of Ecology* 69: 631-649.

- Uhl, C., H. Clark & K. Clark. 1982a. Successional patterns associated with slash-and-burn agriculture in the upper Río Negro region of the Amazon Basin. *Biotropica* 14: 249-254.
- Uhl, C., C. Jordan, K. Clark, H. Clark & R. Herrera. 1982b. Ecosystem recovery in Amazon caatinga forest after cutting, cutting and burning, and bulldozer clearing treatments. *Oikos* 38: 313-320.
- Uhl, C., R. Buschbacher & E.A.S. Serráo. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76: 663-681.
- van der Valk & Pederson. 1989. Seed banks and the management and restoration of natural vegetation Pgs. 329-343 en M.A. Leck, T.T. Parker, & R.L. Simpsons. *Ecology of soil seed banks*, Academic Press, San Diego, California.
- Vander Wall, S. 1994. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks. *Ecology* 75: 1911-1926.
- Veblen, T.T. 1985. Forest development in tree-fall gaps in the temperate rainforests of Chiloé. *National Geographic Research* 1: 162-183.
- Veblen, T.T. & F.M. Schlegel. 1982. Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque* 4: 73-115.
- Venable, D.L. & J.S. Browns. 1988. Seed fates. *American Naturalist* 131: 360-384.
- Villagrán, C., J.J. Armesto & R. Leiva. 1986. Recolonización postglacial de Chiloé insular: evidencias basadas en la distribución geográfica y los modos de dispersión de la flora. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 19-39.
- Walker, L.R. & F.S. Chapin. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50: 131-135.
- Webb, S.L. & M.F. Willson. 1985. Spatial heterogeneity in post-dispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. *Oecologia* (Berlin) 67: 150-153.

- Wheelwright, N. & G. Orians. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology and constraints on coevolution. *American Naturalist* 119: 402-413.
- Wheelwright, N. 1991. Frugivory and seed dispersal: La coevolucion ha muerto, ¡viva la coevolución! *Trends in Ecology and Evolution* 6: 312-313
- Willson, M.F. 1991. Birds and fruits: how does this mutualism matter? *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici* : 1630-1635.
- Willson, M.F. 1992. The Ecology of Seed Dispersal, pgs. 61-85 en Fenner, M. (Ed). *Seeds and the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Southampton, U.K.
- Willson, M.F. & C.J. Whelan. 1990. Variation in post-dispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of season and species. *Oikos* 57: 191-198.
- Willson, M.F., T.E. de Santo, C. Sabag & J.J. Armesto. 1994. Avian communities of fragmented south-temperate rainforests in Chile. *Conservation Biology* 8 (2): 508-520.
- Yarranton, G.A. & P.G. Morrison. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *Journal of Ecology* 62: 412-428.
- Zar, J.H. 1989. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Engelwood Cliffs, N.J.