

Efecto de herbívoros y patógenos en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas en un fragmento del bosque templado húmedo de Chiloé, Chile

Effect of herbivores and pathogens on the survival and growth of seedlings in a fragment of the Chiloé rainforest, Chile

JAVIER A. FIGUEROA¹ & SERGIO A. CASTRO

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile, e-mail: jfiguero@genes.bio.puc.cl

RESUMEN

Las plántulas son susceptibles a las condiciones físicas del ambiente, al ataque de patógenos, defoliadores o herbívoros. Los objetivos del estudio fueron determinar el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas arbóreas, la proporción de individuos dañados por herbívoros y patógenos, y el efecto de este daño sobre el crecimiento y la sobrevivencia de plántulas del bosque húmedo templado de Chiloé, Chile. La sobrevivencia fue menor en el período de verano y mayor en pleno invierno. Cuando finalizó la fase de monitoreo (11 meses), dos tercios de todas las plántulas sobrevivientes presentaban algún tipo de agresión. Las plántulas con cotiledones presentaban una proporción mayor de plántulas sanas, mientras que aquellas sin cotiledones presentaban una proporción mayor de plántulas agredidas. En *Amomyrtus luma* los individuos aislados se encontraron preferentemente agredidos. Por el contrario, en las plántulas aisladas de *Podocarpus nubigena* el número de individuos sanos no difería del número de individuos agredidos. Las plántulas de *Amomyrtus luma* agrupadas con individuos conspecificos estaban preferentemente sanas, mientras que la frecuencia de individuos sanos de *Amomyrtus luma* agrupados con *Podocarpus nubigena* no difirió significativamente de la frecuencia de individuos agredidos. Las plántulas agrupadas de *Podocarpus nubigena* estaban todas agredidas. Por otra parte, el vástago de las plántulas creció en promedio aprox. 12 mm en 11 meses. El estado sanitario no afectó significativamente el crecimiento de las plántulas. El 62% de todas las plántulas sobrevivieron 11 meses. El 72% de las plántulas de *Podocarpus nubigena* sobrevivieron al final del monitoreo, mientras que sobrevivió el 55% de las plántulas de *Amomyrtus luma*. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la sobrevivencia de plántulas entre especies, entre plántulas con y sin cotiledones, y entre plántulas sanas y agredidas, a excepción de las plántulas de *Amomyrtus luma* cuando no fueron distinguidas por edad. En este último caso sobrevivió una mayor proporción de plántulas agredidas de *Amomyrtus luma*. Los resultados se discuten en el contexto de las conocidas teorías de defensa de las plantas.

Palabras clave: herbivoría, patógeno, plántula, Chiloé, Chile.

ABSTRACT

The physical conditions of the environment, the attack of pathogen microorganisms, defoliating invertebrates and herbivores may affect the growth and survival of woody plant seedlings. Seedling growth, survival, proportion of damaged individuals by herbivores and pathogens, and the effect of these damages on seedling growth and survival were evaluated in this work. Seedling mortality was greater during summer. Two thirds of all seedlings presented some type of aggression when monitoring phase was over (11 months). Seedlings with cotyledons presented greater proportion of healthy individuals. Seedlings without cotyledons presented greater proportion of damaged individuals. The proportion of damaged individuals differed among species. Isolated seedlings of *Amomyrtus luma* presented greater proportion of damaged individuals. Isolated seedlings of *Podocarpus nubigena* presented same proportion of damaged and healthy individuals. Seedlings of *Amomyrtus luma* grouped with conspecifics presented greater proportion of healthy individuals than isolated seedlings of the same species. Seedlings of *Podocarpus nubigena* grouped were all damaged. On the other hand, mean shoot growth during the monitoring phase approached 12 mm in 11 months. It was not affected by sanitary state of the seedling. 62% of the seedling survived 11 months. 72% of the seedlings of *Podocarpus nubigena* survived the end of the monitoring phase, while 55% of the seedling of *Amomyrtus luma* survived. However, there are not significant differences in the seedling survival among species, between seedlings with and without cotyledons, and between healthy and damaged seedlings, to exception of the seedlings of *Amomyrtus luma* when they were not distinguished by age. In this last case survived a greater proportion of damaged seedlings of *Amomyrtus luma*. Results in the context of known defense theories in plants were discussed.

Key words: herbivore, pathogen, seedling, Chiloé, Chile.

INTRODUCCION

Después de la etapa de semilla, la plántula es la fase más crítica del ciclo de vida de las plantas (Fenner 1987, Osunkoya et al. 1993). La plántula presenta un sistema radicular y foliar pequeño y recién desarrollado, por lo que puede fácilmente ser afectada en forma negativa por diversos factores físicos y biológicos del ambiente. Las principales condiciones físicas del ambiente que pueden originar un importante daño, y eventualmente provocar la muerte del individuo en plántulas de árboles, son: (1) bajas temperaturas, (2) baja disponibilidad de agua y de recursos (nitrogenados o carbonados) y (3) escasez de luz (Whitmore 1984, Welden et al. 1991, Latham 1992, Herrera et al. 1994). Las plántulas de los árboles también pueden ser susceptibles al ataque de microorganismos patógenos (virus, bacterias y hongos), invertebrados defoliadores y mamíferos herbívoros (Clay et al. 1993, Ostfeld et al. 1997).

La mayoría de los trabajos sobre sobrevivencia de plántulas se han concentrado en el efecto de la herbivoría. Estos estudios han concluido que este factor es crítico para el crecimiento y sobrevivencia de individuos recién establecidos (Janzen 1970, Connell 1971, Armstrong & Westoby 1993). Los autores han sugerido que la herbivoría afecta el patrón espacial y composición de las especies de árboles (Ostfeld & Conham 1993, Ostfeld et al. 1997); influye en la estructura y dinámica de las comunidades, así como en la riqueza y abundancia relativa de las especies (Crawley 1983, Núñez-Farfán & Dirzo 1985). Por tanto, la herbivoría tendría un impacto significativo sobre la adecuación de las plantas (Paige 1992, Domínguez & Dirzo 1994, Mulder & Ruess 1998).

