

Dispersión asimétrica de semillas de *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado de Chiloé, Chile

ADRIANA E ROVERE[✉] & ANDREA C PREMOLI

Laboratorio Ecotono, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina

RESUMEN. La dispersión de semillas es un importante factor determinante de la estructura espacial de las poblaciones de plantas y su estudio permite inferir los patrones de avance de las especies a través del paisaje. Esto es particularmente relevante en el caso de especies pioneras como *Embothrium coccineum* (Proteaceae) que crece en ambientes perturbados de los bosques templados del sur de Sudamérica. En este trabajo evaluamos los patrones de dispersión anemócora de semillas de *E. coccineum* en un sitio ubicado al Norte de la Isla de Chiloé, Chile. Se colocaron trampas alrededor de tres árboles aislados y en dirección a los cuatro puntos cardinales. Los resultados muestran que la densidad de semillas dispersadas declina con la distancia al árbol de manera que se ajusta a una distribución leptokúrtica. Alrededor del 95% de las semillas fueron dispersadas dentro de un radio de 5 m alrededor del árbol madre, mientras que la mayor distancia de dispersión primaria detectada fue de 20 m. La dispersión de semillas varió entre los puntos cardinales, lo que generó un patrón de distribución asimétrico como consecuencia de los vientos predominantes.

[Palabras clave: dispersión por viento, distancia de dispersión, sombra de semillas]

ABSTRACT. *Asymmetric seed dispersal of Embothrium coccineum (Proteaceae) in Chiloé temperate forest, Chile:* Spatial patterns of seed dispersal are an important determinant of the spatial structure of plant populations, and their study may allow to infer the advance of a given species throughout the landscape. This is particularly relevant in a pioneer tree species like *Embothrium coccineum* (Proteaceae) which grows in disturbed environments of the temperate forest in southern South America. We evaluated spatial patterns of anemochorous seed dispersal of *E. coccineum* at a fragmented forest site located in northern Chiloé Island, Chile. Seed traps were placed around three isolated trees in an open forest area following the four cardinal directions. Results showed that the density of dispersed seeds declined with increasing distance to the tree, thus fitting a leptokurtic dispersal distribution. About a 95% of the seeds were delivered within a 5 m radius around the mother tree, while the longest detected distance of primary dispersal was 20 m. Seed dispersal from a parent plant reached different distances at each cardinal point, which resulted in an asymmetrical spatial pattern of seed distribution produced by the prevailing winds in the study area.

[Keywords: wind dispersal, dispersal distance, seed shadow]

INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas es la fase demográfica más importante para el movimiento de las plantas en el espacio (Harper 1977). Este desplazamiento delimita

el área potencial de reclutamiento y afecta los procesos de predación y competencia resultando eventualmente en un nuevo patrón espacial de individuos reproductivos (Nathan et al. 2001). Los mecanismos de dispersión de semillas desempeñan una función central en la dinámica poblacional y comunitaria de las

✉ Lab. Ecotono, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina.
arovere@crub.uncoma.edu.ar

Recibido: 19 de agosto de 2003; Fin de arbitraje: 27 de octubre de 2003; Revisión recibida: 27 de enero de 2004; Aceptado: 12 de abril de 2004

plantas (Greene & Johnson 1989; Wang & Smith 2002). La dispersión facilita el escape de las semillas a los predadores (Janzen 1970) y disminuye la competencia en áreas cercanas a la planta parental, a la vez que permite la colonización de nuevos sitios (Tiffney 1986). Influye también sobre la estructura genética de las poblaciones, ya que el transporte de semillas favorece el flujo génico entre y dentro de las mismas (Hamrick & Nason 1996), a la vez que impone restricciones sobre el potencial de diferenciación intraespecífica en ecotipos y subpoblaciones (Richards 1986; Willson et al. 1994).

