
Capítulo 5

AVES Y MAMÍFEROS DEL BOSQUE

PABLO M. VERGARA, ANTONIO RIVERA-HUTINEL, ARIEL A. FARÍAS,
HERNAN COFRÉ, HORACIO SAMANIEGO, INGO J. HAHN

INTRODUCCIÓN

Las aves y mamíferos de bosque representan un subconjunto importante y distintivo de todas las especies de vertebrados que viven sobre el planeta (Keast 1990). Debido a la acelerada pérdida de los ecosistemas forestales, el estudio de las aves y mamíferos de bosque representa un importante desafío para las ciencias ecológicas (*e.g.*, Pimm y Askins 1995, Manne *et al.* 1999). Un aspecto importante que condiciona todo estudio ecológico es la noción de lo que significa que un animal sea “efectivamente” de bosque (Keast 1990). El problema de definir si un animal es de bosque va más allá de establecer una simple correlación entre la presencia de la especie y los ecosistemas forestales. Una definición funcional es necesaria, basada en el grado de interacción o dependencia entre las especies animales y los bosques. Esta interacción resulta de la capacidad de los bosques para proveer de recursos a los animales así como de la capacidad de los animales para reconocer y explotar de manera eficiente estos recursos disponibles.

Los bosques tienen atributos abióticos, estructurales y florísticos que los hacen diferentes a otros ecosistemas, destacando la presencia de diferentes estratos de altura (*e.g.*, suelo, sotobosque, dosel intermedio, dosel emergente) (Halle 1990, Parker 1995, Lindenmayer 2009). En cada uno de estos estratos existen componentes estructurales inherentes a los hábitats forestales como: cavidades en los troncos o raíces, ramas o troncos en descomposición, así como la corteza de los árboles, la cual puede ser rugosa o heterogénea, y a su vez tener adherida una gran diversidad o biomasa de especies de plantas epífitas y líquenes (Golley 1983, Harmon *et al.* 1986, Diaz *et al.* 2009, Lindenmayer 2009). En períodos históricos de tiempo, los animales evolucionaron rasgos conductuales y morfológicos que no sólo les permitieron utilizar eficientemente estos recursos, sino que también favorecieron la polinización y la dispersión de semillas. A pesar de ser relativamente pobres en especies, los ensambles de aves y mamíferos de los bosques del sur de Chile y Argentina presentan una gran proporción de especies y géneros endémicos (*e.g.*, Rozzi *et al.* 1996, Jaksic 1997). Algunas de estas especies endémicas poseen atributos conductuales, morfológicos y de historia de vida que sugieren una fuerte dependencia con los hábitats boscosos (Blondel *et al.* 1984, Cofré 1999, Cofré *et al.* 2007ab, Vergara y Armesto 2009). Tal es el caso del rayadito (*Aphrastura spinicauda*) y el comesebo grande (*Pygarrhichas albogularis*), aves endémicas insectívoras que se alimentan sobre la corteza de ramas o troncos y sobre árboles muertos, además de requerir de cavidades para anidar (figura 5.1), (Rozzi *et al.* 1996, Vergara y Marquet 2007).

La relación funcional que establecen los animales con los bosques no es trivial, puesto que varía espacio-temporalmente y posee propiedades emergentes a diferentes niveles ecológicos y evolutivos. Conscientes de esta complejidad, en este capítulo abordamos la ecología y biogeografía de las aves y mamíferos de los bosques del sur de Chile y Argentina. En el siguiente capítulo (ver capítulo 6) analizamos cómo los impactos antropogénicos a los que son sometidos los bosques del sur de Chile y Argentina han resultado en cambios ecológicos importantes a nivel de los individuos, poblaciones y ensambles de especies de aves y mamíferos.