Se ha postulado que la producción de metabolitos secundarios por las plantas sería uno de los mecanismos que éstas presentan para defenderse de la agresión por hongos, bacterias y herbívoros (Bell 1977, Nava et al. 1985, Edenius 1993, Wold & Marquis 1997, Cronin & Hay 1996). La característica de estos compuestos secundarios, entre otros rasgos de las plantas, determinaría dos estrategias defensivas: evasión y resistencia. En la estrategia de evasión, las especies presentarían un crecimiento acelerado y serían de vida corta. Producirían compuestos defensivos de bajo costo metabólico (e.g. alcaloides) los que serían inducidos por el daño (Agrawal & Rutter 1998). Por el contrario, en la estrategia de resistencia, las especies presentarían un crecimiento lento y serían de vida larga. Producirían defensas de alto costo (e.g. taninos) que no serían inducidos por el daño sino constitutivos de la planta (Rhoades & Cates 1976, Fenny 1976, Koricheva et al. 1998).

En este trabajo se plantearon las siguientes preguntas: ¿Cómo la sobrevivencia de plántulas de árboles varía en el tiempo y en el espacio en un bosque de Chiloé?, ¿cuáles son los principales síntomas que se asocian a la mortalidad de las plántulas y cómo estos síntomas varían en el tiempo y el espacio?, ¿cómo afecta la agresión biológica el crecimiento y la sobrevivencia de las plántulas?, ¿afecta la distribución espacial la proporción de plántulas dañadas por factores biológicos? Los dos objetivos principales del trabajo fueron: 1) determinar el crecimiento y la sobrevivencia de plántulas y la proporción de individuos dañados por herbívoros y patógenos en especies de un bosque de Chiloé, y 2) determinar el efecto de este daño sobre el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas.

MATERIALES Y METODOS

El estudio se realizó en la región norte de la Isla Grande del Archipiélago de Chiloé, en las dependencias de la Estación Biológica «Senda Darwin», ubicada junto al cruce El Quilar, a 18 Km al este de Ancud por la Ruta 5. El clima de Chiloé es templado húmedo con fuerte influencia oceánica. La precipitación promedio anual en Morro Lobos es de aproximadamente 2200 mm. El 75% de las precipitaciones se registran entre marzo y septiembre (di Castri & Hajek 1976). La temperatura promedio anual es de 9,5°C. El sitio de estudio se caracteriza por la presencia de fragmentos de bosque secundario aledaños a sitios que fueron intensamente utilizados para el pastoreo y la extracción de madera por los anteriores propietarios del predio. Los fragmentos de bosque están constituidos por especies de árboles comunes del bosque tipo siempreverde valdiviano de hoja ancha (Veblen & Schegel 1982) que en el pasado cubrió enteramente los suelos del archipiélago. *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus nitida*, *Drimys winteri*, *Gevuina avellana*, *Tepualia stipularis*, *Amomyrtus luma* y *Amomyrtus meli* son las especies de árboles más comunes en los fragmentos del sector. En los sitios abiertos abundan los arbustos de los géneros *Baccharis*, *Berberis* y *Gaultheria*.

El fragmento de bosque elegido midió aproximadamente 1800 m² (30 m x 60 m). En el interior del fragmento de bosque se eligió aleatoriamente 10 cuadros de 1 m x 1 m. Se eligieron los cuadros con un bastidor cuadrado de 1 m x 1 m que presentaba una malla con cuadrículas de 0,1 x 0,1 m. Dos lados paralelos del bastidor fueron marcados con letras y los otros dos lados paralelos

fueron marcados con números para ubicar espacialmente a las plántulas en los respectivos cuadros. Por lo tanto, cada cuadrícula de 0,1 m² del bastidor estaba representada por una letra y un número determinado. Se identificaron las especies de plántulas de árboles que estaban dentro de cada cuadrícula. Se consideraron plántulas a los individuos iguales o menores a 500 mm de altura. Las plántulas identificadas se marcaron con varillas de colores y su posición espacial fue determinada sobre el plano de coordenadas del bastidor. Se determinó la sobrevivencia y el crecimiento en longitud del vástago de las plántulas (desde el suelo hasta la yema terminal) durante un período de 11 meses, desde principios de diciembre de 1995 hasta finales de octubre de 1996. Además, se registró la presencia y ausencia de cotiledones, el tipo de agresión que presentaban las hojas y el patrón de distribución de las plántulas (aisladas o agrupadas). Siguiendo la metodología propuesta por Nava & del Amo (1985) se consideró que cuando la superficie de la hoja presentaba lesiones en forma de manchas cloróticas y necróticas se sugería el ataque de microorganismos patógenos. Cuando el borde de la hoja presentaba huellas características de mordeduras se atribuía el ataque a invertebrados defoliadores. Se consideró que una plántula estaba "aislada" cuando no presentaba plántulas vecinas dentro de la cuadrícula de 0,1 m x 0,1 m. Por el contrario, se consideró a las plántulas "agrupadas" cuando presentaban uno o más vecinos dentro de la cuadrícula de 0,1 m x 0,1 m. Si una plántula se encontró muerta y en los meses anteriores sus hojas estaban registradas con un síntoma de la acción de defoliadores, entonces se atribuyó la mortalidad a la defoliación. Si una plántula se encontró muerta y en los meses anteriores estaba registrada con síntomas en sus hojas debido a la acción de microorganismos patógenos, entonces se propuso que la mortalidad estuvo asociada a la acción de patógenos. Se definió como "combinada" la sintomatología conjunta de defoliadores y microorganismos patógenos. Se definió como muerte "asintomática" cuando la plántula murió estando sana en los registros anteriores. Cuando la plántula desapareció completamente se propuso que murió debido a depredación. Es necesario remarcar la dificultad práctica para determinar en terreno la causa inmediata de la muerte de las plántulas (Mack & Pyke 1984, Herrera et al. 1994). Por tanto, se indicaron los síntomas más notorios asociados a su mortalidad.

