

Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién?

GUILLERMO C AMICO ✉ & MARCELO A AIZEN

Laboratorio Ecotono-CRUB, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro, Argentina

RESUMEN. Un gran número de plantas depende de animales mutualistas para la dispersión de sus semillas, tarea principalmente realizada por aves que ingieren los frutos y defecan o regurgitan las semillas en forma intacta. El Bosque Templado de Sudamérica Austral (BTSA) se diferencia de otros biomas boscosos templados por poseer una gran proporción de plantas leñosas (~60% de los géneros) que producen frutos carnosos. Estudiamos las interacciones entre plantas y aves dispersoras en un bosque méxico dominado por *Nothofagus dombeyi* en la Reserva Municipal de Llao-Llao, Argentina (41° 00'S; 71°30'O), cerca del extremo oriental del BTSA. Las aves fueron capturadas utilizando ocho redes de niebla, y muestreadas por avistaje y sonido en cinco estaciones de conteo durante dos estaciones de fructificación. La dieta de las aves capturadas fue estimada mediante el lavado del tracto digestivo. Se estimó la disponibilidad de frutos carnosos en el área de estudio y se realizaron registros de la fenología de fructificación de las especies de plantas leñosas. Se capturaron un total de 296 individuos de 12 especies de aves. Restos de frutos carnosos y semillas fueron encontrados en sólo dos especies, una migrante, *Elaenia albiceps*, y otra residente, *Turdus falcklandii*. Estos frutos pertenecieron a ocho de las nueve especies de plantas leñosas productoras de frutos carnosos presentes en el bosque. Adicionalmente, las dos especies de aves fueron comunes en el área de estudio durante la estación de fructificación, representando el 52% y 9% de todas las capturas y el 35% y 4% en las estaciones de conteo, respectivamente. Resultados de un estudio similar en Chiloé, Chile, concuerdan en señalar la importancia de *E. albiceps* y *T. falcklandii* como especies claves en la dispersión de frutos del BTSA.

[Palabras clave: *Elaenia*, frutos carnosos, mutualismo planta-animal, *Turdus*]

ABSTRACT. Seed dispersal by birds in a temperate forest of southern South America: Who disperses to whom?: Many plants depend on animals for seed dispersal, a task carried out mainly by birds that ingest fruits and defecate or regurgitate seeds undamaged. Unlike other temperate forest biomes, the Temperate Forest of Southern South America (TFSA) is characterized by a large proportion of woody plants (~ 60% of genera) producing fleshy fruits. We studied the interactions between plants and bird dispersers in a mesic forest dominated by *Nothofagus dombeyi* at the Llao-Llao Forest Reserve, Argentina (41°00'S; 71° 30'W), close to the eastern boundary of the TFSA. We sampled birds using eight mist-nets and five sight/sound census stations during two consecutive fruiting seasons (1999 - 2000). We also recorded the phenology and fruit availability of six tree and shrub species. Gut content analysis was used to determine which fruits were consumed by the dispersers. Through the two sampling methods, we surveyed a total of 23 bird species occurring in the study area. We captured a total of 296 birds belonging to 12 species. We found evidence of fleshy fruit consumption only in two species, *Elaenia albiceps* and *Turdus falcklandii*, that consumed fruits and defecated seeds of eight from the nine fleshy-fruited plant species locally present. These two bird species were common in the forest during the fruiting season accounting for 52% and 9% of all mist-net captures and 35% and 4% of all sight/sound censuses, respectively. Other birds consumed fruit or seeds (without dispersing them), insects, and/or small vertebrates. Phenological records indicated that most plant species bear

✉ Laboratorio Ecotono-CRUB, Universidad Nacional del Comahue, Unidad Postal Univ., 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina.
gamico@crub.uncoma.edu.ar

Recibido: 15 de enero de 2004; Fin de arbitraje: 30 de marzo de 2004; Revisión recibida: 10 de agosto de 2004; Aceptado: 11 de agosto de 2004

ripe fruit during January and February. The most important fleshy-fruited plants in the area were *Aristotelia maqui* and *Tristerix corymbosus*; the latter dispersed by a marsupial. Results presented here, together with a similar study carried out in Chiloé, stress the importance of *E. albiceps* and *T. falcklandii* as key mutualists throughout the TFSA.

[Keywords: *Elaenia*, fleshy fruits, plant-animal mutualism, *Turdus*]

INTRODUCCIÓN

Un gran número de plantas dependen de animales frugívoros para la dispersión de sus semillas. Como recompensa por este servicio los animales reciben alimento, usualmente en forma de pulpa. Si bien la producción de frutos carnosos representa un costo reproductivo adicional para las plantas, éstas se beneficiarían por el traslado de las semillas a sitios que favorecen la germinación y establecimiento de las plántulas, o donde experimentan menor competencia, depredación y ataque de patógenos (Barnea et al. 1991; Clergeau 1992; Traveset & Verdú 2002). Las aves representan el grupo más importante de dispersores de semillas en zonas templadas (Snow 1981; Willson 1991). En la mayoría de los casos, las aves frugívoras digieren la pulpa y expulsan las semillas por regurgitación o más comúnmente por defecación. Estas semillas son en general viables y su tasa de germinación puede aumentar o disminuir al pasar por el tracto digestivo del dispersor (Herrera 1984; Figueroa & Castro 2002; Traveset & Verdú 2002).

Si bien la ocurrencia de este mutualismo es muy común en bosques tropicales, también lo es en bosques templados del hemisferio sur (Willson 1991). En particular, alrededor del 60% de los géneros de plantas leñosas del Bosque Templado de Sudamérica Austral (BTSA) producen frutos carnosos (Armesto & Rozzi 1989; Aizen & Ezcurra 1998), los que son consumidos principalmente por aves y otros vertebrados frugívoros (Armesto et al. 1987; Willson et al. 1996a; Amico & Aizen 2000; Aizen et al. 2002). La incidencia del mutualismo de dispersión encontrada en este bioma es mayor que en otros biomas templados (Willson et al. 1996b) y similar a la registrada en muchas selvas tropicales (Gentry 1982).