El viento es un importante agente de dispersión de semillas, especialmente en especies arbóreas de los bosques templados o boreales (Nathan et al. 2002). En estos bosques, muchas especies anemócoras son pioneras e intolerantes a la sombra y son capaces de invadir áreas abiertas o alteradas eludiendo de este modo la competencia por luz con otras especies (Donoso 1993). Los factores que influyen en la dispersión anemócora y que afectan la distribución espacial de las semillas se relacionan con las características de las especies, las variables físicas del sitio y el tipo de paisaje (Greene & Johnson 1989). Entre las características físicas se hallan la velocidad y dirección del viento (Tackenberg 2003) y las variables paisajísticas como la topografía y la vegetación acompañante (Harper 1977; Augspurger & Franson 1987; Willson 1992; Tackenberg 2003).

Finalizada la dispersión primaria, las semillas quedan distribuidas en el suelo de forma heterogénea, generando un patrón de distribución espacial denominado 'sombra de semillas' (Willson 1992). La sombra de semillas es el patrón de distribución espacial de dispersión desde una planta, es decir, desde la perspectiva individual caracterizada por una concentración de semillas en la cercanía de la planta (Willson 1992). Por otro lado, la 'lluvia de semillas' se refiere a la escala poblacional, incluyendo todas las semillas dispersadas en el hábitat ocupado por una población (Alcántara et al. 2000). De esta manera, la lluvia de semillas está compuesta por múltiples sombras de semillas (Alcántara et al. 2000).

A pesar de que el 47% de los géneros australes de Sudamérica son dispersados por agentes abióticos (Aizen & Escurra 1998), la dispersión anemócora de especies del bosque templado austral de Argentina y Chile ha sido escasamente estudiada (pero véase Kitzberger 1994; Bustamante 1996; Tercero-Bucardo 2001).

El presente trabajo describe el patrón espacial de la dispersión de semillas desde árboles aislados de *Embothrium coccineum* (J.R. et G. Forster) en un sitio del bosque templado en Chile. La hipótesis del trabajo es que el patrón de dispersión de las semillas anemócoras de *E. coccineum* es asimétrico en función del viento predominante. Los resultados de este estudio contribuirán al conocimiento de la dinámica de dispersión de una especie pionera como *E. coccineum* que ocupa ambientes perturbados de los bosques templados del sur de Sudamérica.

MATERIALES Y MÉTODOS

E. coccineum (notro o ciruelillo) es una Proteácea de género monoespecífico que crece generalmente en bosques secundarios, en las márgenes de bosques primarios y en las cercanías de los cursos de ríos y áreas de turberas. Ocurre desde la zona central de Chile hasta Tierra del Fuego (35°-55°S) (Correa 1984; Romero et al. 1987). Los frutos de *E. coccineum* son folículos secos, leñosos y dehiscentes que desarrollan en su interior numerosas semillas aladas (Dimitri 1977). Su fructificación ocurre en verano y se extiende a lo largo de dos o tres meses (Brion et al. 1988; Smith-Ramírez & Armesto 1994; Riveros & Smith-Ramírez 1997).

Este estudio se realizó entre enero y abril del 2002 en un sitio de bosque nativo fragmentado en la Estación Biológica Senda Darwin (41°53'S; 73°39'O), ubicada a 10 kilómetros al norte de Ancud, Isla de Chiloé, Chile. El patrón de dispersión se estudió sobre tres árboles aislados de *E. coccineum* inmersos en una matriz arbustiva baja. Los mismos se encontraban 100 m distantes entre sí y ubicados aproximadamente a 500 m del fragmento de bosque nativo más cercano. La altura promedio de los árboles fue de 7.5 m y la velocidad promedio del viento fue de 7.2 km/h con dirección predominante del Oeste. Con respecto a las caracte-

rísticas de las semillas en el sitio de estudio, el peso medio de las mismas fue de 0.0142 g, el área media de 0.84 cm² y el valor promedio de carga de ala (peso/área) fue de 0.017 g/cm².

