

Granivoría en *Cryptocarya Alba* (Mol.) Looser (Lauraceae): los efectos del tipo de hábitat y la densidad de semillas

Granivory on *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser:
the effects of habitat type and seed density

RAMIRO O. BUSTAMANTE y RODRIGO A. VASQUEZ¹

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653
¹Dirección actual: Department of Zoology, University of Oxford, Oxford OX1 3PS, U.K.

RESUMEN

Evaluamos la remoción de semillas de *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser en relación al tipo de hábitat y la densidad de semillas en el matorral centro-chileno. Durante 1989 y 1990, efectuamos experimentos de remoción de semillas, en hábitats raros y hábitats densos, a tres niveles de densidad de semillas: 5, 10 y 50 semillas/900 cm². Los resultados indican que la proporción de semillas removidas es significativamente mayor en los hábitats raros que en los hábitats densos. Además, la proporción de semillas removidas es independiente de la densidad de semillas. Bajo ciertas condiciones ambientales, la proporción de semillas consumidas puede ser inversamente densodependiente. Estos resultados permiten predecir que el establecimiento de plántulas es más probable en los hábitats densos y en zonas con alta densidad de semillas. El patrón de establecimiento de plántulas observado para esta especie en el matorral, es concordante con esta predicción.

Palabras clave: densodependencia, granivoría, matorral, establecimiento de plántulas.

ABSTRACT

We evaluated seed removal rates of *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser relative to habitat type and seed density. During 1989 and 1990, we performed seed removal experiments in dense and sparse habitats, at three seed densities in the Chilean matorral: 5, 10 and 50 seed/900 cm². Results indicate that seed removal was more intense in sparse than dense habitats. Moreover, this removal was independent of the seed density. Under some conditions, this removal may be inversely density-dependent. Our results allow the prediction that seedling establishment is more probable in dense habitats and in zones with high seed density. The seedling establishment patterns observed for this species in the matorral, is concordant with this prediction.

Key words: density-dependence, granivory, matorral, seedling establishment.

INTRODUCCION

La probabilidad de una semilla de sobrevivir y establecerse como plántula, se distribuye heterogéneamente en el espacio (Janzen 1970, Harper 1977). Las semillas pueden ser dispersadas a diferentes hábitats (Howe & Smallwood 1982, Howe 1986), en los cuales ellas se enfrentarán a diversos riesgos de mortalidad. Un factor de mortalidad de semillas que puede tener implicancias directas sobre los procesos de regeneración poblacional es la granivoría (Crawley 1992). La intensidad de la granivoría puede variar entre diferentes hábitats (Webb & Willson 1985, Schupp 1988), debido a variaciones en la riqueza y

abundancia de los granívoros presentes y/o a sus diferentes eficiencias de consumo (Brown & Ojeda 1987, Willson & Whelan 1990, Whelan et al. 1991).

La abundancia de semillas puede ser muy variable en el espacio. Por ejemplo, las semillas tienden a concentrarse bajo las plantas madres (Janzen 1970, Harper 1977), en irregularidades del terreno o bien bajo otras plantas (Reichman 1979). Así, los granívoros pueden percibir parches de diferente calidad y concentrarán su consumo en aquellos que maximicen su retorno energético, dejando a otros parches de menor densidad con escaso o nulo consumo (Reichman & Oberstein 1977, Price & Reichman 1987).

Si se conoce la relación entre el tipo de hábitat y la densidad de semillas con la probabilidad que tiene una semilla de ser consumida por los granívoros, entonces debiera ser posible predecir zonas del espacio con mayor o menor probabilidad de establecimiento de plántulas.

El propósito de este trabajo es evaluar el efecto del tipo de hábitat y la densidad de semillas sobre el consumo de semillas de *Cryptocarya alba* (Lauraceae), especie arbórea del matorral centro-chileno. Además, estos resultados se intentan correlacionar con los patrones de distribución de plántulas observados para *Cryptocarya alba*, en el matorral centro-chileno.