Aunque la dispersión de semillas por aves parece ser un mecanismo ampliamente utiliza-

do por las plantas del BTSA, las aves de la zona no parecen explotar este mutualismo en igual medida. En un estudio realizado en un bosque secundario en la isla de Chiloé (Chile), en el extremo occidental del BTSA, se encontró que sólo dos especies de aves son responsables de la dispersión de las semillas de la mayoría de las especies de plantas con frutos carnosos (Sabag 1993). Este trabajo sustentaría la idea que la gran diversidad vegetal de este bioma, rico en géneros y aún familias endémicas, depende de un ensamble empobrecido de animales mutualistas y que algunas de estas especies de aves podrían ser consideradas 'claves' para la integridad y funcionamiento de este ecosistema (Armesto et al. 1995; Rozzi et al. 1996a; Willson et al. 1996b; Aizen et al. 2002). Sin embargo, las inferencias que se pueden realizar a partir del único trabajo de dispersión de semillas desarrollado en este bioma (Sabag 1993), no son suficientes para caracterizar la estructura de estas interacciones en todo el ámbito del BTSA.

En este trabajo estudiamos la red de interacciones planta-frugívoro en el bosque de Llao-Llao. Nuestros objetivos fueron (1) identificar y caracterizar el ensamble de aves frugívoras del bosque de Llao-Llao, (2) identificar y caracterizar las plantas leñosas con mecanismo de dispersión endozoocora y las aves involucradas en este mutualismo, (3) determinar la variación de la oferta de frutos y dieta de las aves frugívoras a lo largo de la época de fructificación (diciembre-marzo), y (4) confirmar la alta asimetría en este mutualismo planta-ave observada en el estudio llevado a cabo en Chiloé por Sabag (1993).

MÉTODOS

Este estudio fue realizado en un bosque primario del Parque Municipal Llao-Llao (41°00'S; 71°30'O) a 800 m.s.n.m., adyacente al Parque Nacional Nahuel Huapi, provincia de Río Negro, Argentina. La vegetación del área

corresponde a la unidad biogeográfica de la provincia Subantártica (Cabrera & Willink 1980). Fisonómicamente el bosque de LlaolLao está compuesto por dos estratos: el arbóreo (hasta 40 m) y el arbustivo (< 5 m). El dosel está dominado por dos especies, *Nothofagus dombeyi* (coihue) y *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera), que no producen frutos carnosos. El estrato arbustivo es diverso, registrándose 34 géneros de arbustos y árboles pequeños, dos de hemiparasitas y tres de enredaderas (Aizen & Ezcurra 1998). Las especies dominantes de ese estrato son: *Aristotelia chilensis* (maqui), *Chusquea culeou* (caña colihue), *Maytenus boaria* (maitén) y *Azara microphylla* (chinchin). Cerca del 50% de las especies del estrato arbustivo produce frutos carnosos, determinando que las aves frugívoras se concentren en este estrato. La producción de frutos se concentra durante los meses de noviembre-marzo (Amico, obs. pers.; ver también Riveros & Smith-Ramírez 1996).

El clima de la región es templado frío, con una estación seca en primavera-verano (noviembre-marzo) y húmeda en otoño-invierno (abril-septiembre). La temperatura media anual es de 9°C, la temperatura media máxima es de 15°C (enero) y la media mínima de 3°C (julio). La precipitación media anual es de 1800 mm, concentrada en el período otoño-invierno (Mermoz & Martín 1986).

Muestreo de aves

Muestreamos aves por medio de redes de niebla y estaciones de conteo ('point counts') de noviembre a marzo 1998-1999 y de diciembre a marzo 1999-2000. La combinación de ambos métodos es útil para caracterizar la diversidad y abundancia relativa de aves en un área (Blake & Loiselle 1992; Whitman et al. 1997; López de Casenave et al. 1998). Utilizamos un total de ocho redes de niebla (12 m de largo x 2 m de ancho con cuatro bolsillos), cuatro de ellas con una apertura de la trama de la malla de 38 mm y las otras cuatro de 30 mm. Este tipo de mallas es apropiado para la captura de aves pequeñas (paseriformes), los principales dispersores de semillas en bosques templados (Karr 1981; Herrera 1985). Las redes fueron ubicadas cada 20 m, aproximadamente,

a lo largo un sendero de casi 300 m durante 3 días consecutivos de cada mes (excepto el mes de noviembre de 1998 cuando sólo se muestreó durante 1 día) con un esfuerzo de muestreo de un total de 25 días. Las redes permanecieron abiertas alrededor de 8 horas. Estas eran abiertas en las primeras horas de la mañana (aproximadamente 30 minutos después de la salida del sol). El esfuerzo total de capturas fue de 1579 horas-red a lo largo de los 2 años. Previamente a su liberación, las aves fueron marcadas (con anillos metálicos provistos por la Administración de Parques Nacionales). En las aves frugívoras también se realizaron medidas morfométricas para determinar si diferencias en la morfología funcional entre las especies podían estar relacionadas con la dieta de frutos. Estas medidas incluyeron: longitud total, largo del ala (ambas con cinta métrica), alto, largo y comisura del pico (con calibre) y peso (con una balanza de resorte de 100 g). Para cada individuo, se calculó la relación entre el ancho de la comisura y el alto del pico y la razón entre el peso corporal y largo del ala. La relación entre el tamaño de la comisura y el alto del pico es mayor cuanto más deprimido es el pico. La razón peso corporal y largo del ala está asociada positivamente con la carga alar (peso por unidad de superficie). Las aves capturadas y observadas fueron determinadas hasta especie usando la guía de campo de Narosky & Izurieta (1989).