Con pruebas de Chi-cuadrado se estimó si la distribución de los síntomas asociados a la mortalidad de las plántulas es aleatoria entre los períodos de monitoreo; si la proporción de plántulas

sanas y agredidas era homogénea entre especies, entre individuos con y sin cotiledones, y entre individuos aislados y agrupados. Con análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis y Mann-Whitney) se estimó si existían diferencias significativas en el crecimiento del vástago entre especies, entre individuos con y sin cotiledones, y entre individuos sanos y agredidos. Con pruebas no paramétricas se estimó si existían diferencias significativas en la función de sobrevivencia de plántulas entre especies (Pruebas de Wilcoxon para comparaciones múltiples); entre plántulas con cotiledones y plántulas sin cotiledones (Pruebas de Wilcoxon Peto & Peto) y entre individuos sanos y agredidos (Pruebas de Wilcoxon Peto & Peto). La nomenclatura para las plantas usada en el texto sigue a Marticorena & Quezada (1985).

RESULTADOS

Estructura del fragmento

En el primer registro de los 10 cuadrados permanentes se encontraron 9 especies de plántulas de árboles con un total de 179 individuos (Tabla 1). *Amomyrtus luma*, que representó el 49,7% de la abundancia total de plántulas, fue la especie más abundante. *Podocarpus nubigena* y *Nothofagus nitida* fueron también comunes, pues representaron el 30,7% y el 10,1%, respectivamente, del total de plántulas registradas. El resto de las especies representaron el 9,5% de la abundancia del total de plántulas. La especie más común entre los adultos fue *Drimys winteri*, que representó el 36,5% de la abundancia de todos los árboles. También fueron importantes representantes del dosel arbóreo *N. nitida* (21,2%), *P. nubigena* (20,2%) y *A. luma* (14,4%).

Crecimiento del vástago

La especie *N. nitida* presentó la mayor altura inicial del vástago con un promedio de 153 ± 28 mm (Tabla 2); mientras que la altura inicial del vástago en *Podocarpus nubigena* fue de 74 ± 10 mm y en *Amomyrtus luma* fue de 36 ± 5 mm. Las plántulas de todas las especies registradas desde el comienzo del estudio y que sobrevivieron durante los 11 meses de monitoreo crecieron en promedio 12 ± 2 mm (Tabla 2). *Nothofagus nitida* fue la especie de plántula con mayor crecimiento, con 31 ± 12 mm de incremento en tamaño. *Amomyrtus luma* creció 9 ± 2 mm mientras que *P. nubigena* creció 9 ± 4 mm. El crecimiento de los vástagos entre las 3 especies anteriores no difirió

TABLA 1

Estructura inicial del fragmento de bosque elegido para el estudio

Initial structure of the forest fragment studied

Especie	Plántulas		Adultos	
	n	% densidad	n	% densidad
<i>Amomyrtus luma</i>	89	49,7	15	14,4
<i>Amomyrtus meli</i>	3	1,7	3	2,9
<i>Drimys winteri</i>	6	3,4	38	36,5
<i>Gevuina avellana</i>	1	0,5	-	-
<i>Luma apiculata</i>	5	2,8	5	4,8
<i>Nothofagus nitida</i>	18	10,1	22	21,2
<i>Podocarpus nubigena</i>	55	30,7	21	20,2
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	1	0,5	-	-
<i>Tepualia stipularis</i>	1	0,5	-	-
Total	179	100,0	104	100,0

significativamente (Kruskal-Wallis, $H = 4,95$; $gl = 2$; $P = 0,084$). La presencia de cotiledones en *A. luma* no afectó significativamente el crecimiento del vástago (Mann-Whitney, $U = 225$, $gl = 1$; $P > 0,05$). La agresión biológica no afectó significativamente el crecimiento del vástago en *A. luma* (Mann-Whitney, $U = 224$, $gl = 1$; $P > 0,05$) y en *P. nubigena* (Mann-Whitney, $U = 183$, $gl = 1$; $P > 0,05$) (Tabla 3). La agresión biológica tampoco afectó significativamente el crecimiento del vástago en las Otras especies consideradas en un solo grupo (Mann-Whitney, $U = 21$, $gl = 1$; $P > 0,05$) y en el Total de las plántulas consideradas en un solo grupo (Mann-Whitney, $U = 1132$; $gl = 1$; $P > 0,05$) (Tabla 3).

Estado sanitario de las plántulas

El 67% de todas las plántulas presentó algún grado de agresión al final del monitoreo (Tabla 4). La frecuencia de todas las plántulas agredidas (0,67) fue significativamente mayor a la frecuencia de todas las plántulas sanas (0,33) ($X^2 = 6,8$; $gl = 1$; $P = 0,009$). La frecuencia de plántulas sanas de *Amomyrtus Luma* no difirió significativamente de la frecuencia de plántulas agredidas de esta misma especie ($X^2 = 0,2$; $gl = 1$; $P = 0,68$). Cuando consideramos sólo los individuos de *A. luma* con cotiledones, la frecuencia de plántulas sanas (0,77) fue mayor a la frecuencia de plántulas agredidas (0,23), aunque fue marginalmente significativo

TABLA 2

Tamaño inicial promedio (mm) y crecimiento del vástago promedio (mm) para las plántulas sobrevivientes al término del monitoreo (11 meses). El crecimiento indica el incremento de tamaño de las plántulas durante el monitoreo. No se encontraron diferencias significativas en el crecimiento de las plántulas entre especies y entre plántulas con y sin cotiledones de *Amomyrtus luma*

Mean initial size (mm) and mean shoot growth (mm) in surviving seedlings after 11 months of monitoring phase.