POBLACIONES DE ANIMALES DE BOSQUE

Selección de hábitat

La relación entre los animales y sus hábitats obedece a reglas conductuales que llevan a los animales a elegir (o preferir) aquellos hábitats disponibles que son de mejor calidad (MacArthur y Pianka 1966, Cody

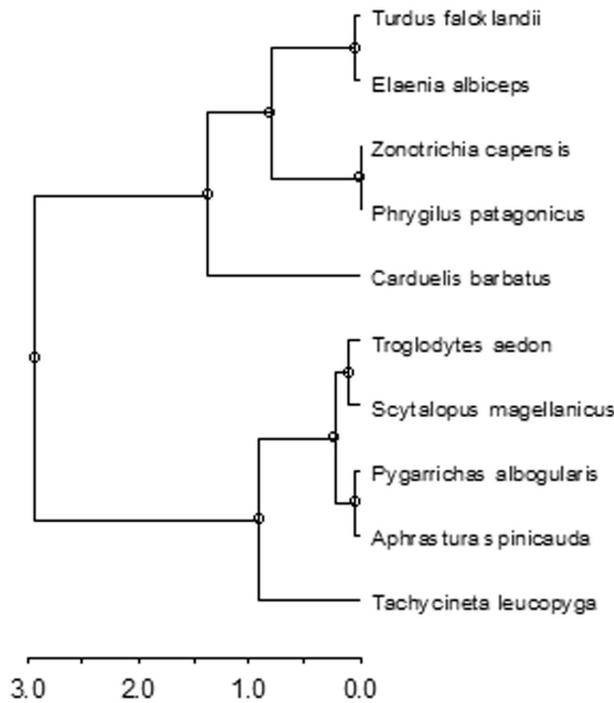


Figura 5.1. Dendrograma de similitud en los atributos ecológicos y de historia de vida de las especies de aves de los bosques de Tierra del Fuego. Los atributos considerados son la dieta, el sustrato de alimentación, el tipo de nido y el status migratorio (ver Vergara y Schlatter 2006). El grupo de especies que conforma el clado inferior son aves insectívoras y cavernícolas, de las cuales el rayadito y el comesebo grande son altamente selectivas en cuanto a su sustrato de alimentación, prefiriendo la corteza de las ramas y troncos.

1985, Morrison *et al.* 1993). Estas reglas de decisión permiten a los animales incrementar su adecuación biológica y afectan la capacidad de persistencia y estructura genética de la población (Rosenzweig 1991, Fortin *et al.* 2008). La capacidad de los animales de seleccionar hábitats de buena calidad, sin embargo, debe ser entendida sobre la base de los tres principios que son descritos a continuación:

1) la disponibilidad del hábitat depende de la cantidad de información que el animal dispone sobre los hábitats (*e.g.*, memoria a largo plazo) y del costo/beneficio que éste obtiene al moverse hacia hábitats ya conocidos como al explorar nuevos hábitats (Schmidt 2004, Gilroy y Sutherland 2007). La selección de hábitat es un proceso espacialmente jerárquico, donde en cada escala espacial pueden existir factores medioambientales que afectan la disponibilidad y percepción de la calidad del hábitat (Johnson 1980, Kristan 2006) (figura 5.2).