Previo a la época de fructificación se colocaron 41 trampas de semillas alrededor de cada árbol, una junto al tronco debajo de la copa y dispuestas en líneas rectas desde la copa en dirección a los cuatro puntos cardinales, a intervalos de 2.5 m, cubriendo así una distancia de 25 m desde el árbol semillero. Esta distancia se basó en la relación utilizada como norma en silvicultura, donde la distancia de diseminación de semillas en especie forestales varía entre una y dos veces la altura del árbol (Donoso 1993). Dado que la altura de los árboles de *E. coccineum* en el sitio de estudio varía entre 7 y 8 m, la distancia de dispersión utilizada cubre más de lo exigido por dicha norma.

Las trampas consistieron en bandejas de 0.30 x 0.20 x 0.03 m (0.06 m² de superficie), armadas con una malla fina de 2 mm de trama para permitir el drenaje del agua de lluvia. Las mismas fueron cubiertas con una malla de alambre de 0.025 m de trama. Dicha trama permite el paso de las semillas (rango de longitud: 0.0189 ± 0.0003 m), no pudiendo controlar la posible depredación por invertebrados, roedores o aves. Las trampas permanecieron durante el período de dispersión de las semillas y fueron retiradas 2 meses después, oportunidad en que se contó el número de semillas presentes en cada trampa. En ninguna de las trampas se encontraron semillas germinadas durante el experimento, pero sí semillas con el ala cortada.

Para cada árbol se calculó el número de semillas dispersadas a diferentes distancias hacia los cuatro puntos cardinales. También se calculó la densidad total de semillas, promediando los valores obtenidos para todos los árboles estudiados a cada orientación y distancia. Con estos datos se estimó la forma de la curva de dispersión de semillas para cada orientación y una curva promedio de todas las orientaciones. Se ajustó la densidad de semillas en función de la distancia a una curva gaussiana de tipo leptokúrtica según la ecuación:

$$y = a + b \exp \left[-0.5 \left(\frac{x-c}{d} \right)^2 \right]$$

siendo x la distancia, y la densidad de semillas, a b c d números reales con $d \neq 0$.

Esta ecuación es la forma generalizada de la curva de Gauss (Bronshtein & Semendiaev 1976):

$$y = b \exp \left[-0.5 \left(\frac{x}{d} \right)^2 \right]$$

cuando el eje de simetría y la asíntota horizontal son $x = c$ e $y = a$ respectivamente (de Torres Curth, obs. pers.).

Los datos empíricos se ajustaron a una distribución leptokúrtica y no a un modelo exponencial, ya que el mismo subestima considerablemente el alcance de la dispersión a larga distancia. El ajuste de los datos, los parámetros de la ecuación y evaluación de la bondad de ajuste se obtuvieron mediante un programa estadístico.

A partir de los valores promedios de densidad de semillas para cada distancia y orientación, se realizaron análisis pareados por distancia mediante la prueba de Wilcoxon entre los diferentes puntos cardinales.

A fin de evaluar la influencia del viento sobre el patrón de distribución espacial de las semillas, se obtuvo la velocidad promedio del viento y la dirección predominante del mismo durante el período de dispersión de las semillas mediante datos disponibles en la estación meteorológica de la Estación Biológica Senda Darwin.

RESULTADOS

La densidad de semillas de *E. coccineum* dispersadas en el sitio de estudio declinó marcadamente con la distancia desde la planta parental. Las curvas de dispersión de semillas hacia cada orientación se ajustaron a distribuciones de tipo leptokúrtico (Figura 1). Los valores observados y esperados por una curva gaussiana para cada orientación arrojaron