The growth indicates the size increment of the seedlings during the monitoring. There were not significant differences in growth of the seedlings among species and between seedlings with and without cotyledons of *Amomyrtus luma*

Especie	n	Tamaño inicial (EE)	Crecimiento (EE)
<i>Amomyrtus luma</i>	46	36 (5)	9 (2)
con cotiledones	24	23 (2)	6 (2)
sin cotiledones	22	55 (9)	12 (4)
<i>Nothofagus nitida</i>	11	153 (28)	31 (12)
<i>Podocarpus nubigena</i>	43	74 (10)	9 (4)
Otras	10	61 (16)	24 (8)
Total	110	67 (7)	12 (2)

TABLA 3

Crecimiento del vástago (mm) en plántulas sanas y agredidas durante el monitoreo (11 meses). El crecimiento indica el incremento del tamaño de las plántulas durante el monitoreo. No hubo diferencias significativas entre plántulas sanas y agredidas en la especie *Amomyrtus luma*, *Podocarpus nubigena*, Otras especies y en el total de las plántulas

Shoot growth (mm) in healthy and damaged seedlings during the monitoring phase (11 months). The growth indicates the size increment of the seedling during the monitoring. There were not significant differences between healthy and damaged seedlings in *Amomyrtus luma*, *Podocarpus nubigena*, Others species and in total of the seedlings

Especie	n	Sanas (EE)	n	Agredidas (EE)
<i>Amomyrtus luma</i>	21	6 (2)	25	12 (4)
<i>Podocarpus nubigena</i>	10	16 (7)	33	7 (5)
Otras	16	28 (6)	5	28 (26)
Total	47	12 (4)	63	13 (3)

($X^2 = 3,6$; $gl = 1$; $P = 0,059$). Sin embargo, cuando consideramos sólo a las plántulas de *A. luma* sin cotiledones, la frecuencia de individuos sanos no fue significativamente diferente de la frecuencia de individuos agredidos ($X^2 = 2,4$; $gl = 1$; $P = 0,12$). Este mismo patrón se encontró en *Nothofagus nitida* donde la frecuencia de plántulas sanas no fue significativamente diferente de la frecuencia de plántulas agredidas (Prueba Exacta de Fisher; $X^2 = 0,83$; $gl = 1$; $P = 0,65$). A diferencia de *Podocarpus nubigena* donde la frecuencia de individuos sanos fue significativamente menor a la frecuencia de individuos agredidos ($X^2 = 6,2$; $gl = 1$; $P = 0,013$).

Las plántulas aisladas de *A. luma* presentaban una mayor proporción de individuos agredidos

(Prueba Exacta de Fisher; $X^2 = 3,9$; $gl = 1$; $P = 0,048$) (Tabla 5). Por otra parte, en las plántulas aisladas de *P. nubigena* la frecuencia de individuos sanos no difirió significativamente de la frecuencia de individuos agredidos ($X^2 = 0,7$; $gl = 1$; $P = 0,40$). Sin embargo, cuando se analizaron las plántulas agrupadas de *A. luma* se encontró una mayor proporción de individuos sanos, pero no se diferenció significativamente de la proporción de plántulas agredidas ($X^2 = 2,7$; $gl = 1$; $P = 0,098$). Los individuos de *A. luma* agrupados con individuos conoespecíficos estaban preferentemente sanos (Prueba Exacta de Fisher; $X^2 = 5,7$; $gl = 1$; $P = 0,026$). Cuando se analizaron los individuos de *A. luma* agrupados con *P. nubigena* se encontró que el número de individuos sanos de *A.*

TABLA 4

Proporción de plántulas sanas y agredidas al término del monitoreo. En las Pruebas de Chi-cuadrado se utilizaron frecuencias absolutas como entradas. Para *Nothofagus nitida* se usó la Prueba Exacta de Fisher porque una celda era < 5

Proportion of healthy and damaged seedlings at the end of the monitoring phase. Chi-square tests were conducted with raw frequencies as entries. For *Nothofagus nitida* Fisher's Exact Test was used because one cell was < 5

Especie	n	Proporción	
		Sanas	Agredidas
<i>Amomyrtus luma</i>	46	0,46	0,54
con cotiledones	24	0,77	0,23*
sin cotiledones	22	0,29	0,71
<i>Nothofagus nitida</i>	11	0,18	0,82
<i>Podocarpus nubigena</i>	43	0,23	0,77**
Todas	110	0,33	0,67**

(*) $P = 0,05$, (**) $P < 0,05$

TABLA 5

Proporción de plántulas sanas y agredidas en individuos aislados y agrupados de *Amomyrtus luma* y *Podocarpus nubigena*. Se usó la Prueba Exacta de Fisher porque una celda era < 5 , excepto en *P. nubigena* aislada y *A. luma* agrupada donde se usó la Prueba de Chi-cuadrado. Se usaron frecuencias absolutas como entradas

Proportion of healthy and damaged seedlings in isolated and grouped individuals of *A. luma* and *P. nubigena*. Fisher's Exact Tests were used because one cell was < 5 , excluding *P. nubigena* isolated and *A. luma* grouped in which Chi-square Tests were used. All Tests were conducted with raw frequencies as entries

Especie	n	Proporción sanas	Proporción agredidas
<i>A. luma</i> aislada	23	0,22	0,78*
<i>P. nubigena</i> aislada	27	0,37	0,63
<i>A. luma</i> agrupada	23	0,74	0,26
con <i>A. luma</i>	17	0,88	0,12*
con <i>P. nubigena</i>	6	0,34	0,66
<i>P. nubigena</i> agrupada	16	0,00	1,00*
con <i>P. nubigena</i>	13	0,00	1,00*
con <i>A. luma</i>	3	0,00	1,00

(*) $P < 0,05$

luma no difirió significativamente del número de individuos agredidos (Prueba Exacta de Fisher; $X^2 = 0,34$; gl = 1; $P = 1$). Todas las plántulas agrupadas de *P. nubigena* estaban agredidas.