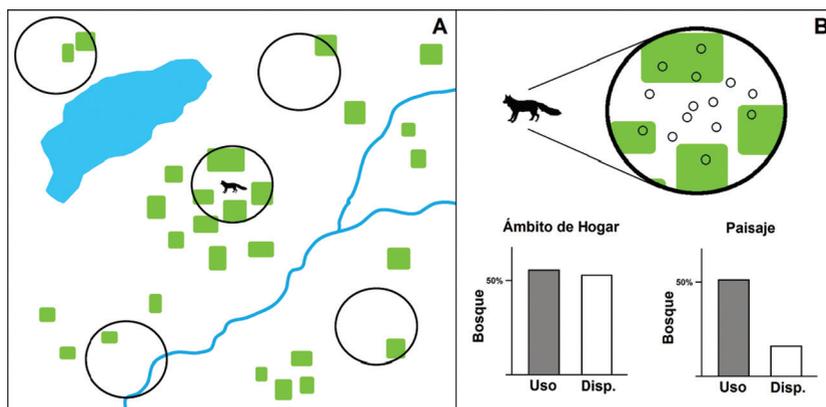


Figura 5.2. Representación idealizada del patrón de uso del bosque (fragmentos en color verde) por un individuo de zorro de Darwin (*Lycalopex fulvipes*) en un paisaje dominado por una matriz de pastizales (área en blanco) (Jimenez, datos no publicados). Para este individuo la preferencia por el bosque sólo ocurre a escala del paisaje (A) dado que su ámbito de hogar (AH, círculo que rodea al individuo) tiene una mayor cantidad de bosque que la cantidad disponible en el paisaje (ver el gráfico, abajo a la derecha). A escala de paisaje la “disponibilidad” de bosque es cuantificada sobre áreas (círculos) localizadas al azar. Dentro del AH (B), no se observa una preferencia por el bosque si se compara la fracción de los sitios utilizados con una mayor frecuencia dentro del AH (puntos) y la fracción del AH que corresponde a bosque.

2) la selección de hábitat es un proceso denso-dependiente (Fretwell y Lucas 1970, Fretwell 1972). Por ejemplo, para las aves que anidan en cavidades de árboles, aquellos individuos que ocupan las mejores cavidades tienden a excluir competitivamente de sus territorios a otros individuos (Dhondt *et al.* 1992, Petit y Petit 1996, Newton 1998, Both 1998). Esta conducta territorial actúa como un mecanismo de regulación poblacional, de manera de que un incremento de la población involucra la utilización de territorios de menor calidad o un aumento en el número de individuos que no se reproducen (Rodenhuse *et al.* 1997, Pulliam y Danielson 1991, Newton 1998). Es posible que este tipo de regulación poblacional opere sobre aves cavícolas secundarias de Chile, como los rayaditos y comesebos grandes, para los cuales las cavidades serían recursos escasos (Tomasevic y Estes 2006, Vergara 2007, Vergara y Marquet 2007).

3) los individuos seleccionan hábitats basándose en señales visuales, olfativas o acústicas que perciben del medioambiente y que son interpretadas como indicadoras de la calidad del hábitat (Ward 2005, Schmidt *et al.* 2010). Sin embargo, los individuos también pueden tomar decisiones de uso de hábitat que son basadas en señales que se correlacionan negativamente con la calidad del hábitat, un fenómeno que resulta en las llamadas “trampas ecológicas”, es decir, hábitats de mala calidad que son preferidos por los animales y que pueden acelerar los eventos de extinción locales (*e.g.*, Gates y Gysel 1978, Kokko y Sutherland 2001).

Los estudios de selección de hábitats no sólo permiten identificar características de la vegetación preferidas por los animales de bosque, sino que también permiten predecir la distribución espacial de estas especies a diferentes escalas espaciales (Guisan y Zimmermann 2000, Manly *et al.* 2002). La selección de hábitat es un proceso espacialmente jerárquico, identificándose al menos tres niveles (órdenes) de selectividad: el rango geográfico de distribución (primer orden), el ámbito hogar (segundo orden) y los sitios dentro del ámbito de hogar (tercer orden) (Johnson 1980). Por ejemplo, el seguimiento con telemetría de mamíferos carnívoros de los bosques Chilenos ha permitido determinar características del ámbito de hogar preferidas por animales de diferentes sexo, como el caso de los zorros de Chiloé o los huillines (*Lontra provocax*) (Jiménez 2007 y Sepúlveda *et al.* 2007, respectivamente).

Las técnicas de muestreo utilizadas para cuantificar la abundancia de animales son inherentes al tipo de especie. Dado sus hábitos nocturnos y conducta críptica, los micro-mamíferos de bosque (*e.g.*, roedores y marsupiales) usualmente deben ser contabilizados a través de técnicas de captura-recaptura que involucran el uso de trampas (Schemnitz 1996). La abundancia de mamíferos de mayor talla (*e.g.*, carnívoros o ungulados) puede ser estimada usando trampas cámaras dispuestas en diferentes sitios, mientras que la abundancia de aves es usualmente estimada desde observaciones visuales y auditivas (Rosenstock *et al.* 2002, Schemnitz 1996). Independiente o no de la técnica de muestreo empleada, el nivel de exactitud de los estimadores de abundancia es dependiente de la probabilidad que tienen los individuos de ser detectados (*e.g.*, Lancia *et al.* 1996). La detectabilidad de un animal usualmente decrece con la distancia al observador (en el caso de las observaciones visuales o acústicas), pero también puede variar dependiendo de las condiciones ambientales y de la especie en cuestión, incluyendo la estructura de la vegetación, el tipo de estación (*e.g.*, reproductiva versus no reproductiva) y el clima (Bibby *et al.* 1992, Reynolds *et al.* 1980, Lancia *et al.* 1996). Esta fuente de variabilidad lleva a los investigadores a calibrar sus metodologías de muestreo antes de tomar sus datos. Por ejemplo, Fontúrbel y Jiménez (2009) compararon la efectividad de dos técnicas de captura para monitos del monte (*Dromiciops gliroides*) en bosque maduro, mientras que Vergara *et al.* (2010a) determinaron el tiempo efectivo sobre el cual se maximiza la tasa de detección de especies de aves en diferentes tipos de bosques.