MATERIALES Y METODOS

a) Especie de estudio

Cryptocarya alba (Lauraceae) es una especie arbórea que se distribuye preferentemente en las laderas de exposición Sur del matorral centro-chileno (Armesto & Martínez 1978). Este árbol es la especie dominante del bosque de peumo y boldo (Mooney et al. 1977) y es frecuente encontrarlo con otros árboles tales como *Lithraea caustica* (Mol.) H. et Arn., *Myrceugenella chequen* (Mol.) Kausel, *Persea lingue* Nees y *Pëumus boldus* Mol. Su floración ocurre entre Noviembre y Enero, la fructificación ocurre entre Enero y Mayo y, la dispersión de los frutos se produce entre Marzo a Julio (Mooney et al. 1977). El fruto es una drupa de color rojo-rosado, de longitud 1,5-2 cm, y con sólo una semilla por fruto. Las semillas son dispersadas activamente por zorros (*Pseudalopex spp.*, Jaksic et al. 1980, Armesto et al. 1987) y aves (*Columba araucana* Lesson, *Mimus thenca* (Molina), *Pyrope pyrope* y *Turdus falklandii* Quoy et Gaynard; obs. pers.). Las semillas dispersadas por aves y mamíferos, pueden ser depositadas en los hábitats ralos del matorral (Bustamante et al. 1992), concentrándose éstas bajo árboles perchas de otras especies como por ejemplo, *Acacia caven* (Mol.) Mol., *Baccharis linearis* (R. et P.) Pers. y *Maytenus boaria* Mol. (Armesto & Pickett 1985). Los consumidores de semi-

llas de *Cryptocarya alba* (granívoros), son roedores (*Abrothrix longipilis* Waterhouse, *A. olivaceus* Waterhouse, *Oligoryzomys longicaudatus* Bennet, *Phyllotis darwini*, Waterhouse) y aves (*Lofortyx californica*; M.V. López com.pers.).

Este estudio fue realizado entre los años 1989 y 1990 en El Fundo El Pangue (V Región, 33°17'S, 71° 11' W).

b) Diseño experimental

Se realizó un experimento factorial, considerando dos tipos de hábitats, tres niveles de densidad de semillas, en dos años diferentes. Durante Julio de 1989, (o sea, dentro del período de dispersión de esta especie), semillas de *Cryptocarya alba*, se dispusieron aleatoriamente en el suelo, en dos tipos de hábitats: densos, al interior de bosquetes de *Cryptocarya alba* (cobertura 95%; Maldonado 1990) y ralos, ubicados entre los bosquetes, con arbustos como *Baccharis linearis* y *Muehlenbeckia hastulata* como especies dominantes (cobertura 42%; Maldonado 1990). En los hábitats densos las semillas se dispusieron aleatoriamente en 90 cuadrantes de 900 cm². En los hábitats ralos, se dispusieron aleatoriamente 150 cuadrantes de la misma área. En cada tipo de hábitat, las semillas se estratificaron en tres niveles de densidades (5, 10 y 50 semillas/900 cm²). La densidad intermedia, corresponde a la densidad promedio observada en terreno durante el período de dispersión, el año 1989. En los hábitats densos, cada nivel de densidad fue replicado 30 veces y en los hábitats ralos, 50 veces. Al cabo de cuatro días se registró el porcentaje de semillas removidas. Una vez puestas en el suelo, las semillas eran movidas por los granívoros, sin necesariamente consumirlas, dentro de un radio de aproximadamente 1,5 m. Si una semilla experimental se encontraba a una distancia mayor a la establecida empíricamente, consideramos que ésta había sido efectivamente removida por los granívoros. El diseño experimental realizado supone que una semilla removida es equivalente a una semilla consumida (Webb & Willson 1985). La escala temporal de los experimentos (4 días) se consideró adecuada, ya

que experimentos preliminares indican que la remoción de semillas de *Cryptocarya alba* es muy intensa sólo durante la primera semana. A partir de ese momento, prácticamente ya no se observa remoción de semillas (Bustamante 1992).

Durante Julio de 1990, se realizó el mismo experimento. En hábitat denso, se dispusieron 63 réplicas, 21 por nivel de densidad y en hábitat ralo, se dispusieron 105 réplicas, 35 por nivel de densidad. Los valores obtenidos (número de semillas removidas) para cada una de las 408 réplicas utilizadas en 1989 y 1990, fueron sometidos a una transformación angular. Posteriormente, los datos fueron analizados estadísticamente mediante ANDEVA paramétrico, utilizando el paquete estadístico STATGRAPHICS.

