

La escarificación mecánica aumenta la germinación de semillas de *Neltuma alba* (Fabaceae), un árbol amenazado del desierto de Atacama

Mechanical scarification increases seed germination of *Neltuma alba* (Fabaceae), a threatened tree from the Atacama Desert

Ana María Humaña *¹

<https://orcid.org/0009-0008-0600-9854>
ahumanap@gmail.com

Carlos E. Valdivia¹

<https://orcid.org/0000-0001-7869-598X>
carlos.valdivia@ulagos.cl

*Corresponding author

1. Universidad de Los Lagos, Departamento de Ciencias Biológicas y Biodiversidad, Laboratorio de Vida Silvestre, Av. Fuchslocher 1305, Osorno, Chile.

Citación

Humaña AM, Valdivia CE. 2024. La escarificación mecánica aumenta la germinación de semillas de *Neltuma alba* (Fabaceae), un árbol amenazado del Desierto de Atacama. Revista peruana de biología 31(2): e26571 001- 008 (Junio 2024). doi: <https://dx.doi.org/10.15381/rpb.v31i2.26571>

Presentado: 30/10/2023

Aceptado: 02/05/2024

Publicado online: 30/06/2024

Editor: Leonardo Romero

Resumen

Neltuma alba es un árbol cuyas semillas probablemente fueron dispersadas por animales ya extintos. Actualmente, los frutos son consumidos por zorros, guanacos, burros y cabras, quienes al comerlos escarificarían las semillas, aumentando su germinación. Sin embargo, al masticar los frutos, los animales podrían dañar los cotiledones, reduciendo la sobrevivencia y crecimiento de las plantas, aunque infrecuentemente. Hipotetizamos que la escarificación mecánica de las semillas aumenta su germinación, pero no la sobrevivencia y crecimiento de las plantas. Nuestro objetivo fue evaluar los efectos de la escarificación mecánica sobre la germinación de semillas y posterior sobrevivencia de plantas. Escarificamos las semillas lijándolas para luego sembrarlas en vivero con riego diario por 6 meses. Posteriormente, las plantas fueron trasladadas al campo, recibiendo riego diario por 6 meses, después recibieron riego quincenal por los siguientes 12 meses, para finalmente no recibir riego los próximos 2 años. La escarificación de las semillas aumentó significativamente en 1.5 veces la germinación: 58 y 39% de germinación en semillas escarificadas y no escarificadas, respectivamente. La escarificación no afectó significativamente la sobrevivencia de las plantas. El 93, 67, 67 y 26% de las plantas sobrevivieron al término del primer, segundo, tercer y cuarto año, respectivamente. Similarmente, la escarificación no afectó significativamente la estatura de las plantas, las que alcanzaron tallas de 28, 59, 74 y 118 cm el primer, segundo, tercer y cuarto año. Comprender los factores limitantes para la reproducción de las plantas amenazadas del desierto de Atacama es fundamental para proponer acciones de conservación efectivas.

Abstract

Neltuma alba is a tree whose seeds were probably dispersed by now-extinct animals. Currently, its fruits are consumed by foxes, guanacos, donkeys, and goats, which may scarify the seeds during ingestion, thereby enhancing germination. However, these animals might damage the cotyledons when chewing the fruits, potentially reducing the survival and growth of the plants, although this occurs infrequently. We hypothesize that mechanical scarification of seeds increases their germination but does not affect the survival and growth of the plants. Our objective was to evaluate the effects of mechanical scarification on seed germination and subsequent plant survival. We scarified the seeds by sanding them before sowing them in a nursery with daily watering for six months. Subsequently, the plants were transplanted to the field, where they received daily watering for six months, biweekly watering for the next twelve months, and no watering for the following two years. Seed scarification significantly increased germination by 1.5 times: 58 and 39% germination in scarified and non-scarified seeds, respectively. Scarification did not significantly affect plant survival. Survival rates were 93, 67, 67, and 26% at the end of the first, second, third, and fourth years, respectively. Similarly, scarification did not significantly affect plant height, with plants reaching heights of 28, 59, 74, and 118 cm in the first, second, third, and fourth years, respectively. Understanding the limiting factors for the reproduction of endangered plants in the Atacama Desert is crucial for proposing effective conservation actions.

Palabras clave:

Dispersión de semillas, anacronismo, reclutamiento de plántulas.

Keywords:

Seed dispersal, anachronism, seedling recruitment.

Introducción

En América, numerosas especies de plantas producen frutos cuyos rasgos sugieren que los principales animales dispersores de sus semillas fueron los grandes animales (i.e. megafauna) que se extinguieron durante la transición Pleistoceno-Holoceno (Janzen & Martin 1982, Donatti et al. 2007, Guimarães et al. 2008, Galetti et al. 2018). Los frutos con estas características suelen ser, aunque no siempre, carnosos y demasiado grandes para ser tragados por los frugívoros actuales, lo que supone diversos inconvenientes para la dispersión y germinación de estas plantas (Janzen & Martin 1982, Donatti et al. 2007, Guimarães et al. 2008, Galetti et al. 2018). En primer lugar, la pérdida de los frugívoros ancestrales limitaría la capacidad de dispersión de las semillas, haciendo que éstas permanezcan cerca de las plantas madre, aumentando la probabilidad de ser depredadas (Terborgh et al. 2008, Fleming & Kress 2013). Segundo, la pérdida de los frugívoros provocaría que las semillas no sean separadas de los frutos, lo que puede impedir, química o mecánicamente, la germinación (Traveset & Verdú 2001, Traveset et al. 2007, Fleming & Kress 2013). Tercero, debido a que las semillas no pasan por el tracto digestivo de los frugívoros, éstas no son escarificadas, es decir, las semillas no sufren el efecto abrasivo, mecánico y químico, que ejercen las piezas bucales y los fluidos gastrointestinales de los animales, respectivamente (Traveset & Verdú 2001, Traveset et al. 2007, Fleming & Kress 2013). La ausencia de escarificación se traduce en semillas más resistentes al ingreso de agua, lo que puede incapacitarlas para romper la dormancia física y, por lo tanto, para germinar (Traveset & Verdú 2001, Traveset et al. 2007, Fleming & Kress 2013). Cuarto, la pérdida de los frugívoros provocaría que las semillas no interactúen con la materia fecal de los animales dispersores, lo que también puede traducirse en una menor probabilidad de germinación (Traveset & Verdú 2001, Traveset et al. 2007). Esto último se debe a la mayor retención de humedad de la materia fecal, así como a los aportes de nutrientes (Traveset & Verdú 2001, Traveset et al. 2007).