Dinámica y estructura espacial de las poblaciones

La dinámica de las poblaciones de animales depende directamente de factores intrínsecos que regulan el tamaño poblacional (*e.g.*, densidad) y extrínsecos que limitan la tasa de crecimiento (*e.g.*, clima o disponibilidad de recursos en el hábitat) (Turchin 2003, Sibly *et al.* 2003). En Chile son pocos los estudios donde se ha abordado la dinámica poblacional de los animales de bosque, con excepción de aquellos que tratan la abundancia de pequeños mamíferos. El hecho de que estos animales tiendan a exhibir tiempos generacionales cortos y altas tasas reproductivas durante algunos años ha facilitado la comprensión de los factores que hacen fluctuar el tamaño poblacional de estas especies. Tal es el caso de la abundancia del ratón lanudo común (*Abrothrix longipilis*) y del ratón de cola larga (*Oligoryzomys longicaudatus*), cuyas poblaciones tienen dinámicas cíclicas en los bosques maduros del valle central de Chile, exhibiendo altas densidades durante algunos años (Murúa *et al.* 2003ab). Para estas especies de roedores, la variabilidad climática anual en

la Patagonia podría afectar indirectamente sus tasas de crecimiento poblacional a través de su influencia sobre la productividad primaria y los patrones de producción de semillas de las especies vegetales que componen los bosques (e.g., Pearson y Pearson 1982, Meserve *et al.* 1988, Murúa *et al.* 2003ab). De hecho, las irrupciones poblacionales de las especies más abundantes de roedores granívoros de los bosques chilenos, como el ratón lanudo común, el ratón de cola larga, el ratón topo valdiviano (*Geoxus valdivianus*) y la rata arbórea (*Irenomys tarsalis*) tienden a coincidir con el florecimiento y semillación masiva y sincrónica de las especies de bambú nativos (*Chusquea quila* y *Ch. valdiviensis*), las que en promedio ocurren cada 12 años (Murúa *et al.* 1996, Jaksic y Lima 2003). Las tasas de crecimiento de las poblaciones de estos roedores también podrían responder positivamente a los años de mayor producción de semillas de árboles, como el olivillo (*Aextoxicon punctatum*) o el avellano (*Gevuina avellana*) (González *et al.* 1989, Murúa y Briones 2005). Aunque aún no ha sido estudiado, es probable que los patrones de periodicidad en la semillación de la lenga (*Nothofagus pumilio*) (e.g., cada 5 a 8 años, Rusch 1993, Schmidt *et al.* 2002) en los bosques más australes de la Patagonia, también afecten la dinámica, no sólo de micromamíferos, sino que de otras especies de vertebrados, como las aves (e.g., Vergara y Schlatter 2006). En bosques mixtos y caducifolios del hemisferio norte los ciclos de semillación masivos en especies de la familia Fagaceae (e.g., *Quercus spp.*) explican las fluctuaciones en el tamaño poblacional de varias especies de roedores granívoros y desencadenan efectos cascada sobre otros componentes de la biodiversidad de estos bosques (Elkinton *et al.* 1996, Ostfeld *et al.* 1996).