Sobrevivencia de plántulas

La mortalidad de las plántulas se distribuyó mayoritariamente entre diciembre y julio. Se registraron 2 plántulas muertas entre julio y octubre (Tabla 6). Las plántulas desaparecidas no se tomaron en cuenta para los siguientes análisis. La frecuencia de plántulas muertas fue homogénea entre los primeros 4 periodos del monitoreo ($X^2 = 2,6$; gl

= 3; $P = 0,45$) (Tabla 6). La contribución de cada uno de los síntomas asociados a la mortalidad de plántulas (defoliación, microorganismos, combinada y asintomático) se distribuyó homogéneamente en cada uno de los períodos de monitoreo (dic-ener: $X^2 = 4,85$; gl = 3; $P = 0,18$; feb-mar: $X^2 = 1,3$; gl = 3; $P = 0,73$; mar-jul: $X^2 = 1,63$; gl = 3; $P = 0,65$) a excepción del elemento "asintomático" que fue el factor que contribuyó significativamente más durante el período ene-feb ($X^2 = 22,22$; gl = 3; $P < 0,0005$) (Tabla 6). En el período jul-oct murieron solo 2 plántulas asintomáticas (Tabla 6).

Podocarpus nubigena presentó el porcentaje más alto de sobrevivencia al término del monitoreo (0,72) (Fig. 1). *Amomyrtus luma* presentó el por-

TABLA 6

Síntomas asociados a la mortalidad de plántulas y su distribución proporcional en los cinco períodos de registro de la fase de monitoreo. Desde diciembre de 1995 a octubre de 1996

Symptoms associated with seedling mortality and their proportional distribution in five periods of the monitoring phase. From December of 1995 to October of 1996

Síntomas	Período				
	dic-ene	ene-feb	feb-mar	mar-jul	jul-oct
Defoliación	0,09	0,10	0,37	0,13	0,00
Microorganismos	0,09	0,00	0,22	0,19	0,00
Combinada	0,43	0,07	0,15	0,25	0,00
Asintomático	0,35	0,84	0,26	0,44	1,00
Desaparecidas	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00
Número de plántulas	23	31	27	16	2

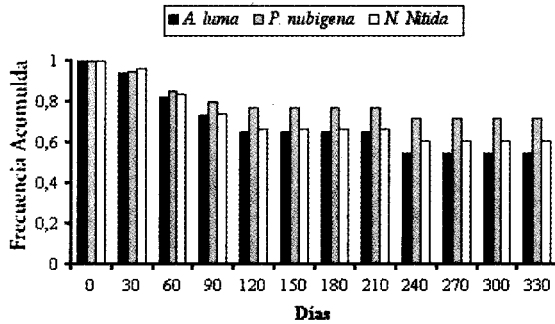


Fig. 1. Barras de frecuencia de la sobrevivencia acumulada de plántulas de *Amomyrtus luma*, *Nothofagus nitida* y *Podocarpus nubigena*. No se encontraron diferencias significativas entre las 3 funciones de sobrevivencia estimadas directamente de la sobrevivencia continua de las plántulas (Prueba de Wilcoxon).

Frequency bars of accumulated survival of *Amomyrtus luma*, *Nothofagus nitida*, and *Podocarpus nubigena* seedlings. Differences were not significant among the 3 survival function estimated directly from the continuous survival of the seedlings (Wilcoxon test).

centaje más bajo de sobrevivencia (0,55). No obstante, no se encontraron diferencias significativas en las funciones de sobrevivencia entre especies (Prueba de Wilcoxon, $X^2 = 5,6$; $gl = 2$; $P = 0,06$). La sobrevivencia de las plántulas de *A. luma* sin cotiledones (0,69) fue significativamente mayor que la sobrevivencia de las plántulas de

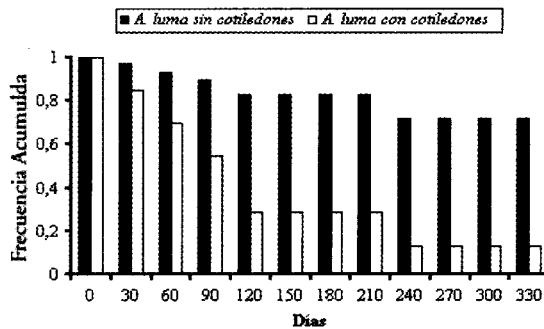


Fig. 2. Barras de frecuencia de la sobrevivencia acumulada en plántulas de *Amomyrtus luma* con cotiledones y *Amomyrtus luma* sin cotiledones. Se encontraron diferencias significativas entre ambas funciones de sobrevivencia estimadas directamente de la sobrevivencia continua de las plántulas (Prueba Wilcoxon de Peto & Peto).

Frequency bars of accumulated survival of *Amomyrtus luma* seedlings with cotyledons and *Amomyrtus luma* without cotyledons. Differences were significant between both survival function estimated directly from the continuous survival of the seedlings (Peto & Peto's Wilcoxon Test).

TABLA 7

Proporción final de sobrevivencia acumulada en plántulas sanas y agredidas. Se comparó la función de sobrevivencia entre plántulas sanas y plántulas agredidas (Prueba Wilcoxon de Peto & Peto)

Final proportion of accumulated survival in healthy and damaged seedlings. Survival function of healthy and damaged seedlings were compared (Peto & Peto's Wilcoxon Test)

Especie	Sanas	Agredidas
<i>Amomyrtus luma</i>	0,48	0,65*
con cotiledones	0,10	0,40
sin cotiledones	0,68	0,70
<i>Podocarpus nubigena</i>	0,61	0,75

(*) $P < 0,05$

A. luma con cotiledones (0,12) (Prueba Wilcoxon de Peto & Peto = -4,76; $P < 0,0005$) (Fig. 2).

La agresión biológica tuvo un efecto significativo sobre la sobrevivencia de plántulas de *Amomyrtus luma* (Prueba Wilcoxon de Peto & Peto = 2,03; $P = 0,04$). Sin embargo, el resultado es contradictorio cuando se toma en consideración la presencia o ausencia de cotiledones en las plántulas de *A. luma*. Por ejemplo, el efecto de la agresión biológica no fue significativo sobre la sobrevivencia de plántulas de *A. luma* con cotiledones (Prueba Wilcoxon de Peto & Peto = 1,63; $P = 0,10$), ni tampoco el efecto de la agresión biológica fue significativo sobre la sobrevivencia de plántulas de *A. luma* sin cotiledones (Prueba Wilcoxon de Peto & Peto = -0,33; $P = 0,75$) (Tabla 7). Por otra parte, en la especie *Podocarpus nubigena* la agresión biológica no tuvo un efecto significativo sobre la sobrevivencia de las plántulas (Prueba Wilcoxon de Peto & Peto = 0,87; $P = 0,38$) (Tabla 7).