La dieta de las aves se obtuvo mediante el lavado con agua del tracto digestivo (Moody 1970; Jordano 1987; Gionfriddo et al. 1995; Caziani 1996). Este método permite analizar el contenido estomacal de las aves sin la necesidad de sacrificarlas. Sin embargo, al igual que otros métodos de recolección de contenidos estomacales, el mismo puede subestimar el consumo de semillas que son regurgitadas (Jordano 1987). Las muestras obtenidas del lavado del tracto digestivo junto con las que el individuo defecó durante el proceso de manipulación se conservaron en alcohol 70%. En el laboratorio y bajo lupa, realizamos la identificación de los frutos consumidos a partir de las semillas y restos de pericarpio presentes en cada contenido estomacal con ayuda de una colección de referencia. La colección de referencia se obtuvo mediante la recolección de frutos carnosos de las especies de plantas del área

de estudio y de otros sitios del BTSA. Se calificó como frugívoro a las especies en las que más del 50% de los individuos analizados presentaban semillas acompañadas de restos de frutos en el estómago (Howe & Westley 1988).

Para determinar si las capturas en las redes de niebla estimaban correctamente la diversidad, composición y abundancia relativa del ensamble de aves del bosque, analizamos también la estructura comunitaria de este grupo a partir de datos obtenidos por el método de puntos de conteo. En el área donde se colocaron las redes de niebla se ubicaron un total de cinco estaciones de muestreo separadas entre 100-150 m unas de otras. Las estaciones fueron recorridas por el mismo observador durante las dos primeras horas del día, en 2 días consecutivos por mes, coincidiendo con los días de muestreos con redes de niebla. En cada estación se registraron las especies de aves oídas y vistas con la utilización de un binocular (7 x 35) por un período de 5 min (Barker et al. 1991; Ralph et al. 1993). Para cada individuo, se registró la distancia al observador y el microhábitat (suelo, tronco, copa de arbustos o árboles) en el que se observó (Barker et al. 1991).

Disponibilidad de frutos

En la misma área donde se colocaron las redes de niebla y durante los mismos períodos que se capturaron aves, se estimó la disponibilidad de frutos carnosos en el estrato arbustivo (< 3 m). Se registró la presencia de los árboles y arbustos en ese estrato, mediante tres transectas paralelas de 500 m de largo cada una, separadas 100 m una de otra. Cada 5 m se identificó la especie del arbusto o árbol más cercano a la transecta (Armesto & Gutiérrez 1980). Se seleccionaron al azar seis individuos de cada una de las especies que producen frutos carnosos y que registraron frecuencias de ocurrencias > 1%, y se registró mensualmente (noviembre-marzo) la presencia o ausencia de frutos maduros en cada planta (Blake et al. 1990; Loiselle & Blake 1994; Caziani 1996). Para cada una de estas especies, se midió la longitud total y el diámetro mayor de cinco frutos maduros de cada uno de cinco individuos seleccionados al azar ($n = 25$ frutos/ especie).

RESULTADOS

Composición del ensamble aves

Durante las dos estaciones de muestreo se capturaron en las redes de niebla un total de 296 individuos pertenecientes a 12 especies de nueve familias de aves. El 98% de las capturas fueron de paseriformes. Las especies más abundantes fueron *Elaenia albiceps* y *Aphrastura spinicauda*, representando en conjunto más del 70% de las capturas totales (Tabla 1). En las estaciones de conteo, se realizaron 1276 registros de 23 especies de aves pertenecientes a 16 familias. El orden Passeriforme fue el más abundante representado por ocho familias con 14 especies (alrededor del 70% del total). Las familias más abundantes, dentro de los paseriformes, fueron Rhinocryptidae y Tyrannidae (Tabla 1). Encontramos una correlación significativa entre la abundancia de las aves capturadas mediante redes de niebla y las observadas a través de los puntos de conteo ($r_s = 0.67, n = 12, P < 0.05$). Las curvas de acumulación del no. especies vs. tiempo de muestreo, mostraron que con el método de los puntos de conteo no se registraron nuevas especies a partir del decimocuarto día de muestreo, mientras que con las redes de niebla no se capturaron nuevas especies a partir del decimotercer día (Fig. 1). Estas curvas demuestran que se observaron o capturaron todas las especies de aves que cada uno de estos métodos permite.

Dieta

Sólo dos especies de aves, *E. albiceps* y *Turdus falcklandii*, fueron identificadas como frugívoras en el bosque de Llao-Llao. En el 95% de los individuos capturados de *E. albiceps* se encontró evidencia de frugivoría; en el 67% de los individuos se hallaron semillas intactas de frutos carnosos y en el 28% solamente restos de pericarpio. Mientras que en *T. falcklandii* el tracto digestivo del 78% de los individuos capturados contenía semillas intactas (60%) y restos de pericarpio (18%). Estas dos especies representaron el 52% (*E. albiceps*) y 9% (*T. falcklandii*) del total de los individuos capturados en las redes de niebla, respectivamente.

Tabla 1. Especies de aves censadas y capturadas durante dos estaciones de fructificación (1998-1999 y 1999-2000) en el bosque de Llao-Llao. Dieta y permanencia en el área para cada especie. Los valores en la tabla son número de observaciones y porcentaje relativo de las aves censadas a través de puntos de conteo ($n = 5$) y número de capturas (no recapturados, NR; recapturados, R; y total, T) mediante redes de niebla ($n = 8$).

Dieta: C = carnívoro; F = frugívoro; G = granívoro; I = insectívoro; N = nectarívoro. Perm.: Permanencia en el área: Residente (R) o migratoria (M).

Table 1. Bird species censused and captured during two fruity seasons in the forest of Llao-Llao. Diet and permanence in the area for each species. Values in the table are number of observations and relative percent of birds per point count ($n = 5$) and number of bird individuals (not recaptured, NR; recaptured, R; and total, T) in mist nets ($n = 8$).

Diet: C = carnivore; F = frugivore; G = granivore; I = insectivore; N = nectarivore. Perm.: Permanence in the area: Resident (R) or migrant (M).