La estimación de parámetros demográficos permite analizar la capacidad de persistencia de las poblaciones de animales silvestres con problemas de conservación. En el caso de los bosques nativos de Chile, las tasas reproductivas (i.e., éxito reproductivo o de nidada) han sido cuantificadas principalmente en aves, ya sea a través del seguimiento de nidos naturales (De Santo *et al.* 2002), de nidos reales ubicados en casas nidos artificiales (e.g., Vergara 2007, Vergara y Marquet 2007) o sencillamente usando nidos artificiales con huevos falsos (e.g., Willson *et al.* 2001, Vergara y Simonetti 2003). De estas aproximaciones, la que provee estimadores más exactos del éxito de nidada (e.g., sobrevivencia diaria de nidos) es aquella donde se evalúan nidos reales, pero también es la más costosa en términos del esfuerzo de muestreo. En el caso de los mamíferos, la sobrevivencia de animales en hábitats boscosos ha sido evaluada usando técnicas de marcaje y recaptura con pequeños mamíferos como roedores (Meserve *et al.* 1999) y marsupiales (e.g., Celis-Diez *et al.* 2012).

Las tasas demográficas poblacionales pueden variar tanto de manera determinística como estocástica. Cuando el tamaño de una población es pequeño, un fenómeno determinístico que resulta en la declinación de la tasa de crecimiento es el llamado “efecto Allee”. Las trampas ecológicas podrían causar un efecto Allee en poblaciones pequeñas porque los fragmentos de hábitats de buena calidad son subutilizados (e.g., Kokko y Sutherland 2001). Los depredadores de nidos también pueden conducir a un efecto Allee si su actividad depredatoria aumenta ante una baja disponibilidad de nidos, como en el caso de las aves que anidan en los bordes o en fragmentos pequeños (Vergara 2005, Vergara y Hahn 2009). La abundancia de conoespecíficos puede ser un indicador de calidad del hábitat o bien puede beneficiar directamente a algunos animales, como los monitos del monte, los cuales forman grupos comunales que facilitarían el cuidado de las crías (Franco *et al.* 2011). Las poblaciones de colilargas (*Sylviorhynchus desmursii*) que viven en fragmentos aislados también podrían eventualmente sufrir un efecto Allee debido a la escasa oportunidad que ellos tienen de formar parejas reproductivas en esos sitios (Díaz *et al.* 2006). La tasa de crecimiento poblacional también puede decrecer por fenómenos ambientales de naturaleza estocástica como erupciones volcánicas o eventos climáticos desfavorables, una variación denominada “estocasticidad medioambiental”. Sin embargo, las poblaciones más pequeñas están más expuestas a sufrir variaciones en sus tasas demográficas producto sólo del azar, un fenómeno denominado “estocasticidad demografica” (Lande 1993). Las pequeñas poblaciones de aves que viven en islas oceánicas, como el rayadito de más afuera (*Aphrastura masafuerae*), son especialmente vulnerables a estas fuentes de variabilidad poblacional que pueden llevarlas a la extinción en el corto o mediano plazo (Hahn *et al.* 2011).

Un decrecimiento en las tasas de movimiento en el paisaje se manifiesta en un incremento en el grado de estructuración de las poblaciones (Hanski 1999). Los rayaditos que viven en fragmentos de bosque esclerófilo y en los bosques relictos tienen poblaciones con una estructura de tipo “parchosa”, donde los individuos logran moverse fácilmente entre fragmentos en busca de alimento o sitios para anidar (Vergara y Marquet 2007, Vergara *et al.* 2010b). En el caso extremo, cuando las tasas de movimiento decaen en el paisaje, aquellas poblaciones más aisladas debieran extinguirse al no recibir inmigrantes que las rescaten de la extinción (Harrison y Bruna 1999, Hanski 1999). Probablemente este sería el caso de los monitos del monte que viven en

fragmentos de bosque rodeados por praderas que dificultan el movimiento de estos animales entre fragmentos vecinos (Fontúrbel y Jiménez 2011). Cuando las tasas de movimiento entre fragmentos son intermedias a estos dos casos anteriores, se puede asumir que el conjunto de fragmentos ocupados conforman una metapoblación cuya dinámica es gobernada por extinciones y colonizaciones locales (Hanski 1994, Hanski y Gilpin 1997).