Los frugívoros no solo pueden afectar la germinación de las semillas, sino también el crecimiento y sobrevivencia de las plantas que emergen de las semillas consumidas por ellos, aunque de manera negativa (Miranda et al. 2011). De hecho, en la naturaleza la escarificación mecánica de las semillas, si bien incrementa la germinación, puede reducir el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas y posteriores juveniles, debido al daño mecánico que pueden sufrir los cotiledones (Miranda et al. 2011). Esta situación, no obstante, ha sido observada infrecuentemente (e.g., *Prosopis juliflora*, Miranda et al. 2011).

Los géneros *Neltuma* y *Strombocarpa*, antes reunidos y conocidos como *Prosopis*, comprenden 44 especies y numerosos híbridos, comúnmente llamados Algarrobos, de los cuales 40 son originarios de las regiones áridas y semiáridas de América (Burkart 1976, Hunziker et al. 1986, Hughes et al. 2022). Los Algarrobos producen legumbres indehiscentes, muy duras, cuyo interior es a veces dulce, probablemente para atraer animales frugívoros y así dis-

persar sus semillas (Burkart 1976, Baes et al. 2002, Miranda et al. 2011). De hecho, en Sudamérica, guanacos, zorros y pequeños mamíferos se alimentan de los frutos de los Algarrobos, probablemente contribuyendo a dispersar sus semillas (Burkart 1976, Mares et al. 1977, Campos & Velez 2015). Sin embargo, el tamaño y dureza de los frutos sugieren que éstos evolucionaron para ser consumidos por animales mucho más grandes, como la megafauna Sudamericana ya extinta, conformada por especies de las familias Glyptodontidae, Megatheriidae, Mylodontidae, Machrauchenidae, Toxodontidae, Gomphoteridae y Equidae (Mehring 1967, Bucher 1987).

En Chile existen seis especies de Algarrobos que habitan principalmente en el Desierto de Atacama (Rodríguez et al. 2018). Los ancestros de estas especies, de la sección Algarrobia, llegaron a finales del Holoceno, provenientes de la zona del Chaco, al este de la cordillera de los Andes, mientras que las especies de la sección Strombocarpa lo hicieron antes, pero mediado por la megafauna (McRostie et al. 2017, Aguilar et al. 2020). El transporte de semillas por las comunidades indígenas, para el desarrollo de la agricultura, parece haber sido la causa más probable de la llegada de *Neltuma*, sección Algarrobia, a Chile (McRostie et al. 2017). Entre las especies de *Neltuma*, que habitan en el desierto de Atacama, se encuentra *N. alba* (sección Algarrobia, Rodríguez et al. 2018).

La germinación de las semillas de *N. alba* ha sido extensamente estudiada en poblaciones de Argentina y Bolivia (e.g., Vilela & Ravetta 2001, Venier et al. 2015, Meloni et al. 2019). En general, las semillas provenientes de las localidades menos áridas de Argentina, como la Provincia de Salta, germinan menos que aquellas de localidades más áridas (Venier et al. 2015). Por otro lado, las semillas escarificadas mecánicamente en laboratorio germinan más que aquellas escarificadas por agentes químicos o la temperatura del ambiente (Vilela & Ravetta 2001). Esto sugiere que la rumia, más que la acción de los fluidos gastrointestinales de los animales frugívoros, o las altas temperaturas en ausencia de frugívoros, es el factor clave que aumenta la germinación (Vilela & Ravetta 2001).

Actualmente, desconocemos la germinación de las semillas de *N. alba* en el Desierto de Atacama, la zona más árida de distribución de este árbol, así como su potencial grado de dependencia de animales frugívoros o el impacto de la escarificación en la sobrevivencia de plantas juveniles. Hipotetizamos que la escarificación mecánica, como mecanismo para romper la dormancia física de las semillas, es un proceso que contribuye a aumentar la germinación en *N. alba*, pero con escasa incidencia sobre la sobrevivencia de las plantas. El objetivo general de la presente investigación es evaluar el efecto de la escarificación mecánica experimental de las semillas del Algarrobo *Neltuma alba* provenientes del desierto de Atacama, sobre su germinación y sobre el crecimiento y sobrevivencia de plantas de hasta cuatro años.

Material y métodos

Sitio y especie en estudio. Realizamos el trabajo de campo en dos localidades ubicadas en la región de Ta-

rapacá, Chile, desde enero de 2017 hasta diciembre de 2022. La primera localidad correspondió a la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal, un área protegida cercana al pueblo de Pozo Almonte (20°23'47"S, 69°42'6"W), donde colectamos frutos y semillas de *N. alba*, en enero de 2017. La vegetación del sitio de colecta de frutos corresponde al piso bosque espinoso tropical interior de *Prosopis* (= *Neltuma*) *tamarugo* Phil. y *Tessaria absinthoides* (Hook. & Arn.) DC., donde además destaca la presencia de *N. alba* (Luebert & Plissock 2006). La segunda localidad correspondió al vivero de la Compañía Minera Cerro Colorado (CMCC), cercano a la ruta con dirección al pueblo de Mamiña (20°4'20"S, 69°16'26"W), donde se evaluó la germinación de las semillas, entre noviembre y diciembre de 2017, además de la sobrevivencia de plantas, desde enero de 2018 hasta junio del mismo año. Contiguo al sitio del vivero se encuentra la Quebrada de Amilca (20°03'35"S, 69°14'00"W; 2700 m de altitud), lugar al cual fueron trasplantadas las plantas, en junio de 2018, y monitoreadas hasta diciembre de 2022. La vegetación en torno al vivero y la quebrada corresponde al piso matorral bajo desértico tropical andino de *Atriplex imbricata* (Moq.) D. Dietr. y *Acantholippia deserticola* (Phil.) Lu-Irving & O'Leary, donde también destaca la presencia de *N. alba* (Luebert & Plissock 2006). Cabe señalar que la colecta de frutos se realizó en un sitio distinto al área de germinación y trasplantes de Algarrobos debido a que, si bien se observó la presencia de árboles adultos en la Quebrada de Amilca, durante el periodo de estudio, estos árboles no produjeron frutos, siendo los más cercanos aquellos provenientes de la R.N. Pampa del Tamarugal, distantes a unos 80 km.