Especie	Familia	Dieta**	Perm.**	P. conteo		Redes de niebla			
				N°	%	NR	R	T	%
<i>Accipiter bicolor</i>	Accipitridae	C	R			1		1	0.4
<i>Milvago chimango</i>	Falconidae	C	R	7	0.5				
<i>Falco sparverius</i>	Falconidae	C	R	2	0.2				
<i>Lophortyx californica*</i>	Phasianidae	G	R	14	1.1	1		1	0.4
<i>Columba araucana</i>	Columbidae	G	R	18	1.4				
<i>Enicognathus ferrugineus</i>	Psittacidae	G	R	11	0.9				
<i>Glaucidium nanum</i>	Strigidae	C	R	1	0.1	5		5	1.9
<i>Sephanoides sephaniodes</i>	Trochilidae	N	R	95	7.5	25	1	26	9.3
<i>Colaptes pitius</i>	Picidae	I,F	R	13	1.0				
<i>Campephilus magellanicus</i>	Picidae	I,F	R	16	1.3				
<i>Aphrastura spinicauda</i>	Furnariidae	I	R	264	20.7	48	7	55	17.9
<i>Pygarrhichas albogularis</i>	Furnariidae	I	R	9	0.7	2		2	0.7
<i>Pteroptochos tarnii</i>	Rhinocryptidae	I,F	R	16	1.3	2		2	0.7
<i>Scelorchilus rubecula</i>	Rhinocryptidae	I,F	R	155	12.2	3		3	1.1
<i>Scytalopus magellanicus</i>	Rhinocryptidae	I	R	16	1.3				
<i>Anairetes parulus</i>	Tyrannidae	I	R	11	0.9				
<i>Elaenia albiceps</i>	Tyrannidae	F,I	M	436	34.2	139	16	155	51.9
<i>Ochthoeca parvirostris</i>	Tyrannidae	I	M	9	0.7	8		8	3.0
<i>Tachycineta leucopyga</i>	Hirundinidae	I	M	15	1.2				
<i>Troglodytes aedon</i>	Troglodytidae	I	R	11	0.9				
<i>Turdus falcklandii</i>	Turdidae	F,I	R	43	3.4	24	2	26	9.0
<i>Phrygilus patagonicus</i>	Emberizidae	G	R	22	1.7	11	1	12	4.1
<i>Silicalis luteola</i>	Emberizidae	G	R	3	0.2				
<i>Carduelis barbata</i>	Fringillidae	G	R	88	6.9				
Total de registros				1276		268	27	296	
Número total de especies				23				12	

* Especie introducida.

** Sabag (1993); Grigera et al. (1994); Rozzi et al. (1996a)

En los contenidos estomacales de *E. albiceps* se encontraron semillas de siete especies de plantas mientras que en los de *T. falcklandii* se encontraron semillas de seis especies. Mientras que las semillas de *Schinus patagonicus*, *Aristotelia chilensis* y *Azara microphylla* fueron las especies más frecuentes en los contenidos estomacales de *E. albiceps*, las semillas de *A. chilensis*, *A. microphylla*, *Luma apiculata* y *Berberis* sp. fueron las más representadas en los contenidos estomacales de *T. falcklandii* (Fig. 2). La frecuencia relativa de la presencia de semillas de distintas especies de plantas en los tractos digestivos difirió entre estas dos especies de aves ($X^2 = 30.51$, g.l. = 7, $P < 0.001$). Para tres especies de plantas se encontraron diferencias significativas en la proporción de contenidos estomacales de cada especie de ave en donde estaban presentes sus semillas. Los individuos de *T. falcklandii* prefirieron más los frutos de *L. apiculata* y *Berberis* sp. que los de *E. albiceps* ($X^2 = 7.01$, g.l. = 1, $P = 0.008$, y $X^2 = 13.33$, g.l. = 1, $P < 0.001$, respectivamente), mientras *E. albiceps* prefirió los frutos de *S. patagonicus* ($X^2 = 11.44$, g.l. = 1, $P < 0.001$).

Alrededor del 20% de los individuos de *E. albiceps* y *T. falcklandii* que consumieron frutos carnosos, transportaban semillas de más de una especie de planta en sus tractos digestivos. La proporción de contenidos estomacales conteniendo semillas de una, dos y tres especies de plantas no difirió significativamente entre estas dos especies de aves ($X^2 = 2.57$, g.l. = 5, $P = 0.921$). Sin embargo, los contenidos estomacales de *T. falcklandii* contenían un mayor número de semillas que los de *E. albiceps* (10.43 ± 2.58 vs. 3.82 ± 0.18 media \pm ES respectivamente, $t_{104} = 2.18$, $P < 0.03$). En los contenidos estomacales de otras cuatro especies de aves, *Ochthoeca parvirostris*, *Aphrastura spinicauda*, *Pterotochos tarnii*, y *Phrygilus patagonicus* se detectaron restos de frutos carnosos (< 50% de los individuos), pero en ninguno de ellos se encontraron semillas enteras.

Las dos especies de aves frugívoras difirieron significativamente en su peso corporal, longitud total y ancho de comisura (Tabla 2) y también en la relación comisura-alto de pico y peso corporal-largo del ala (Prueba de Kruskal Wallis, $P < 0.05$ para todas las variables). *Turdus falcklandii* presentó una comisura más ancha y un pico más alto que *E. albiceps*. Aun-

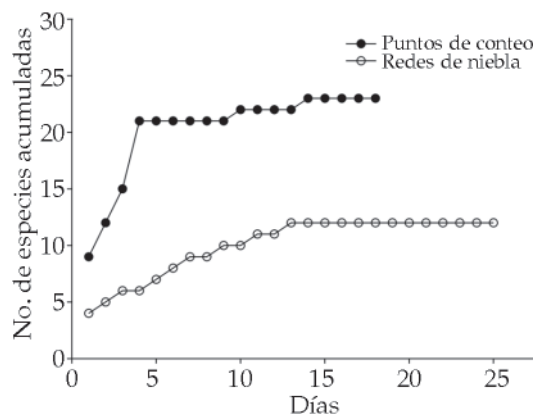


Figura 1. Curvas de acumulación de especies a través de tiempo para los métodos de puntos de conteo y redes de niebla.