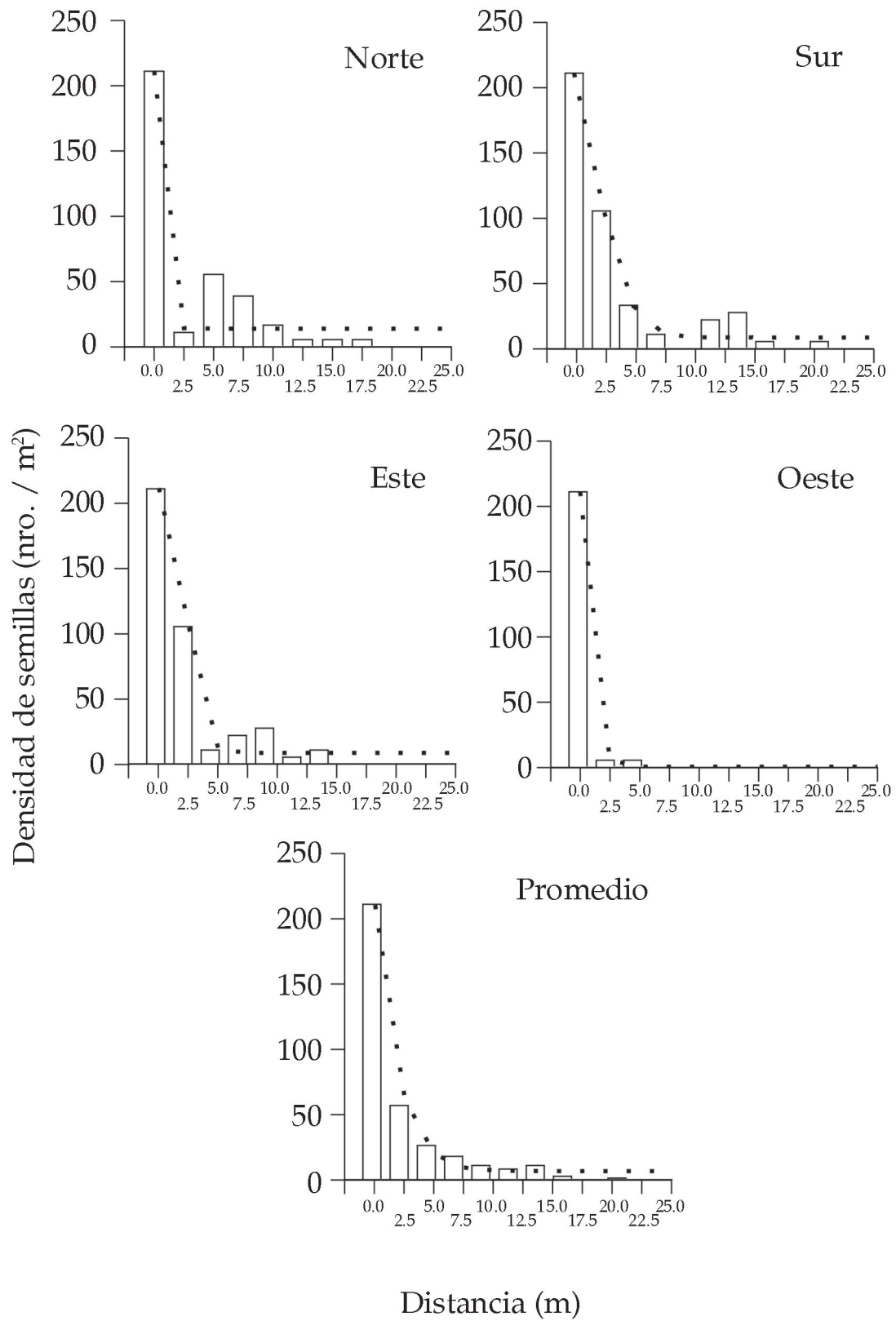


Figura 1. Densidad promedio de semillas de *E. coccineum* en diferentes orientaciones en función de la distancia de la planta parental (barras). Se indica la distribución a la que se ajustaron los datos observados (línea de punto). Las curvas fueron hacia el Norte ($y = 14 + 29731 \exp(-0.5((x-(-4.9))/1.6)^2)$, $r^2 = 0.92$, $F = 26$); hacia el Sur ($y = 9 + 229 \exp(-0.5((x-(-1.5))/3)^2)$, $r^2 = 0.98$, $F = 121$); al Este ($y = 8 + 219 \exp(-0.5((x-0.6)/1.5)^2)$, $r^2 = 0.98$, $F = 114$); al Oeste ($y = 0.6 + 664 \exp(-0.5((x-(-2))/1.5)^2)$, $r^2 = 0.99$, $F = 3421$) y para el promedio de las orientaciones ($y = 7 + 8899 \exp(-0.5((x-(-16))/5.7)^2)$, $r^2 = 0.99$, $F = 265$). Siendo: x la distancia, y la densidad de semillas.