COMUNIDADES DE ANIMALES DE BOSQUE

Diversidad de especies

La diversidad de aves y mamíferos de los bosques templados del sur de Sudamérica es baja si se compara con otros bosques del subcontinente (Vuilleumier 1985, Jaksic y Feinsinger 1991, Meserve y Jaksic 1991, Cofré y Marquet 1999, Iriarte 2008). Desde la literatura científica disponible se desprende que un total de 48 especies de mamíferos (cuadro 5.1) y 85 especies de aves (cuadro 5.2) han sido registradas ocupando los diversos ecosistemas de bosque que existen al sur de los 30° de latitud sur (e.g., Murúa 1996, Rozzi *et al.* 1996, Cofré *et al.* 2007ab, Celis-Diez *et al.* 2011). En el caso de los mamíferos, 9 especies pueden considerarse de ocurrencia marginal o accidental, algunas estando restringidas a cuerpos de agua (e.g. coipo, *Myocastor coypus*) (cuadro 5.1). En el caso de las aves, 29 especies pueden considerarse de ocurrencia marginal o accidental, como la perdiz chilena (*Nothoprocta perdicaria*), la tórtola (*Zenaida auriculata*), y el canastero del sur (*Asthenes anthoides*), las que pueden llegar a ser localmente abundantes en bosques caducifolios de *Nothofagus*. Al menos 56 especies de aves ocurrirían de manera frecuente en los bosques o establecerían nidos en estos hábitats, incluyendo especies acuáticas o de pastizal estrechamente asociadas al bosque para su reproducción (cuadro 5.2; Vuilleumier 1985, Jaksic y Feinsinger 1991, Altamirano *et al.* 2012). Un atributo de estos ensambles de mamíferos y aves es que su composición cambia a través de los diferentes tipos de bosque (cf. Plischoff y Luebert 2006) (figura 5.3).

Cuadro 5.1. Especies de mamíferos reportadas para el bosque templado. El nivel de especialización de hábitat de una especie puede ser: E: especialista de bosque; F: frecuente en bosques y otros tipos de hábitats con estructura similar (e.g., plantaciones forestales o matorral denso); G: generalista de hábitat; M: especie que usa marginalmente el bosque. E^H, F^H, G^H y M^H para especies asociadas a cursos y cuerpos de agua. El rango de distribución de cada especie puede ser END: endémica del bosque templado; SSA: endémica del sur de Sudamérica (con hábitat primario: ^M matorral esclerófilo, ^P estepa patagónica o ^A bioma andino); SA: gran parte de Sudamérica, PAN: distribución panamericana, INT: especie exótica introducida. ¹Especies incluidas en un análisis cuantitativo (ver texto).

Familia	Especie	Hábitat	Distribución
Micribiotheriidae	<i>Dromiciops gliroides</i> ¹	E	END
Caenolestidae	<i>Rhyncholestes raphanurus</i> ¹	E	END
Didelphidae	<i>Thylamys elegans</i> ¹	G	SSA ^M
Vespertilionidae	<i>Histiotus macrotus</i>	G	SA
	<i>Histiotus montanus</i>	G	SA
	<i>Lasiurus varius</i> [= <i>borealis</i>]	G	SSA ^M
	<i>Lasiurus cinereus</i>	G	PAN
	<i>Myotis chiloensis</i>	G	SSA
Molossidae	<i>Tadarida brasiliensis</i>	G	PAN
Cricetidae	<i>Abrothrix herskovitzi</i>	E	END
	<i>Abrothrix lanosus</i>	G	SSA ^P
	<i>Abrothrix longipilis</i> ¹	G	SSA
	<i>Abrothrix markhami</i>	E	END
	<i>Abrothrix olivaceus</i> ¹	G	SSA
	<i>Abrothrix sanborni</i> ¹	E	END
	<i>Abrothrix xanthorhinus</i> ¹	G	SSA ^P
	<i>Akodon iniscatus</i> ¹	M	SSA ^P
	<i>Chelemys delfini</i>	G	END
	<i>Chelemys macronyx</i> ¹	G	SSA ^{P,A}
	<i>Geoxus valdivianus</i> ¹	E	END