Figure 1. Species accumulation curves through time for the point count and mist net methods.

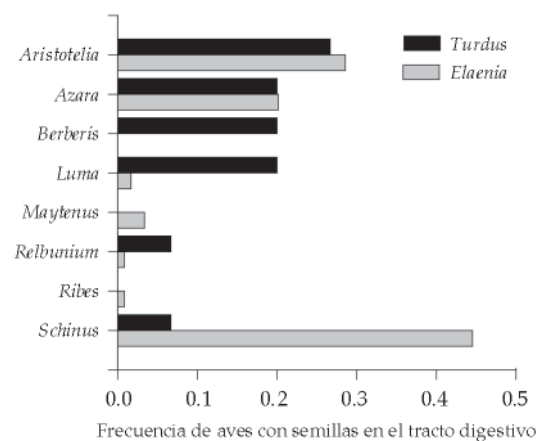


Figura 2. Consumo de frutos por *Elaenia albiceps* y *Turdus falcklandii* en el bosque de Llao-Llao. Las barras indican la frecuencia de aves de cada una de las especies en las que se encontraron semillas de frutos carnosos de una determinada especie de planta en el tracto digestivo. Los géneros de plantas se detallan en el eje Y.

Figure 2. Fresh fruits eaten by *Elaenia albiceps* and *Turdus falcklandii* in the Llao-Llao forest. The columns are frequency of individuals of each species in which seeds of a given plant species were found. Plant genera are listed in the Y-axis.

Tabla 2. Valores (medias \pm 1 ES) del peso, de la longitud total del ala y del pico de las dos especies de aves frugívoras, *Elaenia albiceps* y *Turdus falcklandii*, del bosque de Llao-Llao.

Table 2. Values (means \pm 1 SE) of body mass, beak-tail, wing, and beak length for the two frugivore birds, *Elaenia albiceps* and *Turdus falcklandii*, in the Llao-Llao forest.

Especie	Peso (g)	Longitud (cm)		Pico (mm)		
		Total	Ala	Largo	Comisura	Alto
<i>E. albiceps</i>	15.8 \pm 1.9	13.7 \pm 0.59	7.5 \pm 0.3	10.5 \pm 1.0	4.3 \pm 0.3	3.6 \pm 0.2
<i>n</i>	135	129	131	132	131	131
<i>T. falcklandii</i>	88.0 \pm 3.9	23.7 \pm 0.9	12.9 \pm 2.5	21.4 \pm 2.6	7.18 \pm 0.4	7.5 \pm 0.5
<i>n</i>	24	24	24	24	24	24

Tabla 3. Especies de plantas leñosas en el bosque de Llao-Llao, síndrome de dispersión (basado en la producción o no de frutos carnosos), frecuencia de ocurrencia y forma de vida. Para las especies con frutos carnosos se indica color del fruto y tamaño

Table 3. Woody plant species in the Llao-Llao forest, seed dispersal syndrome (based on the production of fleshy fruits), occurrence frequency, and life type. Color and size of fleshy fruits are indicated.

Especies	Familia	Frec. %	Forma de Vida	Color	Fruto (mm)
Abiótico					
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Cupresaceae	< 1.0	Árbol		
<i>Chusquea culeou</i>	Graminae	21.7	Arbusto		
<i>Cytisus scoparius</i> *	Fabaceae	1.03	Arbusto		
<i>Lomatia hirsuta</i>	Proteaceae	< 1.0	Arbusto		
<i>Nothofagus antarctica</i>	Nothofagaceae	< 1.0	Árbol		
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Nothofagaceae	17.01	Árbol		
Biótico					
<i>Aristotelia chilensis</i>	Elaeocarpaceae	37.11	Arbusto	Negro	7.3
<i>Azara microphylla</i>	Flacourtiaceae	6.96	Arbusto	Marrón	4.8
<i>Berberis</i> sp.	Berberidaceae	1.29	Arbusto	Azul	10.6
<i>Luma apiculata</i>	Myrtaceae	< 1.0	Arbusto	Negro	10.8
<i>Maytenus boaria</i>	Celastraceae	1.80	Arbusto	Rojo	5.4
<i>Prunus</i> sp.*	Rosaceae	1.03	Arbusto	Rojo	?
<i>Relbunium</i> sp.*	Rubiaceae	< 1.0	Epífita	Negro	4.3
<i>Ribes magellanicum</i>	Saxifragaceae	< 1.0	Arbusto	Rojo	7.7
<i>Schinus patagonicus</i>	Anacardaceae	4.64	Arbusto	Negro	4.4
<i>Tristerix corymbosus</i>	Loranthaceae	4.90	Hemiparásita	Verde	9.8 x 6.3

que no se realizó una cuantificación de los distintos modos de obtención de frutos, observaciones no sistemáticas mostraron que los individuos de *T. falcklandii* se alimentaron principalmente recolectando grandes cantida-

des de frutos de una misma planta posados en perchas o buscando alimento en el suelo; en cambio los de *E. albiceps* consumieron generalmente los frutos uno a uno realizando vuelos cortos desde una percha.

Tabla 4. Fenología de fructificación de seis especies vegetales productoras de frutos carnosos en el Bosque de Llao-Llao. Presencia (+), ausencia (-).

Table 4. Fruit phenology of six plants species producing fleshy fruit at the Llao-Llao Forest. Present (+), absent (-).