Figure 1. Average densities of *E. coccineum* seeds dispersed towards different cardinal directions as a function of the distance to the parent tree (bars). Fitting curves were calculated for each cardinal point and by total average (dotted line). See equations in the legend above.

elevados valores de ajuste, hacia todos los puntos cardinales analizados (Norte: $r^2 = 0.92$; Sur: $r^2 = 0.98$; Este: $r^2 = 0.98$; Oeste: $r^2 = 0.99$ y el promedio de las orientaciones: $r^2 = 0.99$). La mayor densidad de semillas ocurrió en las cercanías de la planta progenitora, determinándose para *E. coccineum* una dispersión primaria de semillas desde la planta parental de 20 m (Figura 1).

Las densidades de semillas dispersadas en direcciones Norte, Sur y Este, no mostraron diferencias significativas entre sí (Norte-Sur: $W = 0$, $P = 0.93$; Norte-Este: $W = -1$, $P = 1$; Sur-Este: $W = -8$, $P = 0.55$). Sin embargo, la densidad de semillas en función de la distancia hacia el Oeste resultó significativamente menor que en cualquiera de las otras direcciones: Oeste-Norte ($W = -28$, $P = 0.02$), así como también más acotada que la dirección Oeste-Sur ($W = -28$, $P = 0.02$) y que la Oeste-Este ($W = -21$, $P = 0.03$).

DISCUSIÓN

Las distancias estimadas por este estudio para *E. coccineum*, están incluidas dentro del rango encontrado para distintas especies arbóreas de la región Andino Patagónica. Así, las distancias máximas detectadas de dispersión alcanzan los 13 m en *Araucaria araucana* ((Mol.) K. Koch), 5 m en *Cryptocarya alba* ((Mol.) Looser), 15 m en *Peumus bouldus* (Mol.) y 10 m en *Podocarpus saligna* (D. Don), ajustándose sus distribuciones a un modelo exponencial negativo (Bustamante 1996). Estas cortas distancias de dispersión acotan la distribución de las semillas a los alrededores

de los árboles parentales, ocasionando un restringido movimiento en la población. Estudios realizados con especies anemócoras determinan para *Nothofagus dombeyi* ((Mirb.) Oerst.) que la mayor cantidad de las semillas se concentra entre los primeros 11-14 m, mientras que para *Austrocedrus chilensis* ((Don) Florin et Boutleje) las mismas caen entre los primeros 16-43 m dependiendo del sitio; para ambas especies la distribución de semillas se ajusta a una curva exponencial negativa (Kitzberger 1994). Sin embargo, cabe subrayar que ninguno de los dos estudios citados intentó ajustar los patrones encontrados a otras distribuciones, como e.g. la leptokúrtica aplicada en el presente trabajo (cuyo ajuste superó el de modelos exponenciales probados previamente). La dispersión restringida de semillas puede tener importantes consecuencias genéticas ya que el establecimiento local de propágulos resulta en un agrupamiento de individuos genéticamente emparentados en la cercanía del árbol semillero. Esto genera una marcada estructura genética que en el caso de bosques maduros de *Nothofagus dombeyi* ocurre a escalas espaciales reducidas (< 20 m) (Premoli & Kitzberger, en prensa).