RESULTADOS

En términos generales, la proporción de semillas consumidas fue significativamente mayor en 1989 ($0,40 \pm 0,02$, promedio ± 1 ee) que en 1990 ($0,18 \pm 0,01$) (ANDEVA, g.l. = 1,398 F = 60,37, P << 0,001).

Durante 1989, la proporción de semillas consumidas fue afectada significativamente por el tipo de hábitat ($0,51 \pm 0,03$ hábitats ralos vs $0,23 \pm 0,03$ en hábitats densos; Tabla 1a) pero no por la densidad de semillas ($0,43 \pm 0,04$, $0,46 \pm 0,04$ y $0,32 \pm 0,03$ para 5, 10 y 50 semillas / 900 cm² respectivamente; Tabla 1a). Se detectó además una interacción significativa entre la densidad de semillas y el tipo de hábitat (Tabla 1a). Debido a éste último resultado, se realizó un análisis más fino: se evaluó el efecto de la densidad de semillas para cada uno de los hábitats en forma independiente. Se observó un efecto significativo de la densidad en hábitats ralos ($0,57 \pm 0,05$, $0,61 \pm 0,04$ y $0,37 \pm 0,03$ para 5, 10 y 50 semillas/900 cm² respectivamente; ANDEVA F = 9,66, g.l. = 2,148 P << 0,001) siendo el consumo significativamente menor a la máxima densidad de semillas (Tukey, P < 0,05). En hábitats densos en tanto, no se detectó un efecto significativo de la densidad de semillas ($0,21 \pm 0,1$, $0,25 \pm 0,1$ y $0,24 \pm 0,04$ para 5, 10 y 50 semillas/900 cm² respectivamente (ANDEVA, F = 0,23, g.l. = 2,88 P > 0,50).

TABLA 1

Tabla de ANDEVA. Los efectos de la densidad de semillas de *Cryptocarya alba* y el tipo de hábitat sobre la proporción de semillas consumidas pertenecientes a esta misma especie. 1a) experimento de 1989; 1b) experimento de 1990.

Table of ANOVA. The effects of the habitat type and the seed density of *Cryptocarya alba* on the proportion of consumed seeds of this species are shown. 1a) Experiment of 1989; 1b) experiment of 1990.

a) 1989					
Factores	S. de C.	g.l.	C. M.	F	P
Hábitat (H)	8,315	1	8,315	49,671	<< 0,001
Densidad (D)	0,939	2	0,469	2,813	0,063
H x D	1,486	2	0,743	4,439	0,012
Error	39,173	234	0,167		
b) 1990					
Hábitat (H)	1,154	1	1,154	16,446	<< 0,001
Densidad (D)	0,060	2	0,030	0,426	0,654
H x D	0,053	2	0,027	0,381	0,684
Error	11,368	162	0,070		

En el año 1990, la proporción de semillas consumidas fue igualmente afectada por el tipo de hábitat ($0,21 \pm 0,02$ en hábitats ralos vs $0,12 \pm 0,02$ en hábitats densos; Tabla 1b) y nuevamente no fue afectada por la densidad de semillas ($0,21 \pm 0,03$, $0,20 \pm 0,02$ y $0,14 \pm 0,01$ para 5, 10 y 50 semillas/300 cm² respectivamente; Tabla 1b). No se detectó interacción significativa entre densidad de semillas y tipo de hábitat (Tabla 1b).

DISCUSION

a) Efecto del hábitat

Una fracción importante de las semillas de *Cryptocarya alba*, dispersadas por agentes bióticos (zorros, aves), es depositada en los hábitats ralos (Bustamante et al. 1992). Nuestros resultados permiten sostener que una semilla depositada en estos hábitats, tiene un alto riesgo de mortalidad por granivoría, en comparación con aquella que ha sido depositada en los hábitats densos, y que este efecto negativo es poco variable en el tiempo. Una predicción inmediata de esta sobrevivencia diferencial, es que exista una mayor probabilidad de establecimiento de plántulas en los hábitats densos.