Especies	1998-1999					1999-2000			
	Nov.	Dic.	Ene.	Feb.	Mar.	Dic.	Ene.	Feb.	Mar.
<i>Aristolelia chilensis</i>	-	+	+	+	-	-	+	+	+
<i>Azara microphylla</i>	-	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Berberis</i> sp.	+	+	+	-	-	+	+	-	-
<i>Maytenus boaria</i>	-	-	-	+	+	-	-	+	+
<i>Schinus patagonicus</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Tristerix corymbosus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Total de sp. con frutos:	2/6	4/6	4/6	4/6	2/6	3/6	4/6	4/6	3/6

Disponibilidad de frutos

El 60% de los individuos y el 62% de las especies muestreadas en el estrato arbustivo correspondieron a especies que producen frutos carnosos (Tabla 3). El estudio fenológico indicó que en la mayoría de las especies los frutos maduran entre diciembre y marzo (Tabla 4). Aunque la abundancia de frutos maduros no fue cuantificada, se observó que la mayor producción de frutos por planta se concentró en los meses de enero y febrero. Las especies más importantes que produjeron frutos carnosos en el verano de 1998-1999 fueron *Aristolelia chilensis*, *Tristerix corymbosus* y *Azara microphylla*. *Schinus patagonicus* reemplazó a *A. microphylla* como la tercera especie con frutos carnosos en importancia en el verano de 1999-2000.

DISCUSIÓN

Del total de las 24 especies que componen la avifauna del bosque de Llao-Llao, sólo dos, *Elaenia albiceps* y *Turdus falcklandii*, se comportaron como frugívoras y dispersoras de semillas. En otras cuatro especies de aves, *Ochthoeca parvirostris*, *Aphrastura spinicauda*, *Pteroptochos tarnii*, y *Phrygilus patagonicus* se detectaron ocasionalmente restos de frutos carnosos en el análisis de contenidos estomacales pero ninguna de ellas dispersó semillas ni por defecación o regurgitación (Amico, obs. pers.). Particularmente *P. patagonicus* ha sido descrita

como un depredador importante de flores y frutos en el BTSA (Sabag 1993; Traveset et al. 1998).

El bosque de Llao-Llao presentó un número similar de especies de aves al encontrado en otros sitios dentro del BTSA (Vuilleumier 1972; Sabag 1993; Willson et al. 1994; Rozzi et al. 1996b; Jiménez 2000). Como en la mayoría de estos estudios, en éste también se encontró que *E. albiceps* representa la especie más abundante durante los meses de verano, que es la época de mayor disponibilidad de frutos en el BTSA (Riveros & Smith-Ramírez 1996).

Nuestros resultados mostraron que la abundancia relativa del ensamble de aves caracterizado a partir de los individuos capturados en las redes fue similar al ensamble representado por las aves observadas en las estaciones de conteo. Del total de especies de paseriformes observados en los censos, seis (50%) no fueron capturadas por las redes de niebla. Estas seis especies presentaron una baja abundancia en el área de estudio y ninguna de ellas ha sido descrita como frugívora para el BTSA (Tabla 1). Al menos tres de estas especies, *Tachycineta leucopyga*, *Carduelis barbata* y *Sicalis leuteola*, no fueron capturadas por las redes porque utilizan el estrato arbóreo para su alimentación (Amico, obs. pers.; Grigera et al. 1994).

Elaenia albiceps y *T. falcklandii* consumieron frutos del 90% ($n = 8$) de las especies que producen frutos carnosos en el bosque de Llao-Llao.

El consumo de frutos coincidió con la disponibilidad de los mismos en el bosque; mientras hubo frutos en el bosque las aves se alimentaron de ellos. *Tristerix corymbosus* fue la única especie con frutos carnosos que no fue dispersada por aves. Las semillas de esta especie son dispersadas exclusivamente por el marsupial *Dromiciops gliroides* en el bosque de Llao-Llao (Amico & Aizen 2000).

Asociado a la obtención de frutos en vuelo, los individuos de *E. albiceps* mostraron valores altos en la relación ancho de la comisura y alto del pico (picos deprimidos). En cambio *T. falcklandii* presentó mayores razones entre peso corporal y largo del ala, correspondientes a aves poco voladoras y que adquieren los frutos desde perchas (Moermond & Denslow 1985). La forma en que estas dos especies acceden a los frutos coincide con lo esperado en función de su morfología y con lo observado por otros autores (Fitzpatrick 1980; Foster 1987). Estas distintas estrategias de forrajeo afectaría el tipo de fruto seleccionado por estas dos especies de aves, y podrían producir distintos patrones de deposición de semillas. Las aves que se alimentan desde perchas, como *T. falcklandii*, también preferirían plantas con muchos frutos, de mayor tamaño o con frutos agrupados. Nuestros resultados apoyan esta hipótesis. Los frutos de las dos especies de plantas (*L. apiculata* y *Berberis* sp.) que prefirió *T. falcklandii* en relación a *E. albiceps* son los de mayor tamaño en el área de estudio y también los únicos que se presentan agrupados. El BTSA presenta varias especies que producen frutos carnosos > 10 mm (el límite del tamaño de los frutos que podría ingerir *E. albiceps*) que serían dispersadas principalmente por *T. falcklandii*, por zorros del género *Pseudalopex* (Willson et al. 1996a; Aizen et al. 2002), o por el marsupial arbóreo *Dromiciops gliroides* (Amico, datos no publ.).

Según Wheelwright (1985), las aves perchadoras presentan dietas menos diversas que las voladoras. Nuestros resultados no apoyarían esta hipótesis. En este estudio, *E. albiceps* y *T. falcklandii* se alimentaron de casi todas las especies productoras de frutos carnosos en el área, demostrando que ambas especies son generalistas en cuanto al consumo de frutos carnosos. Esto podría deberse al bajo número de especies de aves frugívoras, de especies pro-

ductoras de frutos y a la estacionalidad en la disponibilidad de frutos; características todas que no favorecerían la especialización (Thompson 1994; Herrera 1995; Bascompte et al. 2003).