Neltuma alba (Griseb.) C.E. Hughes & G.P. Lewis (Fabaceae) es un árbol considerado nativo de Chile, a pesar de que su presencia se debe al intercambio comercial entre los pueblos indígenas precolombinos (McRostie et al. 2017, Rodríguez et al. 2018). De acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) *N. alba* se encuentra en la categoría de casi amenazada (UICN 2024). Habita entre las regiones de Arica y Parinacota, por el norte, y Atacama, por el sur, desde el nivel del mar hasta los 2600 m de altitud (Rodríguez et al. 2018). Comúnmente llamado Algarrobo blanco, también habita en Argentina, Bolivia y Perú (Rodríguez et al. 2018). Las semillas de *N. alba* presentan dormancia física, por lo que requieren de escarificación mecánica para germinar, mientras que las plántulas requieren de abundante presencia de luz y agua para crecer y sobrevivir (Vilela & Ravetta 2001).

Germinación de semillas. Para evaluar los efectos de la escarificación sobre la germinación de semillas de *N. alba*, en enero de 2017 prospectamos los árboles adultos creciendo en la Quebrada de Amilca. De los cuatro árboles que florecieron ese año, ninguno produjo frutos. El siguiente lugar más cercano correspondió a la R.N. Pampa del Tamarugal. En este sitio, por restricciones logísticas, recorrimos un área aproximada de 10 ha dentro de las cuales observamos 21 árboles de *Neltuma* sp., todos con frutos ya dispersados y dispuestos en torno a los árboles madre. De éstos, solo los frutos de cuatro árboles pre-

sentaron características distintivas de *N. alba*, ya que los otros 17 presentaron frutos cuyas características fenotípicas difirieron significativamente de aquellas de nuestra especie focal. Bajo el dosel de estos árboles colectamos directamente del suelo cerca de 100 frutos maduros por árbol (N= 400 frutos, Figura 1A). Los frutos colectados en enero de 2017 fueron trasladados al laboratorio, donde inmediatamente fueron clasificados como sanos o infestados si es que éstos presentaron orificios hechos por el escarabajo *Rhipibruchus picturatus* (Bruchidae). De hecho, entre el 28 y el 42% de los frutos por árbol presentaron signos visibles de infestación por este escarabajo (media de 36% de frutos infestados por árbol). Al cabo de cinco meses, en mayo de 2017, terminamos de remover las semillas provenientes de los frutos sanos, o sin signos visibles de infestación por *R. picturatus*. En este momento, sacamos una muestra de 40 semillas en total, sin distinguir el árbol de procedencia, a las cuales les realizamos una prueba de viabilidad evaluando la respiración celular con cloruro de 2,3,5-trifeniltetrazolio. Las semillas presentaron un 83% de viabilidad. Las semillas ya liberadas de los frutos fueron almacenadas en bolsas de papel a temperatura ambiente hasta el mes de noviembre del mismo año, cuando fueron puestas a germinar (Figura 1B). Para la germinación usamos almacigueras que fueron dispuestas al interior del vivero de la Compañía Minera Cerro Colorado (CMCC). Cien de estas semillas fueron colocadas a germinar, sin escarificar, en grupos de 5 semillas por almaciguera (n= 20 almacigueras). Las 100 semillas restantes fueron escarificadas manualmente, usando papel lija para adelgazar su cubierta (véase Vilela & Ravetta 2001), y puestas a germinar también en grupos de 5 semillas por almaciguera (n= 20 almacigueras). Ambos conjuntos de semillas, escarificadas y no escarificadas, fueron regados diariamente utilizando un sistema de riego por goteo, controlado por reloj y conectado directamente a la red de agua, que irrigo durante 3 minutos por día mientras las semillas permanecieron en el vivero. La germinación se evaluó una única vez como el número de semillas que presentaron radículas de ≥ 1 mm de longitud, 30 días después de que fueron puestas a germinar, en diciembre de 2017. Cabe destacar que no se observó germinación de semillas en los meses posteriores a diciembre de 2017.

Para evaluar si las semillas escarificadas germinaron más que las semillas sin escarificar utilizamos una prueba de Q de Cochran usando el paquete estadístico Statistica 11.0 (StatSoft Inc., Tulsa, Oklahoma, USA) donde las semillas presentaron una respuesta bimodal de 1 y 0 según si germinaron o no.

Sobrevivencia y crecimiento de plantas. Para evaluar la sobrevivencia y el crecimiento de *N. alba* dimos seguimiento a un conjunto de 42 plantas provenientes del ensayo de germinación, 19 plantas provenientes de semillas no escarificadas y 23 provenientes de semillas escarificadas. De este modo, las plantas obtenidas en diciembre de 2017, a partir del ensayo de germinación, fueron trasplantadas ese mismo mes a macetas con un sustrato hecho con una mezcla de tierra de hoja y perlita comercial, para evitar la compactación de la tierra.