La fracción de semillas que sobrevive a la granivoría, en los hábitats ralos, se enfrenta además a restricciones hídricas que limitan aún más su germinación y sobrevivencia (Bustamante 1992). Es posible que durante años extremadamente lluviosos, algunas semillas logren germinar y establecerse como plántulas (Fuentes et al. 1986). Sin embargo, éstas pueden ser consumidas por herbívoros introducidos (*O. cuniculus*), o bien morir por desecación (Fuentes et al. 1984, Fuentes et al. 1986). Cada una de estas restricciones bióticas y abióticas que afectan a semillas y plántulas, permiten entender por qué las plántulas son muy poco abundantes en los hábitats ralos en comparación con las existentes en los hábitats densos (Bustamante et al. 1992). Como corolario, se puede concluir que bajo el presente escenario ecológico, la recolonización natural de *C. alba* hacia los hábitats ralos sería muy poco probable, aún

bajo condiciones de agua menos restrictivas.

Los granívoros más importantes en los hábitats ralos son las aves, particularmente diversas y abundantes en este hábitat (López 1990). Es posible que la conducta de forrajeo grupal de estos organismos, la cual les permite detectar y consumir parches de semillas muy eficientemente, permita explicar el consumo intenso de semillas observado en este hábitat.

Es interesante destacar el menor consumo de semillas observado en los hábitats densos. Esto es notable si se toma en cuenta que semillas de gran tamaño como las de *Cryptocarya alba*, pueden ser muy atractivas para los roedores (Willson & Whelan 1990), los cuales son abundantes y frecuentes en hábitats densos (Maldonado 1990). Experimentos preliminares con semillas de *Peumus boldus* y semillas exóticas (Vásquez et al. datos no publicados) indican también escasos consumos en hábitats densos. Es probable que la naturaleza generalista de la mayoría de los roedores del matorral (Glanz 1977, Meserve 1981) más la existencia de otros recursos alternativos (insectos y semillas de otras plantas; Simonetti 1989), sea la causa de este bajo consumo.

2) Efecto de la densidad de semillas

La distribución de semillas de *Cryptocarya alba* es heterogénea en el espacio. Las semillas se concentran bajo los árboles parentales (Bustamante 1992) o bien bajo árboles perchas ubicados en los hábitats ralos (Armesto & Pickett 1985). Desde la perspectiva de los granívoros, su consumo se debiera concentrar en estas zonas puesto que allí obtendrían su máximo retorno energético (Price & Reichman 1987). Desde la perspectiva de la planta, esto significa una escasa o nula sobrevivencia de semillas en esas zonas y por ende un escaso reclutamiento de plántulas (Janzen 1970). Sin embargo, un consumo de semillas denso independiente como el detectado en este estudio, determina que la probabilidad de sobrevivencia de las semillas se distribuya homogéneamente en el espacio, luego una mayor o menor concentración de plántulas en

un punto del espacio, será sólo proporcional al número de semillas presentes.

Consecuentemente, las plántulas deberían ser más abundantes justamente bajo los árboles parentales o bien bajo las plantas perchas. Las evidencias indican que efectivamente las plántulas se pueden establecer bajo el dosel de las plantas madres (Bustamante 1992) o bien bajo las plantas perchas (Armesto & Pickett 1985).

Un comentario especial merecen los resultados obtenidos durante 1989, en los hábitats ralos. Se detectó un consumo inversamente densodependiente, esto es la proporción de semillas consumidas fue menor en los parches experimentales de mayor densidad de semillas. Este resultado contrasta con lo obtenido en 1990 en el mismo tipo de hábitat: consumo de semillas densoindependiente. Esto puede significar que en algunas situaciones, los granívoros pueden expresar "saciación" frente a recursos muy abundantes. Cuando esto pasa, las zonas abundantes en semillas, por ejemplo, bajo el dosel de plantas perchas, o bien dentro de fecas de zorros (que en algunos casos pueden concentrar hasta 200 semillas/feca: obs. pers.), actuarían como "refugios" contra los granívoros, en donde las semillas tendrían una mayor expectativa de establecerse como plántula (Harper 1977, Silvertown 1980). Esto podría ser particularmente importante si además las precipitaciones son muy abundantes durante varios años seguidos, puesto que por una parte algunas semillas podrían escapar a los granívoros y por otra, no tendrían restricciones para germinar, establecerse y sobrevivir hacia clases funcionales superiores (juveniles).