Sabag (1993) utilizando métodos similares a los empleados en este estudio, encontró a cinco especies de aves como dispersoras de semillas de plantas con frutos carnosos en un bosque secundario de la isla de Chiloé (42°30'S; 73°46'O). Sin embargo, *E. albiceps* y *T. falcklandii*, superaron marcadamente en abundancia e importancia como dispersoras a las otras tres (*Xolmis pyrope*, *Curaeus curaesus* y *Colaptes pitius*). Para *E. albiceps*, este autor identificó en las heces un total de 10 especies diferentes de plantas (lo que representó alrededor del 50% de las especies que producen frutos carnosos en el área de estudio), mientras que para *T. falcklandii* solamente encontró frutos de *Drimys winteri*. Esto puede deberse a que este estudio sólo comprendió una pequeña parte de la estación de fructificación (enero-febrero) en el bosque de Chiloé. Observaciones por otros autores sugieren que otras aves tales como los rinocriptidos, *Scelorchilus rubecula* y *Pteroptochos tarnii*, la rara, *Phytotoma rara*, y el carpintero gigante, *Campephilus magellanicus*, consumen ocasionalmente frutos carnosos en el BTSA (Correa et al. 1990; Sagab 1993; Hernández 1995; Rozzi et al. 1996b), aunque su papel e importancia como dispersores de semillas todavía deben ser establecidos.

La diversidad florística del bosque de Chiloé es más alta que la de Llao-Llao (56 vs. 41 de géneros de plantas leñosas), contando el bosque de Chiloé con varios géneros de árboles y enredaderas productores de frutos carnosos no presentes en Llao-Llao y una mayor incidencia de endozoocoria en general (Aizen & Ezcurra 1998). De los géneros que producen frutos carnosos sólo el 40% están presentes en Llao-Llao y Chiloé, mientras que el 60% restante son únicos de cada área. A pesar de las diferencias en la composición y diversidad florística de Chiloé y Llao-Llao, y sin desmerecer el papel como dispersores de otros vertebrados (Willson et al. 1996a; Amico & Aizen 2000), estos dos trabajos sugieren que *E. albiceps* y *T. falcklandii* serían los principales frugívoros y dispersores de semillas en el BTSA: *Elaenia albiceps*, un migrante neotropical, por ser el frugívoro más

abundante durante los meses de verano, y *Turdus falcklandii*, a pesar de su menor abundancia, por su estatus de residente que lo convierten en el principal dispersor de especies de plantas que fructifican en primavera y otoño (Riveros & Smith-Ramírez 1996). Esta concordancia entre distintas localidades geográficas en la importancia de *E. albiceps* y *T. falcklandii* como dispersoras de semillas, acentúan el rol de especies claves que tendrían estas dos aves en todo el ámbito del BTSA.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro agradecimiento a R. Vidal-Russell, M. Rodríguez-Cabal, L. Simpson y J. Paritsis por su colaboración en las tareas de campo. También agradecemos a S. Caziani por su enseñanza en las técnicas de muestreo y apoyo para que realicemos este trabajo. Al guadaparque A. Chávez por colaboración en la elección del sitio y cuidado del material de campo. A la Delegación Regional Patagonia de Parques Nacionales por el préstamo de las redes de niebla y material de muestreo, a C. Ezcurra por sus comentarios sobre una versión preliminar de este manuscrito, y a los seis árbitros que realizaron valiosos comentarios para mejorar el manuscrito. Este trabajo fue parcialmente financiado por la Fundación Antorchas (proyecto A-13740/1-14), Wildlife Conservation Society y National Geographic Society (Grant 6192-98).

BIBLIOGRAFÍA

- AIZEN, MA & C EZCURRA. 1998. High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecología Austral* 8:217-236.
- AIZEN, MA; DP VÁZQUEZ & C SMITH-RAMÍREZ. 2002. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena Historia Natural* 75:79-97.
- AMICO, GC & MA AIZEN. 2000. Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature* 408:929-930.
- ARMESTO, JJ & JR GUTIÉRREZ. 1980. Aplicación de algunas técnicas de muestreo en el análisis de la vegetación de Chile central. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 13:403-414.
- ARMESTO, JJ & R ROZZI. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *J. Biogeog.* 16:219-226.
- ARMESTO, JJ; R ROZZI; P MIRANDA & C SABAG. 1987. Plant/frugivore interactions in South American temperate forest. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 60:321-336.
- ARMESTO, JJ; C SMITH-RAMÍREZ & C SABAG. 1995. The importance of plant-bird mutualisms in the temperate rainforest of southern South America. Pp. 248-265 in: RG Lawford; PB Alaback & E Fuentes (eds). *High latitude rainforests and associated ecosystems of the west coast of the Americas*. Springer. Nueva York.
- BARKER, RJ; J SAUER & W LINK. 1991. Optimal allocation of point-count sampling effort. *The Auk* 110:752-758.
- BARNEA A; Y YON-TOV & J FRIEDMAN. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology* 5:394-402.
- BASCOMPTE, J; P JORDANO; C MELIÁN & J OLESEN. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS* 16:9383-9387.
- BLAKE, JG & A LOISELLE. 1992. Habitat use by Neotropical migrants at La Selva Biological Station and Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. Pp. 257-272 in: JM Hagan & DW Johnston (eds). *Ecology and conservation of Neotropical migrants landbirds*. Smithsonian Institution Press. Washington DC.
- BLAKE, JG; A LOISELLE; T MODERMOND; D LEVEY & J DENSLow. 1990. Quantifying abundance of fruits for birds in tropical habitats. *Studies in Avian Biology* 13:73-79.
- CABRERA, AL & A WILLINK. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Organización de Estados Americanos. Washington.
- CAZIANI, SM. 1996. *Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiárido*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- CLERGEAU, P. 1992. The effects of birds on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate farmland. *Acta Oecologica* 13:679-686.
- CORREA, A; JJ ARMESTO; RP SCHLATTER; R ROZZI & JC TORRES-MURA. 1990. La dieta del chucao (*Scelorchilus rubecula*), un Passeriforme terrícola endémico del bosque templado húmedo de Sudamérica austral. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 63: 197-202.
- FIGUEROA, JA & SA CASTRO. 2002. Effect of bird ingestion on seed germination of four woody species of temperate rainforest of the Chiloé island, Chile. *Plant ecology* 160:17-23.
- FITZPATRICK, JW. 1980. Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82:43-57.