Estas plantas fueron mantenidas en el vivero durante los siguientes seis meses, entre enero y junio de 2018, donde fueron irrigadas diariamente, por un periodo de 3 min, usando el mismo sistema de riego por goteo antes descrito. Luego de este tiempo, las plantas fueron sacadas del vivero y trasplantadas a la quebrada de Amilca (20°03'35"S, 69°14'00"W) donde crece naturalmente una población de *N. alba* (Figura 1C). Las plantas trasplantadas a la quebrada fueron irrigadas diariamente, por un periodo de 3 min, usando un sistema de riego por goteo, desde julio y hasta diciembre de 2018. Posteriormente, desde enero de 2019 y hasta marzo de 2020, las plantas fueron regadas quincenalmente y de manera manual, usando un aspersor portátil. A partir de abril de 2020 las plantas no recibieron ningún tipo de aporte hídrico más que el natural. De este modo, las plantas experimentaron cuatro regímenes de cuidados distintos

de acuerdo con su edad: i) los primeros 6 meses bajo condiciones de vivero y riego diario, ii) los siguientes 6 meses bajo condiciones de campo y riego diario, iii) los siguientes 15 meses bajo condiciones de campo y riego quincenal, y finalmente iv) los siguientes 21 meses bajo condiciones de campo sin riego. Este esquema de cuidado fue implementado para lograr aclimatar las plantas a las condiciones de campo, dado que éstas son sensibles a la falta de agua, así como a la escasez de luz (Vilela & Ravetta 2001). Durante todo este periodo, desde enero de 2018 y hasta diciembre de 2021, las plantas fueron evaluadas mensualmente para registrar el número de individuos sobrevivientes y su altura, obtenida con una cinta métrica. Sin embargo, debido a restricciones logísticas hubo meses en los cuales no fue posible evaluar las plantas (i.e., agosto de 2019; marzo, mayo y julio de 2020).

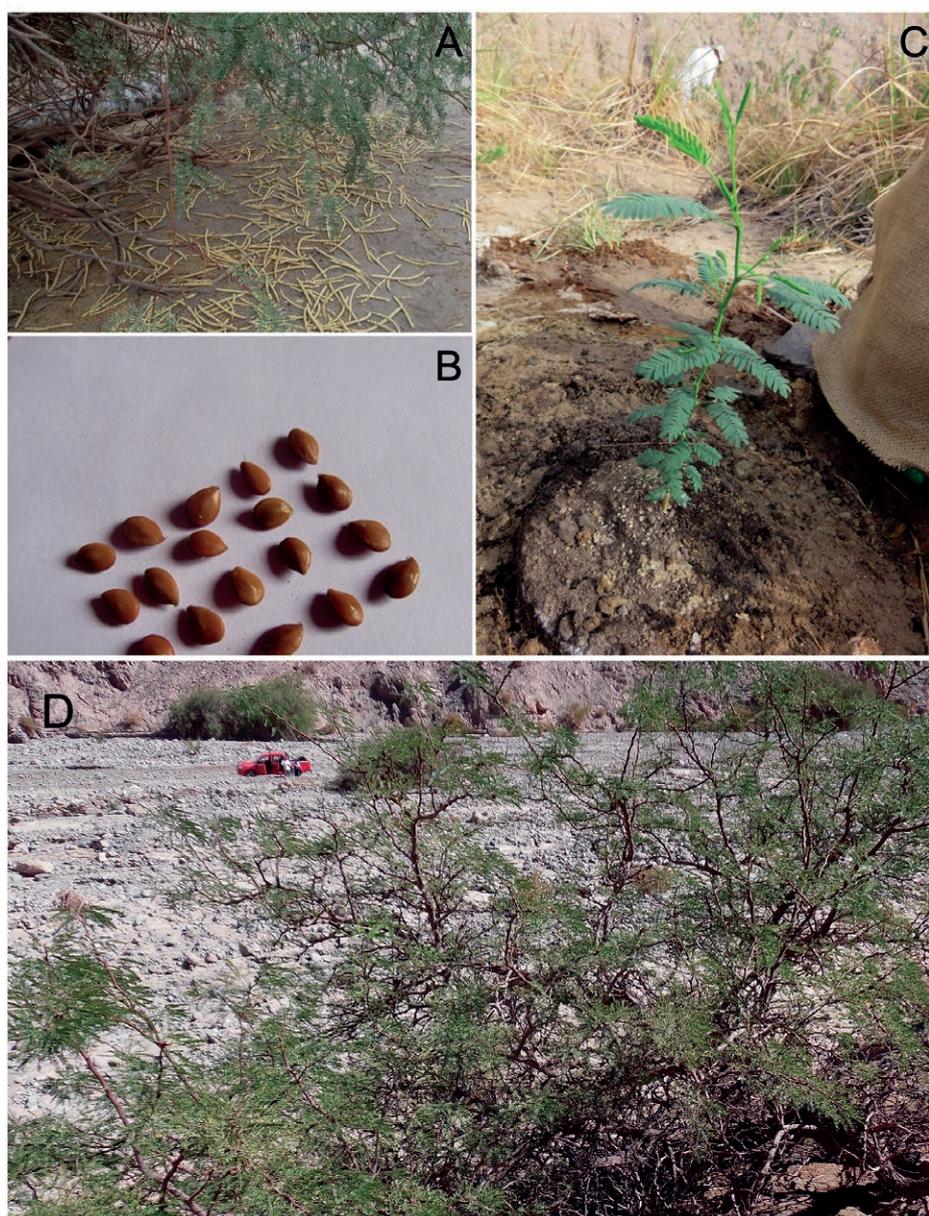


Figura 1. (A) *Neltuma alba* creciendo en la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal, Región de Tarapacá, Chile, con numerosos frutos caídos bajo su dosel. (B) Semillas de *N. alba*. (C) Juveniles de tres meses trasplantados a la Quebrada de Amilca. (D) Árbol adulto de *N. alba* creciendo en la Quebrada de Amilca / (A) *Neltuma alba* growing in the Pampa del Tamarugal National Reserve, Tarapacá Region, Chile, with numerous fallen fruits under its canopy. (B) *N. alba* seeds. (C) Three-month-old juveniles transplanted to the Quebrada de Amilca. (D) Adult *N. alba* tree growing in the Quebrada de Amilca.

Para evaluar los efectos de la escarificación de las semillas sobre la sobrevivencia de las plantas comparamos la sobrevivencia mensual, durante cuatro años, de las plantas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas, mediante un análisis de sobrevivencia para dos muestras usando el paquete estadístico Statistica 11.0. La sobrevivencia de ambos grupos de plantas fue representada gráficamente mediante una curva de acumulación de sobrevivientes de Kaplan-Meier. Para evaluar las posibles diferencias en estatura de los individuos provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas realizamos una prueba de ANOVA de medidas repetidas, usando el paquete estadístico Statistica 11.0.