	<i>Pearsonomys annectens</i> ¹	E	END
	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i> ¹	G	SSA ^{M, P}
	<i>Oligoryzomys magellanicus</i>	G	END
	<i>Euneomys chinchilloides</i> ¹	M	SSA ^P
	<i>Euneomys mordax</i>	M	SSA ^A
	<i>Eligmodontia morgani</i> ¹	M	SSA ^P
	<i>Loxodontomys micropus</i> ¹	G	SSA
	<i>Irenomys tarsalis</i> ¹	E	END
	<i>Phyllotis xanthopygus</i> ¹	M	SSA ^{P, A}
	<i>Reithrodon auritus</i> ¹	M	SSA ^{P, A}
	<i>Ondatra zibethicus</i>	MH	INT
Muridae	<i>Rattus rattus</i> ¹	G	INT
	<i>Rattus norvegicus</i> ¹	G	INT
	<i>Mus musculus</i> ¹	G	INT
Octodontidae	<i>Aconaemys fuscus</i>	G	SSA ^{M, A}
	<i>Aconaemys porteri</i>	M	SSA ^A
	<i>Aconaemys sagei</i>	G	SSA ^A
	<i>Octodon bridgesi</i> ¹	G	SSA ^{M, A}
	<i>Octodon pacificus</i>	G	END
Myocastoridae	<i>Myocastor coypus</i>	MH	SA
Castoridae	<i>Castor canadensis</i>	GH	INT
Leporidae	<i>Lepus europaeus</i>	M	INT
	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	M	INT
Canidae	<i>Lycalopex culpaeus</i>	G	SA
	<i>Lycalopex fulvipes</i>	E	END
	<i>Lycalopex griseus</i>	G	SSA
	<i>Canis lupus familiaris</i>	G	INT
Felidae	<i>Puma concolor</i>	G	PAN
	<i>Leopardus guigna</i>	E	END
	<i>Leopardus geoffroyi</i>	M	SA
	<i>Felis silvestris catus</i>	M	INT
Mustelidae	<i>Galictis cuja</i>	G	SA
	<i>Neovison vison</i>	GH	INT
	<i>Lontra provocax</i>	EH	END
Mephitidae	<i>Conepatus chinga</i>	G	SA
	<i>Conepatus humboldtii</i>	G	SSA ^P
Camelidae	<i>Lama guanicoe</i>	M	SA
Cervidae	<i>Pudu puda</i>	E	END
	<i>Hippocamelus bisulcus</i>	G	SSA ^{P, A}
	<i>Cervus elaphus</i>	G	INT
	<i>Dama dama</i>	G	INT
	<i>Axis axis</i>	M	INT
Bovidae	<i>Bos taurus</i>	M	INT
Suidae	<i>Sus scrofa</i>	G	INT
Equidae	<i>Equus ferus caballus</i>	M	INT

Cuadro 5.2. Especies de aves reportadas para el bosque templado. Se muestra para cada especie el grado de especialización de hábitat y el rango de distribución geográfica. Simbología igual que en cuadro 5.1.