- FOSTER, MS. 1987. Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. *Condor* **89**:566-580.
- GENTRY, A. 1982. Patterns of neotropical plant diversity. *Evol. Biol.* **15**:1-84.
- GIONFRIDDO, JP; LB BEST & BJ GIESLER. 1995. A saline-flushing technique for determining the diet of seed-eating birds. *Auk* **112**:780-782.
- GRIGERA, D; CA UBEDA & S CALI. 1994. Caracterización ecológica de la asamblea de tetrápodos del Parque y Reserva Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Rev. Chilena Hist. Nat.* **67**:273-298.
- HERRERA, CM. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* **54**:1-23.
- HERRERA, CM. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* **44**:132-141.
- HERNÁNDEZ, JF. 1995. *Efecto de los árboles percha sobre los patrones de lluvia de semillas en el establecimiento de plántulas: consecuencias para la sucesión secundaria del bosque de Chiloé*. Tesis doctoral, Universidad de Chile. Santiago de Chile, Chile.
- HERRERA, CM. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the mediterranean: Ecological, Evolutionary, and Historical determinants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **26**:705-27.
- HOWE, HF & LC WESTLEY. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press. New York.
- JIMÉNEZ, J. 2000. Effect of sample size, plot size, and counting time on estimates of avian diversity and abundance in a Chilean rainforest. *Journal Field Ornithology* **71**:66-87.
- JORDANO, P. 1987. Frugivory, external morphology and digestive system in mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis* **129**:175-189.
- KARR, JR. 1981. Surveying birds with mist nets. *Avian Biol.* **6**:62-67.
- LOISELLE, B & J BLAKE. 1994. Annual variation in birds and plants of a tropical second-growth woodland. *The Condor* **96**:368-380.
- LÓPEZ DE CASANAVE J; JP PELOTTO; SM CAZIANI; M MEMOZ & J PROTOMASTRO. 1998. Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semi-arid forest in Argentina. *The Auk* **115**(2):425-435.
- MERMOZ, M & C MARTÍN. 1986. *Mapa de vegetación del Parque y la Reserva Nacional Nahuel Huapi*. Secretaria de Ciencias y Técnica de la Nación, Delegación Regional Patagónica. Bariloche, Argentina. 22 Pp.
- MOERMOND, TC & JL DENSLOW. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. Pp. 865-897 in: Buckley PA; MS Foster; EW Morton; RS Ridgely & FG Buckley (eds). *Neotropical Ornithology*. Ornithological Monographs.
- MOODY, DT. 1970. A method for obtaining food samples from insectivorous birds. *Auk* **87**:579.
- NAROSKY, T & D YZURIETA. 1989. *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Vazquez Manzini Editores. Buenos Aires. 345 pp.
- RIVEROS, M & C SMITH-RAMÍREZ. 1996. 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.
- RALPH, CJ; GR GEUPEL; P PYLE ; TE MARTIN & DF DESANTE. 1993. *Handbook of field methods for monitoring landbirds*. U.S. Department of Agriculture General Technical Report PSW-GTR-144. Albany, USA.
- ROZZI, R; JJ ARMESTO; C CORREA; JC TORES-MURA & M SALLARBERRY. 1996b. Avifauna de bosques primarios templados en islas deshabitadas del archipiélago de Chiloé, Chile. *Rev. Chilena Hist. Nat.* **69**:125-139.
- ROZZI, R; D MARTINEZ; MF WILLSON & C SABAG. 1996a. Avifauna de los Bosques Templados de Sudamérica. Pp.135-152 en: Armesto JJ; C Villagrán & MTK Arroyo (eds). *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- SABAG, C. 1993. *El rol de las aves en la dispersión de semillas en un bosque templado secundario de Chiloé (42°S)*. Tesis de Maestría, Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- SNOW, DW. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* **13**:1-14.
- THOMPSON, JN. 1994. *The coevolutionary process*. The University of Chicago Press. Chicago.
- TRAVERSE, A; MF WILLSON & C SABAG. 1998. Effect of nectar-robbing birds on fruit set of *Fuchsia magellanica* in Tierra del Fuego: a disrupted mutualism. *Funct. Ecol.* **12**:459-464.
- TRAVERSE, A & VERDÚ M. 2002. A meta-analysis of the effect of gut treatment of seed germination. Pp. 339-350 in DJ Levey; WR Silva & M Galetti (eds). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International.
- VUILLEUMIER, F. 1972. Bird species diversity in Patagonia (Temperate South America). *American Naturalist* **106**:226-271.
- WHEELWRIGHT, NT. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* **66**:808-818.
- WILLSON, MF. 1991. Dispersal of seeds by frugivorous animals in temperate forests. *Rev. Chilena Hist. Nat.* **64**:537-554.
- WILLSON, MF; T DE SANTO; C SABAG & JJ ARMESTO. 1994. Avian communities in fragmented South-temperate rainforest in Chile. *Conservation Biology* **8**: 508-520.

- WILLSON, MF; C SABAG; J FIGUEROA; JJ ARMESTO & M CAVIEDES. 1996a. Seed dispersal by lizards in Chilean rainforest. *Rev. Chilena Hist. Nat.* **69**:339-342.
- WILLSON, MF, C SMITH-RAMIREZ, C SABAG & JH HERNANDEZ. 1996b. Mutualismos entre plantas y animales en bosques templados de Chile. Pp. 251-264 en: JJ Armesto; C Villagrán & MTK Arroyo (eds). *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile.
- WHITMAN, AA; JM HAGAN III & NV BROKAW. 1997. A comparison of two bird survey techniques used in subtropical forest. *The Condor* **99**:955-965.