Resultados

Germinación de semillas. Transcurridos 30 días desde que fueron puestas a germinar, las semillas escarificadas germinaron 1.5 veces más (58%) que las semillas no escarificadas (39%) (Prueba de Q de Cochran, $Q = 19.0$, $P < 0.001$; Figura 2). Posterior a los 30 días del ensayo no se observaron semillas germinando.

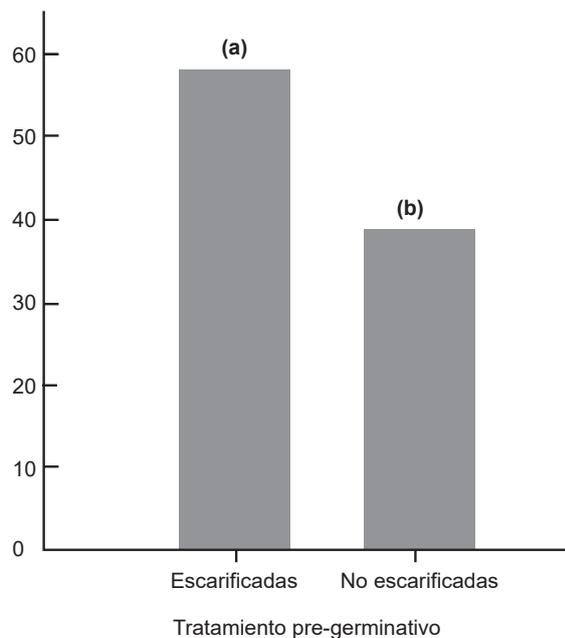


Figura 2. Germinación promedio de semillas escarificadas y no escarificadas de *N. alba*. Letras distintas indican diferencias significativas ($N = 200$ semillas; Prueba de Q de Cochran, $Q = 19.0$, $P < 0.001$) / Average germination of scarified and non-scarified seeds of *N. alba*. Dissimilar letters indicate significant differences. ($N = 200$ seeds; Cochran's Q Test, $Q = 19.0$, $P < 0.001$).

Sobrevivencia y crecimiento de plantas. La sobrevivencia de plantas no difirió significativamente entre aquellas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas (Análisis de sobrevivencia, Prueba de F de Cox, $F_{(28,32)} = 1.5$; $P = 0.13$; Figura 3a). Así, durante 2018 murieron 2 plantas (8.7% de las plantas con las que inició el experimento) provenientes de las semillas escarificadas, y sólo una (5.2%) proveniente de las semillas no escarificadas. En 2019 murieron 5 (23.8%) y 6 (33.3%)

plantas adicionales, provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas, respectivamente. En 2020 ninguna planta murió, mientras que en 2021 murieron 5 (38.5%) y 8 (72.3%) plantas, provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas, respectivamente. Con respecto al régimen de cuidado, durante los primeros 6 meses (i.e., desde enero hasta junio de 2018), bajo condiciones de vivero y riego diario, no se registraron plantas muertas. Durante los siguientes seis meses (i.e., desde julio hasta diciembre de 2018), bajo condiciones de campo y riego diario, la tasa de mortalidad fue de 8.7% y 5.3% para plantas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas, respectivamente. Durante los siguientes 3 años (i.e., desde enero de 2019 hasta diciembre de 2021), bajo condiciones de campo y riego quincenal, la tasa de mortalidad fue del 71.4% y 88.9% para plantas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas, respectivamente.

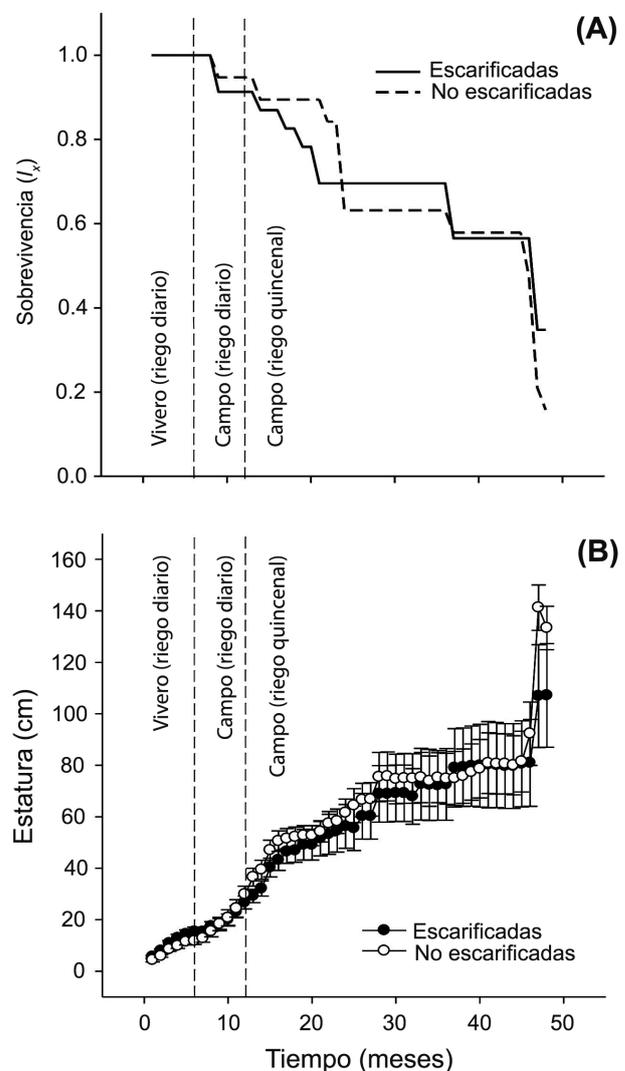


Figura 3. (A) Probabilidad acumulada de plantas sobrevivientes de *N. alba* obtenidas a partir de semillas escarificadas y no escarificadas (gráfico de Kaplan-Meier) y (B) Estatura promedio (± 1 EE) de plantas de *N. alba* provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas / (A) Cumulative probability of surviving *N. alba* plants obtained from scarified and non-scarified seeds (Kaplan-Meier graphic) and (B) Average height (± 1 SE) of *N. alba* plants from scarified and non-scarified seeds.