Las curvas de dispersión de semillas hacia los distintos puntos cardinales revelan que las sombras de semillas halladas para *E. coccineum* son asimétricas. Esta asimetría puede asociarse al efecto de los vientos predominantes del Oeste en la Patagonia durante los meses correspondientes a la estación de dispersión. Numerosos estudios proponen que sombras de semillas asimétricas pueden deberse a la dirección dominante del viento, además de la topografía, la heterogeneidad del hábitat u

otros factores ecológicos, como puede ser el patrón de comportamiento de los vectores dispersores de semillas (Willson 1992; Kitzberger 1994; Greene & Johnson 1996; Tercero-Bucardo 2001; Tackenberg et al. 2003). La mayoría de los trabajos de dispersión desarrollan modelos teóricos validados en el campo por trabajos experimentales realizados principalmente en especies del hemisferio norte (Greene & Johnson 1989, 1996; Clark et al. 1999; Nathan et al. 2002). Este trabajo muestra que la dispersión de semillas en distintas direcciones de árboles individuales puede presentar diferentes distribuciones como consecuencia de los vientos predominantes durante la época de fructificación.

Si bien las distancias de dispersión primaria medidas para *E. coccineum* resultaron aproximadamente de 20 m, creemos que la distancia real de máxima dispersión puede ser (incluso considerablemente) superior a ésta. En primer lugar, debido a que eventos de dispersión a larga distancia suelen ser muy raros y por lo tanto extremadamente difíciles de detectar por métodos directos (e.g Cain et al. 2001). En segundo lugar, el método de muestreo usado no permite considerar potenciales eventos de dispersión secundaria de las semillas, o sea, desplazamientos desde un punto de partida distinto de la planta parental, típicamente el suelo (Willson 1992). A pesar de que la dispersión de semillas por el viento a grandes distancias suele ser un evento raro, puede tener importantes consecuencias para el reclutamiento y la estructura genética de las poblaciones (Nathan & Muller-Landau 2000; Nathan et al. 2000; Cain et al. 2001). En el caso particular de especies pioneras como *E. coccineum*, esto le permitiría ocupar nuevos ambientes idóneos exentos de fuerte competencia con otras plantas, así como facilitar el flujo génico entre poblaciones aisladas entre sí.

La restringida dispersión de semillas en las cercanías del árbol parental y la sombra de semillas asimétrica hallada en *E. coccineum*, ayudan a esclarecer la dinámica poblacional de la especie a la vez que contribuye al conocimiento del bosque templado. Cabe esperar que esta asimetría sea un patrón común entre las plantas anemócoras de los bosques templados.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a E. Raffaele por la temprana revisión del trabajo y a J.J. Armesto por sus valiosos comentarios. P. Quiroga y P. Mathiassen prestaron asistencia en el trabajo de campo. Agradecemos a la Estación Biológica Senda Darwin, por habernos permitido desarrollar este estudio en su predio. Este trabajo fue financiado por la Universidad Nacional del Comahue, CONICET, la Universidad de Chile, la Fundación Senda Darwin y el proyecto BIOCORES N° ICA4-2000-10029 de la Comunidad Económica Europea.

BIBLIOGRAFÍA

- AIZEN, MA & C EZCURRA. 1998. High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecología Austral* 8:217-236.
- ALCÁNTARA, JM; PJ REY; F VALERA & AM SANCHEZ-LAFUENTE. 2000. Factors shaping the seedfall pattern of a bird-dispersed plant. *Ecology* 81:1937-1950.
- AUGSPURGER, CK & SE FRANSON. 1987. Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area, and morphology. *Ecology* 68:27-42.
- BRION, C; J PUNTIERI; D GRIGERA & S CALVELO. 1988. *Flora de Puerto Blest*. CRUB, Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina.
- BRONSHTEIN, I & K SEMENDIAEV. 1976. *Manual de Matemáticas para ingenieros y estudiantes*. Ed. Sapiens. Buenos Aires, Argentina.
- BUSTAMANTE, RO. 1996. Depredación de semillas en bosques templados de Chile. Pp. 265-278 en: JJ Armesto; C Villagrán & MTK Arroyo (eds.). *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile.
- CAIN, ML; B MILLIGAN & AE STRAND. 2001. Long-distance seed dispersal in plant populations. *Am. J. Bot.* 87:1217-1227.
- CLARK, JS; M SILMAN; R KERN; E MACKLIN & J HILLERISLAMBERS. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80:1475-1494.
- CORREA, MN. 1984. *Flora Patagónica. Parte IV-a. Dicotiledoneas Dialipetalas*. Colección Científica. INTA, Buenos Aires, Argentina.
- DIMITRI, MJ. 1977. *Pequeña Flora Ilustrada de los Parques Nacionales Andino-Patagónicos*. Publicación Técnica Nro. 46. INTA. Buenos Aires, Argentina.