DISCUSION

El banco de plántulas está definido por la supresión o escaso crecimiento de las plántulas y estados juveniles de las especies del dosel del bosque. Este mecanismo permite la sobrevivencia de las plántulas en el sotobosque por períodos prolongados bajo condiciones deficientes de iluminación (Nava & del Amo 1985). Nuestros resultados muestran, al igual que estudios anteriores realizados en bosques maduros en Chiloé (Armesto & Figueroa

1986, Armesto & Fuentes 1988, Bustamante & Armesto 1995), que existe un banco de plántulas en el sotobosque. La presencia de este banco estaría dada por la tolerancia de las plántulas a la sombra del dosel del bosque y por la tolerancia de las plántulas a la presencia en las hojas de patógenos y defoliadores. Este último atributo de las plántulas no había sido remarcado con anterioridad como una condición necesaria para la formación de un banco de plántulas en bosques de Chiloé.

Crecimiento de las plántulas

Los defoliadores no tuvieron un efecto significativo en el crecimiento de las plántulas, a pesar de que en el fragmento de estudio hubo un alto porcentaje de individuos agredidos. Contrariamente a lo esperado, las plántulas sanas no crecieron más que las plántulas agredidas. Un resultado similar fue encontrado en juveniles del árbol tropical *Virola Surinamensis* (Howe 1990). Nosotros postulamos que deberían existir mecanismos de compensación que permitirían a las plántulas agredidas crecer tanto como las plántulas sanas. Algún mecanismo podría reasignar los nutrientes de las plántulas hacia la parte aérea para compensar la pérdida de tejido foliar. Además, las plántulas defoliadas y agredidas por microorganismos podrían producir compuestos tóxicos defensivos que evitarían el continuo aumento de la agresión por herbívoros (Ruohomäki et al. 1996, Rodney et al. 1997, Wold & Marquis 1997). Otro mecanismo podría atribuirse a una preferencia de los roedores o animales mayores a ramonear pequeñas plántulas sanas y no infestadas por microorganismos o insectos. Sin embargo, el ramoneo sobre las plántulas sanas no fue evidente en este estudio, pero esto no significa que no ocurra. Por ejemplo, hay sospechas de ramoneo en una plántula de *Amomyrtus luma* y una plántula de *Podocarpus nubigena*, debido a que ambos individuos presentaron un crecimiento negativo al final del monitoreo.

Estado sanitario de las plántulas

Los resultados indican que la agresión por microorganismos y defoliadores sobre las plántulas es dependiente de la edad y es heterogénea entre las especies. Las plántulas de *Amomyrtus luma* de mayor edad presentaban una mayor frecuencia de individuos agredidos que las plántulas de *A. luma* recién establecidas. Estos resultados sugieren que la probabilidad de que una plántula sea agredida aumenta con la edad de la plántula debido posiblemente al incremento

del tiempo de exposición a los agresores. Otra posible explicación, a la mayor frecuencia de individuos agredidos en plántulas de mayor edad, sería que una proporción importante de las plántulas agredidas de menor edad haya muerto antes de iniciarse el primer registro de la fase de monitoreo. En trabajos con plantas leñosas y no leñosas se ha encontrado que en las primeras etapas del establecimiento, prácticamente el 100% de los individuos agredidos mueren (Fenner 1987). Por lo tanto, nuestros resultados podrían ser una imagen incompleta que afectaría el cálculo de la verdadera proporción de plántulas realmente agredidas dentro de toda la comunidad de plántulas.

Los resultados de este estudio también indican que la proporción de plántulas agredidas depende del patrón de distribución espacial de las plántulas. Así mismo, Janzen (1970) y Connell (1971) postularon que los individuos aislados de una especie de plántula escaparían a sus herbívoros especializados e incrementarían su sobrevivencia con relación a los individuos agrupados. Es decir, los herbívoros se concentrarían principalmente bajo la planta madre en los sitios de alta densidad de plántulas. El patrón espacial de las plántulas agredidas de *Podocarpus nubigena* concuerda de manera general con las predicciones de esta hipótesis. En esta última especie los individuos agrupados presentaron una frecuencia mayor de individuos agredidos que los aislados. Por el contrario, en *Amomyrtus luma* los microorganismos y los invertebrados defoliadores atacaron más a los individuos aislados. Un patrón similar al de *A. luma* está registrado para la enredadera tropical *Passiflora pittierrii* (Thomas 1990). Thomas sugirió que los herbívoros presentan un patrón de colonización específico y en algunas de las especies de herbívoros el patrón no estaría relacionado con la distancia entre plantas de una especie. La proposición de Thomas es apoyada por nuestros resultados con invertebrados y microorganismos patógenos que colonizan a la especie arbórea *A. luma*. Sin embargo, esta hipótesis debería verificarse con un diseño más apropiado, donde se determine la fuente de origen de las plántulas establecidas y se identifique de manera precisa la especie agresora.

Sobrevivencia de plántulas

En el fragmento de estudio la frecuencia de plántulas muertas fue heterogénea en el tiempo. La sobrevivencia fue muy alta en el período julio-oct. La mortalidad fue mayor en el período de verano (diciembre hasta marzo). Esta situación es semejante a la encontrada en ambientes tropicales

estacionales secos (Garwood 1983) y mediterráneos semi-áridos (Wellington & Noble 1985, Herrera et al. 1994). En estos últimos ambientes y en bosques fragmentados de Chiloé, la mortalidad de las plántulas en verano podría estar asociada principalmente a una pérdida del equilibrio fisiológico de la plántula, es decir déficit hídrico, de carbono u otro. En esta investigación no fue posible determinar con absoluta certeza las causas de la mortalidad, que además muy probablemente interactúan (Fenner 1987, Swank & Oechel 1991, Mulder & Ruess 1998) y se potencian durante el período de verano. Por ejemplo, este estudio sugiere que los efectos deletéreos de la defoliación y del ataque de microorganismos podrían potenciarse en los meses de menor disponibilidad hídrica. Nosotros registramos que la mortalidad de plántulas con sintomatología de patógenos y defoliadores fue nula durante el período de mayores lluvias (período jul-oct). En resumen, la alta mortalidad de plántulas asintomáticas durante el período ene-feb sugiere que el principal factor de mortalidad de plántulas durante el verano es el déficit hídrico. Sin embargo, es probable que el agotamiento de carbono durante un período de alta demanda de recursos sea otra causa de mortalidad (Lusk comunicación personal).