La estatura de las plantas sobrevivientes tampoco difirió significativamente entre las plantas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas (ANOVA de medidas repetidas, tratamiento pre-germinativo: $F = 0.31$, $P = 0.58$; tiempo: $F = 17.6$, $P < 0.001$; tratamiento pre-germinativo x tiempo: $F = 0.29$, $P = 0.99$; Figura 3b). Durante 2018, las plantas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas aumentaron de altura un 377 y 591%, respectivamente. Durante 2019, las plantas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas aumentaron de estatura un 93 y 68%, respectivamente. Durante 2020, las plantas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas aumentaron de estatura un 31 y 16%, respectivamente. Finalmente, durante 2021, las plantas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas aumentaron de estatura un 35 y 88%, respectivamente. Con respecto al régimen de cuidado, durante los primeros 6 meses, las plantas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas aumentaron de estatura un 174 y 172%, respectivamente. Durante los siguientes 6 meses, las plantas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas aumentaron de estatura un 75 y 134%, respectivamente. Finalmente, durante los últimos 3 años, las plantas provenientes de semillas escarificadas y no escarificadas aumentaron de estatura un 266 y 287%, respectivamente.

Discusión

El efecto de la escarificación mecánica en aumentar la germinación de *Neltuma alba* se relaciona a que presenta legumbres indehiscentes muy duras, de cuyo interior las semillas deben ser liberadas para germinar. De hecho, las semillas escarificadas germinan 1.5 veces más que aquellas no escarificadas. Esto, sin embargo, no se traduce en cambios significativos en las probabilidades de sobrevivir de los juveniles en los años posteriores. Tampoco se traduce en diferencias en la altura promedio de los juveniles, indicando que la escarificación no afecta el vigor de las plantas, sólo su tasa de germinación.

El primer inconveniente que presenta *N. alba* para reproducirse, en ausencia de sus dispersores legítimos putativos (i.e. megafauna), parece ser la liberación de las semillas desde el interior de los frutos. Esto se debe a que las legumbres de estos algarrobos son muy duras, lo que impediría a muchos animales romper estos frutos durante la masticación. Sin embargo, mamíferos nativos de estatura mediana a grande, presentes en el Desierto de Atacama, como zorros culpeos (*Lycalopex culpaeus*), zorros chilla (*Lycalopex griseus*) y guanacos (*Lama guanicoe*), podrían tener la capacidad, aunque limitada, de romper los frutos, consumirlos y dispersar las semillas hacia sitios alejados de las plantas madre (i.e. dispersión por endozoocoría) (Campos & Velez 2015, Galetti et al. 2018). A estos animales habría que sumar mamíferos exóticos, domésticos o cimarrones, que podrían cumplir un rol similar, como burros (*Equus africanus asinus*), caballos (*Equus ferus caballus*) y ganado vacuno (*Bos taurus*) (Campos & Velez 2015, Galetti et al. 2018). Por ejemplo, *N. caldenia*, *N. ferox*, *N. flexuosa* y *N. ruscifolia* son especies argentinas de algarrobos cuyos frutos son

consumidos por estos mamíferos exóticos, quienes actúan como dispersores endozoocóricos de las semillas, aumentando su germinación (Campos & Velez 2015). El consumo y posterior dispersión de semillas, por parte del ganado doméstico, es un fenómeno común en las plantas cuyos frutos presentan adaptaciones anacrónicas para la dispersión de sus semillas (Galetti et al. 2018). Por lo tanto, es muy probable que este fenómeno también ocurra en el desierto de Atacama con *N. alba*. Desafortunadamente, en el presente estudio no fue posible determinar la identidad de sus dispersores.

Otros animales que actualmente podrían jugar un rol importante en la dispersión de semillas de *N. alba* son los pequeños mamíferos, usualmente roedores granívoros (Campos & Velez 2015). Por ejemplo, en Argentina, ratones de varias especies, liebres (*Lepus europaeus*) y maras (*Dolichotis patagonum*), dispersan semillas de los algarrobos *N. caldenia*, *N. chilensis*, *N. ferox*, *N. flexuosa* y *N. ruscifolia*, algunos de ellos realizando acaparamiento de dispersión (Campos & Velez 2015). Así, dependiendo de las especies, estos animales colectan los frutos y semillas, las que son almacenadas en diversos depósitos, dentro de su territorio, para su posterior consumo (Hulme & Beckman 2002, van der Wall 2010). Sin embargo, algunas semillas son olvidadas y logran escapar a la depredación, lo que les permite germinar (Hulme & Beckman 2002, van der Wall 2010). Las semillas dispersadas por este mecanismo suelen no ser escarificadas y, por lo tanto, suelen presentar tasas de germinación menores que aquellas semillas dispersadas endozoocóricamente (van der Wall 2010).

Las semillas de *N. alba* sin escarificar alcanzaron un promedio de 39% de germinación, lo que parece excepcionalmente alto comparado con otras especies sudamericanas de *Neltuma* (Campos & Velez 2015). Por ejemplo, las semillas de *N. caldenia*, *N. chilensis*, *N. ferox*, *N. flexuosa* y *N. ruscifolia*, no germinaron más allá de un 5% en ausencia de escarificación (Campos & Velez 2015). Esto sugiere que *N. alba* probablemente ha evolucionado para no depender mayormente de la escarificación para germinar, lo cual podría haber sucedido debido a las severas condiciones ambientales impuestas por el Desierto de Atacama (Campos & Velez 2015, McRostie et al. 2017). Así, individuos con semillas más permeables al ingreso de agua tendrían ventajas por sobre aquellos con semillas menos permeables al agua. Esta hipótesis, no obstante, requiere ser clarificada con estudios posteriores de campo. Por otro lado, la escarificación mecánica manual de las semillas de *N. alba* incrementó su germinación hasta el 58%. Esto también es mayor a lo observado en otras especies de algarrobos, en las que se evaluó la escarificación en semillas obtenidas de heces de diversas especies de animales (Campos & Velez 2015). Por ejemplo, las semillas de *N. caldenia*, *N. chilensis*, *N. ferox*, *N. flexuosa* y *N. ruscifolia*, obtenidas de heces de vacas, guanacos y caballos, entre otros animales, germinaron entre un 5% y un 41% (Campos & Velez 2015). Sin embargo, este porcentaje de germinación es ligeramente inferior al observado en semillas de *N. alba* provenientes del Chaco (Vilela & Ravetta 2001).