- DONOSO, C. 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Ecología Forestal*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile.
- GREENE, DF & EA JOHNSON. 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology* **70**:339-347.
- GREENE, DF & EA JOHNSON. 1996. Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology* **77**:595-609.
- HAMRICK, JL & JD NASON. 1996. Consequences of dispersal in plants. Pp. 203-236 in: OE Rhodes; RK Chesser & MH Smith (eds.). *Population, dynamics in ecological space and time*. University of Chicago Press.
- HARPER, JL. 1977. *Population biology of plants*. Academic press. London, United Kingdom.
- JANZEN, DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* **104**:501-528.
- KITZBERGER, T. 1994. *Fire regime variation along a northern Patagonian forest-steppe gradient stand and landscape response*. PhD dissertation, University of Colorado. Boulder, United States.
- NATHAN, R; H HORN; J CHAVE & SA LEVIN. 2002. Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. Pp. 69-82 in: DJ Levey; WR Silva & M Galetti (eds.). *Seed dispersal and frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford University Press. New York.
- NATHAN, R & HC MULLER-LANDAU. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* **15**: 278-284.
- NATHAN, R; UN SAFRIEL & I NOY-MEIR. 2001. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology* **82**:374-388.
- NATHAN, R; UN SAFRIEL; I NOY-MEIR & G SCHILLER. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology* **81**:2156-2169.
- PREMOLI, AC & T KITZBERGER. Regeneration mode affects spatial genetic structure of *Nothofagus dombeyi* forests. *Molecular Ecology*, en prensa.
- RICHARDS, AJ. 1986. Pollination biology and gene flow. Pp.135-188 in: G Allen & Unwim (eds.). *Plant Breeding systems*. Chapman & Hall. London.
- RIVEROS, M & C SMITH-RAMÍREZ. 1997. Patrones de floración y fructificación en bosques del sur de Chile. Pp. 235- 249 en: JJ Armesto; C Villagrán & MTK Arroyo (eds.). *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile.
- ROMERO, MM; M RIVEROS; C COX & A ALBERDI. 1987. Growth dynamics and phenology of *Embothrium coccineum* Forst. at different altitudes. *Revta brasil.Bot.* **10**:139-145.
- SMITH-RAMÍREZ, C & JJ ARMESTO. 1994. Flowering and fruiting in the temperate rainforest of Chiloé, Chile-ecologies and climatic constraints. *J. of Ecology* **82**:353-365.
- TACKENBERG, O. 2003. Modeling long-distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecol. Monogr.* **73**:173-189.
- TACKENBERG, O; P POSCHLOD & S BONN. 2003. Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecol. Monogr.* **73**:191-205.
- TERCERO-BUCARDO, N. 2001. *Dinámica de la infección por *Misodendrum punctulatum* Banks. Ex D.C., en bosques caducifolios de *Nothofagus* del NO de la patagonia, dispersión, establecimiento y efectos de la hemiparásita, susceptibilidad del hospedador*. Tesis Magíster, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- TIFFNEY, BH. 1986. Evolution of seed dispersal syndromes according to the fossil record. Pp. 273-305 in DR Murray (ed.) *Seed dispersal*. Academic Press, Inc. USA.
- WANG, BC & TB SMITH. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends Ecol. Evol.* **17**:379-385.
- WILLSON, MF. 1992. The ecology of seed dispersal. Pp. 61-85 in: M Fenner. (ed.). *The ecology of regeneration in plant communities*. Cab International. Dept. of Biology, University of Southampton. UK.
- WILLSON, MF; TL DE SANTO; C SABAG & JJ ARMESTO. 1994. Avian communities of fragmented South temperate rainforest in Chile. *Conserv. Biol.* **8**:508-520.