La intensidad de la depredación de las plántulas, definida como el consumo de toda la plántula, fue baja en el sitio de estudio. Esta situación es distinta a la que se presenta en bosques boreales y templados de Norteamérica (Mc Innes et al. 1992, Ostfeld & Canham 1993, Ostfeld et al. 1997), donde existe un alto consumo de plántulas por ciervos y roedores. Posiblemente la baja depredación de plántulas se debe a la baja densidad de mamíferos herbívoros mayores en la región de Chiloé. Actualmente, el ciervo enano *Pudu pudu* es escaso y los animales domésticos de pastoreo han sido excluidos de los bosques del sitio de estudio. Además, no poseemos observaciones concluyentes que demuestren que las plántulas sean realmente consumidas por roedores. Al parecer, en Chiloé los roedores son preferentemente granívoros (observación personal). Por otro lado, los defoliadores más comunes en la región de estudio son los insectos del orden Coleoptera, principalmente de la familia Curculionidae, Orthoptera, larvas de Lepidoptera (Ashworth & Hoganson 1987) y moluscos terrestres de la clase Gasteropoda (observación personal). El coleóptero *Rhopalomerus tenuirostris* es un defoliador común en *Amomyrtus luma* y *Drimys winteri*. En *Nothofagus* spp. son comunes los coleópteros *Nothofagobius brevirostris* y *Rhyephenes goureaui* (Ashworth & Hoganson 1987). Los

microorganismos patógenos están representados por hongos, bacterias y virus que podrían ser transportados entre plántulas por los mismos invertebrados defoliadores (Nava & del Amo 1985).

Un resultado contraintuitivo fue el efecto nulo del estado sanitario de las plántulas sobre la sobrevivencia tanto de plántulas de *Amomyrtus luma* con cotiledones como de plántulas de *A. luma* y *Podocarpus nubigena* sin cotiledones. Este resultado reflejaría la presencia de eficaces mecanismos defensivos en los primeros estados de desarrollo de estas plantas. Además, cuestiona la percepción de que herbívoros y microorganismos afectan negativamente, bajo todas las condiciones ambientales, la adecuación de las plantas (Maznacourt et al. 1998). Por otro lado, este último análisis demuestra que estudiar el efecto de la agresión biológica sobre la sobrevivencia de plántulas sin tomar en cuenta la edad de ellas puede generar resultados espurios. Por ejemplo, cuando no se tomó en cuenta la edad de las plántulas de *A. luma* la agresión biológica incrementó la sobrevivencia. Por el contrario, cuanto se incorporó el efecto edad la agresión no afectó la sobrevivencia de *A. luma* (ver Tabla 7).

Concluyendo, debido a la alta sobrevivencia de plántulas en las especies más abundantes encontradas en el sitio de estudio, a la alta proporción de individuos dañados por agentes biológicos, al leve crecimiento de las plántulas después de 11 meses de monitoreo, al efecto nulo de la agresión biológica sobre el crecimiento y al efecto nulo de la agresión sobre la sobrevivencia de plántulas con y sin cotiledones de *A. luma*, se sugiere que las plántulas de *A. luma* y *P. nubigena* estarían sujetas principalmente a una estrategia de resistencia a los agresores (herbívoros y patógenos), en oposición a una estrategia de evasión. Probablemente estas especies, con estrategia de resistencia, produzcan compuestos defensivos constitutivos y de alto costo energético. Este alto costo constitutivo explicaría en parte el leve crecimiento de las plántulas y el efecto nulo de los agresores sobre el crecimiento de estas especies de plántulas. Debido a que en la estrategia de resistencia el presupuesto para la defensa química sería alto, fijo y constitutivo del costo del desarrollo de las plantas, el contacto con agresores biológicos no induciría un incremento en el gasto para defensa. Sin embargo, las estrategias de resistencia y evasión no son excluyentes per se y no actúan siempre igual en cada especie, en cada etapa del desarrollo y en cada hábitat de las plantas (Núñez-Farfán & Dirzo 1985, Rodney et al. 1997, Koricheva et al. 1998).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a C. Lusk, I. Serey, J.F. Hernández y revisores anónimos por las valiosas sugerencias que mejoraron el manuscrito. El terreno fue financiado por el proyecto Fondecyt 2950071. El trabajo fue escrito cuando el primer autor gozaba de una Beca Postdoctorado, proyecto Fondecyt 3980020, en el Dpto. de Ecología, P. Universidad Católica de Chile. Esta es una contribución para el programa de investigación de la Estación Biológica "Senda Darwin", Ancud, Chiloé.