La esscarificación mecánica manual no tuvo ningún efecto en la probabilidad de sobrevivir de las plantas de hasta cuatro años, como tampoco sobre su estatura. Esto indica que la esscarificación a la que fueron sometidas las semillas no provocó daños sobre los cotiledones, observándose sólo los efectos positivos de ésta (Miranda et al. 2011). En la naturaleza, los organismos presentan 3 tipos de respuestas, en términos de su sobrevivencia: i) sobrevivencia tipo 1, aquella donde la mayor tasa de mortalidad ocurre hacia el final de las vidas de los organismos, ii) sobrevivencia tipo 2, aquella donde la tasa de mortalidad se mantiene constante a lo largo de la vida de los organismos, y iii) sobrevivencia tipo 3, aquella donde la tasa de mortalidad es mayor al inicio de la vida, pero baja y relativamente constante hacia el final de ésta (Begon et al. 2006). Las plantas usualmente presentan una sobrevivencia de tipo 3, lo que significa que existe una tasa de mortalidad muy alta al inicio de sus vidas, pero muy baja al final de ésta (Begon et al. 2006). Si bien en este estudio sólo hemos evaluado la sobrevivencia de las plantas en los primeros 4 años de vida, la curva de sobrevivencia se asemeja más a una de tipo 2 que de tipo 3, es decir, con una tasa de mortalidad más o menos constante a lo largo de la vida de la planta. Esto puede ser el resultado del régimen de cuidado al que fueron sometidas las plantas, con condiciones semicontroladas de vivero y riego a diario los primeros seis meses de vida, hasta una condición de riego quincenal en condiciones de campo a partir del primer año de vida. Pese a ello, la tasa de mortalidad es alta, en torno al 80%, debido a las condiciones extremadamente rigurosas que impone el desierto de Atacama. Bajo condiciones naturales, la sobrevivencia de plántulas, más que la sobrevivencia de semillas o juveniles es el paso crítico que determina la dinámica de las poblaciones, siendo los años en que ocurren abundantes precipitaciones, debido al fenómeno ENSO, los que permiten el reclutamiento poblacional (Gutiérrez et al. 2007, Leck et al. 2008, Valdivia & Romero 2013).

Neltuma alba es un árbol casi amenazado del Desierto de Atacama de acuerdo con la UICN cuya reproducción y sobrevivencia puede verse amenazada, directa o indirectamente, por el desarrollo de actividades humanas, como la minería. Directamente, las actividades humanas pueden afectar la sobrevivencia de las plantas debido a interrupciones en el suministro de agua, el pastoreo por el ganado doméstico, etc. Indirectamente, las actividades humanas pueden afectar a los animales frugívoros, los cuales pueden dejar de prestar el servicio de dispersión de semillas, afectando la reproducción de las plantas. Por lo tanto, el desarrollo de dichas actividades debe hacerse considerando las medidas de mitigación pertinentes que minimicen los riesgos a su supervivencia y reproducción, considerando para ello las quebradas y riadas por donde bajan las corrientadas en eventos ENSO. Entre estas medidas está el establecimiento de programas de germinación para la reforestación, que incluyan la esscarificación de las semillas; o la protección de las poblaciones silvestres, protegiendo también la fauna potencialmente dispersora de esas se-

millas, entre otras medidas. Ciertamente, esto es algo para tener en cuenta con numerosas otras especies amenazadas del desierto de Atacama y sus animales mutualistas (e.g., Humaña et al. 2019).

Literatura citada

- Aguilar DL, Acosta MC, Baranzelli MC, Sércic AN, Delatorre-Herrera J, Verga A, Cosacov A. 2020. Ecophylogeography of the disjunct South American xerophytic tree species *Prosopis chilensis* (Fabaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 129 (4): 793-809. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa006>
- Baes PP, de Viana, ML, Sühling S. 2002. Germination in *Prosopis ferox* seeds: effects of mechanical, chemical and biological scarifiers. *Journal of Arid Environments* 50: 185-189. <https://doi.org/10.1006/jare.2001.0859>
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. *Ecology, from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, fourth edition.
- Bucher EH. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 265-273.
- Burkart A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoidae). *Journal Arnold Arboretum* 57: 219-525. <https://doi.org/10.5962/p.324722>
- Campos C, Velez S. 2015. Almacenadores y frugívoros oportunistas: el papel de los mamíferos en la dispersión del algarrobo (*Prosopis flexuosa* DC) en el desierto del Monte, Argentina. *Revista Ecosistemas* 24: 28-34. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-3.05>
- Donatti C, Galetti M, Pizo M, Guimarães Jr PR, Jordano P. 2007. Living in the land of ghosts: Fruit traits and the importance of large mammals as seed dispersers in the Pantanal, Brazil. In Dennis AJ, RJ Green, EW Schupp, D Westcott eds. *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. p. 104-123. CAB International. <https://doi.org/10.1079/9781845931650.0104>
- Fleming TH, Kress WJ. 2013. *The ornaments of life. Coevolution and conservation in the tropics*. The University of Chicago Press. 588 pp. <https://doi.org/10.7208/9780226023328>
- Galetti M, Moleón M, Jordano P, Pires MM, Guimarães Jr PR, Pape T, Nichols E, Hansen D, Olesen JM, Munk M, de Mattos JS, Schweiger AH, Owen-Smith N, Johnson CN, Marquis RJ, Svenning JC. 2018. Ecological and evolutionary legacy of megafauna extinctions. *Biological Reviews* 93: 845-862. <https://doi.org/10.1111/brev.12374>
- Guimarães PR, Galetti M, Jordano P. 2008. Seed dispersal anachronisms: Rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PLoS One* 3: e1745. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001745>
- Gutiérrez JR, Holmgren M, Manrique M, Squeo FA. 2007. Reduced herbivore pressure under rainy ENSO conditions could facilitate dryland reforestation. *Journal of Arid Environments* 68: 322-330. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.05.011>
- Hughes CE, Ringelberg JJ, Lewis GP, Catalano SA. 2022. Desintegration the genus *Prosopis* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, mimosoid clade). *PhytoKeys* 205, 147. [doi: 10.3897/phytokeys.205.75379](https://doi.org/10.3897/phytokeys.205.75379)
- Hulme PE, Beckman CW. 2002. Granivory. In Herrera CM, O Pellmyr eds. *Plant-Animal Interactions. An Evolutionary Approach*. p. 133-154. Blackwell Publishing. UK.