En resumen, la probabilidad que una semilla de *Cryptocarya alba* tiene de sobrevivir a los granívoros y establecerse como plántula, es dependiente del tipo de hábitat a la cual ésta es dispersada pero es independiente de la abundancia de semillas. En algunas condiciones (e.g. año 1989 en hábitats ralos), el consumo puede llegar a ser inversamente densodependiente. Sin embargo, las condiciones abióticas prevalientes en el matorral se hacen finalmente más determinantes que la densidad de

semillas para predecir zonas de reclutamiento en el matorral.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a Javier Simonetti y Rodrigo Medel, por sus valiosas críticas y comentarios realizados en una versión preliminar de este artículo. Este trabajo ha sido financiado parcialmente por FONDECYT 847/89 y FONDECYT 1138/92 a Ramiro Bustamante.

LITERATURA CITADA

- ARMESTO JJ & JA MARTINEZ (1978) Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66: 881-889
- ARMESTO JJ & STA PICKETT (1985) A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 9-17.
- ARMESTO JJ, R ROZZI, P MIRANDA & C SABAG (1987) Plant/frugivore interactions in South American temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321-336.
- BROWN JH & RA OJEDA (1987) Granivory: patterns, processes, and consequences of seed consumption on two continents. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 337-349
- BUSTAMANTE RO (1992) Granivoría y espaciamento entre plántulas y sus plantas madres: el efecto de la distancia entre las plantas madres. Tesis doctoral, Universidad de Chile. XII + 104 pp.
- BUSTAMANTE RO, JA SIMONETTI & JE MELLA (1992) Are foxes legitimate and efficient dispersers? : a field test. *Oecologia Generalis* 13: 203-208.
- CRAWLEY MJ (1992) Seed predators and plant population dynamics, en FENNER M (ed.) *The ecology of regeneration in plant communities*: 157-191. Redwood Press Ltd, Melksham, England.
- FUENTES ER, RD OTAIZA, MC ALLIENDE, AJ HOFFMANN & A POIANI (1984) Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure, and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405-411.
- FUENTES ER, AJ HOFFMANN, A POIANI & MC ALLIENDE (1986) Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia* 68: 358-366.
- GLANZ WE (1977) Comparative ecology of small mammal communities in California and Chile. Ph.D. Dissertation. University of California, Berkeley, California. IX + 298 pp.
- HARPER JL (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, London. 892 pp.
- HOWE HF (1986) Seed dispersal by fruit eating birds and mammals, en MURRAY DR (ed.) *Seed dispersal*: 123-183. Academic Press, London.
- HOWE HF & J SMALLWOOD (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-218.

- JAKSIC FM RP SCHLATTER & JL YAÑEZ (1980) Feeding ecology of central Chilean foxes, *Dusicyon culpaeus* and *D. griseus*. *Journal of Mammalogy* 61: 254-260.
- JANZEN DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- LOPEZ MV (1990) Variación estacional en el uso de los recursos alimenticios por algunos componentes de la taxocenosis de aves paseriformes en Quebrada de La Plata, Chile central. Tesis de Magister, Universidad de Chile.
- MALDONADO S (1990) Impacto del ganado en ambientes semiáridos: un estudio comparativo. Tesis de Magister, Universidad de Chile. X + 101 pp.
- MESERVE PL (1981) Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62: 304-314.
- MOONEY HA, J KUMEROW, AW JOHNSON, DJ PARSONS, S KEELEY, A HOFFMANN, RI HAYS, J GILIBERTO & C CHUN (1977) The producers-their resources and adaptive responses. En MOONEY HA (Ed.) *Convergent evolution in Chile and California: mediterranean climate ecosystems*:85-143. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- PRICE MV & OJ REICHMAN (1987) Distribution of seeds in Sonoran desert soils: implications for heteromyid rodent foraging. *Ecology* 68: 1797-1811.
- REICHMAN OJ (1979) Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.
- REICHMAN OJ & D OBERSTEIN (1977) Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognathus amplus*. *Ecology* 58: 636-643.
- SCHUPP EW (1988) Seed and early seedling predation in the forest understory and in tree fall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- SILVERTOWN JW (1980) The evolutionary ecology of mast seedling in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14: 235-250.
- SIMONETTI JA (1989) Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.
- WEBB SL & MF WILLSON (1985) Spatial heterogeneity in post-dispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. *Oecologia (Berlin)* 67: 150-153.
- WHELAN CJ, MF WILLSON, CA TUMA & I SOUZA-PINTO (1991) Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany* 69: 428-436.
- WILLSON MF & CJ WHELAN (1990) Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season and species. *Oikos* 67: 191-198