LITERATURA CITADA

- AGRAWAL AA & MT RUTTER (1998) Dynamic anti-herbivore defense in ant-plant: the role of induced responses. *Oikos* 83: 227-236.
- ARMESTO JJ & J FIGUEROA (1986) Stand structure and dynamics in the rain forest of Chiloé Archipelago. *Journal of Biogeography* 14: 367-376.
- ARMESTO JJ & ER FUENTES (1988) Tree species regeneration in a mid-elevation, temperate rain forest in Isla de Chiloé, Chile. *Vegetatio* 74: 151-159.
- ARMSTRONG DP & M WESTOBY (1993) Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74: 1092-1100.
- ASHWORTH AC & JW HOGANSON (1987) Coleoptera bioassociations along an elevational gradient in the lake region of southern Chile, and comments on the postglacial development of the fauna. *Entomological Society of America* 80: 865-895.
- BELL AA (1977) Plant pathology as influenced by allelopathy. En: Report of The research planing conference on the role of secondary compounds in plant interactions (allelopathy): 64-95. Agricultural Research Service, Mississippi.
- BUSTAMANTE RO & JJ ARMESTO (1995) Regeneration dynamics in canopy gaps of a montane forest of Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 383-389.
- CLAY K, S MARKS & GP CHEPLICK (1993) Effects of insect herbivory and fungal endophyte infection on competitive interactions among grasses. *Ecology* 74: 1767-1777.
- CONNELL JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forests. En: Taylor LR & B Turner (eds) Dynamics of populations: 298-312. Pudoc, Wageningen.
- CRAWLEY MJ (1983) Herbivory. The dynamics of animal plant interactions. Blackwell Scientific Publications. London. 437 pp.
- CRONIN G & ME HAY (1996) Induction of seaweed chemical defenses by amphipod grazing. *Ecology* 77: 2287-2301.
- DI CASTRI F & ER HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica. Universidad Católica de Chile. 128 pp.
- DOMINGUEZ CA & R DIRZO (1994) Effects of defoliation on *Erythroxylum havanense*, a tropical proleptic species. *Ecology* 75: 1896-1902.
- EDENIUS L (1993) Browsing by moose on scot pine in relation to plant resource availability. *Ecology* 74: 2261-2269.
- FENNY PP (1976) Plant apparency and chemical defense. En: Wallace JW & RL Mansell (eds) Recent advances in phytochemistry 10. Interactions between plants and insects: 1-40. Plenum Press. New York.
- FENNER M (1987) Seedlings. *New Phytologist* 106 (Suppl.): 35-47.
- GARWOOD NC (1983) Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- HERRERA CM, P JORDANO, L LOPEZ-SORIA & JA AMAT (1994) Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- HOWE HF (1990) Survival and growth of juvenile of *Virola surinamensis* in Panama: Effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6: 259-280.
- JANZEN DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- KORICHEVA J, S LARSON, E HAUKIOJA & M KEINÄNEN (1998) Regulation of wood plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. *Oikos* 83: 212-226.
- LATHAM RE (1992) Co-occurring tree species change rank in seedling performance with resources varied experimentally. *Ecology* 73: 2129-2144.
- MACK RN & DA PYKE (1984) The demography of *Bromus tectorum*: the role of microclimate, grazing and disease. *Journal of Ecology* 72: 731-748.
- MARTICORENA C & M QUEZADA (1985) Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana Botánica (Chile)* 42: 1-157.
- MAZANCOURT C, M LOREAU & L ABBADIE (1998) Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology* 79: 2242-2252.
- Mc INNES PF, RJ NAIMAN, J PASTOR & Y COHEN (1992) Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, isla Royale, Michigan, USA. *Ecology* 73: 2059-2075.
- MULDER C & RW RUESS (1998) Effects of herbivory on arrowgrass: interactions between geese, neighboring plants, and abiotic factors. *Ecological Monographs* 68: 275-293.
- NAVA V & S del AMO (1985) Variación del grado de daño en las hojas de estados juveniles de tres especies primarias. En: Gómez-Pompa A & S del Amo (eds) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. V. II: 299-312. Editorial Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. Xalapa, Veracruz, México.
- NAVA V, S del AMO & AL ANAYA (1985) Efectos de aceites esenciales de estados juveniles de especies primarias contra el ataque de hongos, como un mecanismo de defensa. En: Gómez-Pompa A & S del Amo

- (eds) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. V. II: 283-297. Editorial Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. Xalapa, Veracruz, México.
- NUÑEZ-FARFAN J & R DIRZO (1985) Herbivoría y sucesión en una selva alta perennifolia. En: Gómez-Pompa A & S del Amo (eds) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. V. II: 313-332. Editorial Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. Xalapa, Veracruz, México.
- OSUNKOYA OO, JE ASH, AW GRAHAM & MS HOPKINS (1993) Growth of tree seedlings in tropical rain forests of North Queensland, Australia. *Journal of Tropical Ecology* 9: 1-18.
- OSTFELD RS & CD CANHAM (1993) Effects of meadow vole population density on tree survival in old field. *Ecology* 74: 1792-1801.
- OSTFELD RS, RH MANSON & CD CANHAM (1997) Effects of rodents on survival of tree seeds and seedling invading old fields. *Ecology* 78: 1531-1542.
- PAIGE KN (1992) Overcompensation in response to mammalian herbivory: from mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology* 73: 2076-2085.
- RHOADES DF & RG CATES (1976) Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. En: Wallace JW & RL Mansell (eds) Recent advances in phytochemistry 10. Interactions between plants and insects: 168-213. Plenum Press. New York.
- RODNEY M, MD RAUSHER & DS BURDICK (1997) Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology* 78: 1301-1311.
- RUOHOMÄKI K, FS CHAPIN III, E HAUKIOJA, S NEUVONEN & J SUOMELA (1996) Delayed inducible resistance in mountain birch in response to fertilization and shade. *Ecology* 77: 2302-2311.
- SWANK S & WC OECHEL (1991) Interactions among the effects of herbivory, competition, and resource limitation on chaparral herbs. *Ecology* 72: 104-115.
- THOMAS CD (1990) Herbivore diets, herbivore colonization, and the escape hypothesis. *Ecology* 71: 610-615.
- VEBLEN TT & FM SCHLEGEL (1982) Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque (Chile)* 4: 73-115.
- WELDEN CW, SW HEWETT, SP HUBBELL & RB FOSTER (1991) Sampling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72: 35-50.
- WELLINGTON AB & IR NOBLE (1985) Post-fire recruitment and mortality in a population of the mallee *Eucalyptus incrassata* in semi-arid, south-eastern Australia. *Journal of Ecology* 73: 645-656.
- WHITMORE TH (1984) Tropical rain forests of the Far East. Oxford University Press, New York.
- WOLD EN & RJ MARQUIS (1997) Induced defense in White Oak: effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology* 78: 1356-1369.