- Humaña AM, Jimenez A, Valdivia CE. 2019. *Nolana balsamiflua* (Gaudich.) Mesa (Solanaceae), un arbusto vulnerable del desierto de Atacama dependiente de polinizadores para producir semillas. *Gayana Botánica* 76: 123–125. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432019000100123>
- Hunziker JH, Naranjo CA, Palacios RA, Poggio L, Saidman BO. 1986. Studies on the taxonomy, genetic variation and biochemistry of Argentine species of *Prosopis*. *Forest Ecology and Management* 16: 301–315. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(86\)90030-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(86)90030-7)
- IUCN 2024. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2023-1. <<https://www.iucnredlist.org>>
- Janzen DH, Martin PS. 1982. Neotropical anachronisms, the fruits the Gomphoteres ate. *Science* 215: 19–27. <https://doi.org/10.1126/science.215.4528.19>
- Leck MA, Parker VT, Simpson RL. 2008. *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, UK.
- Luebert F, Pliscoff P. 2006. *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 316 pp.
- Mares MA, Enders FA, Kingsolver JM, Neff JL, Simpson BB. 1977. *Prosopis* as a niche component. In Simpson, BB. eds. *Mesquite: its biology in two desert ecosystems*, p. 123–149. Dowden, Hutchinson and Ross Inc, Pennsylvania, Estados Unidos.
- McRostie VB, Gayo EM, Santoro CM, de Pol-Holz R, Latorre C. 2017. The pre-Columbian introduction and dispersal of Algarrobo (*Prosopis*, Section *Algarobia*) in the Atacama Desert of northern Chile. *PLoS One* 12: e0181759. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181759>
- Mehring PJ. 1967. The environment of extinction of the late-Pleistocene megafauna in the arid southwestern United States. In Martin PS, HE Wright eds. *Pleistocene extinctions: the search for a cause*. p. 247–266. Yale University Press, New Haven, Estados Unidos.
- Meloni, DA, Gulotta, MR, Moura Silva, D, Arraiza, MP. 2019. Effects of salt stress on germination, seedling growth, osmotic adjustment, and chlorophyll fluorescence in *Prosopis alba* G. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias*. Universidad Nacional de Cuyo, 51(1), 69–78.
- Miranda RQ, Oliveira MTP, Correia RM, Almeida-Cortez JS, Pompelli MF. 2011. Germination of *Prosopis juliflora* (Sw) DC seeds after scarification treatments. *Plant Species Biology* 26: 186–192. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00324.x>
- Rodríguez R, Marticorena C, Alarcón D, Baeza C, Cavieres L, Finot VL, Fuentes N, Kiessling A, Mihoc M, Pauchard A, Ruiz E, Sanchez P, Marticorena A. 2018. Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana Botánica* 75: 1–430. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432018000100001>
- Terborgh J, Nuñez-Iturri G, Pitman NCA, Valverde FHC, Alvarez P, Swamy V, Pringle EG, Paine CET. 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89: 1757–1768. <https://doi.org/10.1890/07-0479.1>
- Traveset A, Verdú M. 2001. A Meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. In Levey DJ, WR Silva, M Galetti eds. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. p. 339–350. CAB International. <https://doi.org/10.1079/9780851995250.0339>
- Traveset A, Robertson AW, Rodríguez-Pérez J. 2007. A review on the role of endozoochory in seed germination. In Denis AJ, EW Schupp, RJ Green, DA Wescott eds. *Seed dispersal, Theory and its application in a changing world* p. 78–103. CAB International. <https://doi.org/10.1079/9781845931650.0078>
- Valdivia CE, Romero CR. 2013. En la senda de la extinción: el caso del algarrobo *Prosopis chilensis* (Fabaceae) y el bosque espinoso en la Región Metropolitana de Chile central. *Gayana Botánica* 70: 57–65. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432013000100007>
- Vilela AE, Ravetta DA. 2001. The effect of seed scarification and soil-media on germination, growth, storage, and survival of seedlings of five species of *Prosopis* L. (Mimosaceae). *Journal of Arid Environments* 48: 171–184. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0735>
- van der Wall SB. 2010. How plants manipulate the scatterhoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 989–997. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0205>
- Venier P, Ferreras AE, Verga A, Funes, G. 2015. Germination traits of *Prosopis alba* from different provenances. *Seed Science & Technology* 43(3): 1–6. <https://doi.org/10.15258/sst.2015.43.3.14>

Agradecimientos / Acknowledgments:

Agradecemos a Golder Associates (Coordinación Técnica). CEV agradece al Concurso Interno 2018, Fomento de la Productividad del Magister en Ciencias, Universidad de Los Lagos, Chile. Se agradece también a Alberto Jiménez quien apoyó en todas las actividades de terreno.

Conflicto de intereses / Competing interests:

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Rol de los autores / Authors Roles:

AMH: Conceptualización, Metodología, Validación, Análisis formal, Investigación, Recursos, Curación de datos, Escritura-Preparación del borrador original, Redacción: revisión y edición, Visualización, Supervisión, Administración de proyecto, Adquisición de fondos.

CEV: Conceptualización, Metodología, Validación, Análisis formal, Investigación, Escritura-Preparación del borrador original, Redacción: revisión y edición, Visualización.

Fuentes de financiamiento / Funding:

El trabajo fue realizado con la colaboración y financiamiento de Compañía Minera Cerro Colorado, en el marco del cumplimiento de los compromisos ambientales incorporados en la Resolución de Calificación Ambiental N°069/2015, particularmente del Plan de Seguimiento Ambiental en su considerando 8, tabla 8.1.2.

Aspectos éticos / legales; Ethics / legals:

Los autores declaran no haber violado u omitido normas éticas o legales al realizar la investigación y esta obra.