Familia	Especie	Hábitat	Distribución
Tinamidae	<i>Nothoprocta perdicaria</i> ¹	M	SSA ^M
Odontophoridae	<i>Callipepla californica</i> ¹	G	INT
Ardeidae	<i>Nycticorax nycticorax</i>	GH	COS
Threskiornithidae	<i>Theristicus melanopus</i>	F	SSA ^A
Anatidae	<i>Anas flavirostris</i>	GH	SSA
	<i>Speculanas specularis</i>	FH	SSA ^P
	<i>Chloephaga poliocephala</i>	F	SSA ^{M,P}
Rallidae	<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	MH	SSA
Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>	G	PAN
	<i>Cathartes aura</i>	G	PAN
	<i>Vultur gryphus</i>	M	SSA ^A
Accipitridae	<i>Accipiter chilensis</i> [= <i>bicolor</i>]	E	END
	<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	G	SA
	<i>Buteo polyosoma</i>	G	SSA ^A
	<i>Buteo ventralis</i>	F	END
	<i>Buteo albigula</i>	F	SSA ^M
	<i>Parabuteo unicinctus</i>	M	PAN
	<i>Circus cinereus</i>	M	SSA
	<i>Pandion haliaetus</i>	MH	COS
Falconidae	<i>Polyborus plancus</i>	G	PAN
	<i>Milvago chimango</i>	G	SSA
	<i>Phalcoboenus albogularis</i>	G	END
	<i>Falco sparverius</i>	M	PAN
	<i>Falco femoralis</i>	M	PAN
	<i>Falco peregrinus</i>	M	COS
Charadriidae	<i>Vanellus chilensis</i>	M	SA
Columbidae	<i>Patagioenas araucana</i> ¹	F	END
	<i>Zenaida auriculata</i> ¹	M	SA
Psittacidae	<i>Enicognathus ferrugineus</i> ¹	E	END
	<i>Enicognathus leptorhynchus</i> ¹	E	END
Caprimulgidae	<i>Caprimulgus longirostris</i>	M	SA
Strigidae	<i>Bubo magellanicus</i>	G	SSA ^{M,P}
	<i>Strix rufipes</i>	F	END
	<i>Glaucidium nanum</i>	F	SSA ^M
	<i>Asio flammeus</i>	M	COS
Tytonidae	<i>Tyto alba</i>	G	COS
Cerylidae	<i>Megaceryle torquata</i>	GH	SA
Trochilidae	<i>Patagona gigas</i>	M	PAN
	<i>Sephanoides sephanioides</i> ¹	G	SSA ^{M,P}
	<i>Oreotrochilus leucopleurus</i>	M	SSA ^A
Picidae	<i>Veniliornis lignarius</i> ¹	G	SSA
	<i>Colaptes pitius</i> ¹	G	SSA ^M
	<i>Campephilus magellanicus</i> ¹	E	END
Furnariidae	<i>Upucerthia dumetaria</i> ¹	M	SSA
	<i>Cinclodes patagonicus</i> ¹	GH	SSA ^M
	<i>Cinclodes oustaleti</i>	GH	SSA ^M
	<i>Cinclodes fuscus</i>	GH	SSA
	<i>Sylviorthorhynchus desmursii</i> ¹	F	END
	<i>Aphrastura spinicauda</i> ¹	E	END
	<i>Asthenes pyrrholeuca</i> ¹	MH	SSA
	<i>Asthenes modesta</i>	M	SSA ^{A,P}
	<i>Asthenes anthoides</i> ¹	G	SSA ^{M,P}
	<i>Pygarrhichas albogularis</i> ¹	E	END
	<i>Leptasthenura aegithaloides</i> ¹	G	SSA
Rhinocryptidae	<i>Pteroptochos tarnii</i> ¹	E	END

	<i>Pterotochos castaneus</i> ¹	E	END
	<i>Scelorchilus rubecula</i> ¹	E	END
	<i>Scelorchilus albicollis</i>	G	SSA ^M
	<i>Scytalopus magellanicus</i> ¹	F	SSA ^M
	<i>Scytalopus fuscus</i>	M	SSA ^M
Tyrannidae	<i>Eugralla paradoxa</i> ¹	E	END
	<i>Elaenia albiceps</i> ¹	F	SSA
	<i>Anairetes parulus</i> ¹	G	SSA ^A
	<i>Cistothorus platensis</i>	M	PAN
	<i>Xolmis pyrope</i> ¹	F	END
	<i>Phytotoma rara</i>	G	SSA ^M
	<i>Colorhamphus parvirostris</i> ¹	F	END
	<i>Lessonia rufa</i>	M ^H	SSA
	<i>Agriornis lividus</i>	M	SSA ^M
	<i>Muscisaxicola maclovianus</i>	M ^H	SSA
Hirundinidae	<i>Tachycineta meyeri</i> ¹	F	END
	<i>Pygochelidon cyanoleuca</i> ¹	G	SA
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i> ¹	G	PAN
Turdidae	<i>Turdus falcklandii</i> ¹	G	SSA ^{M,P}
Emberizidae	<i>Sicalis luteola</i> ¹	M	SSA
	<i>Diuca diuca</i> ¹	M	SSA
	<i>Phrygilus patagonicus</i> ¹	F	END
	<i>Phrygilus gayi</i>	M	SSA
	<i>Phrygilus fruticeti</i>	M	SSA
	<i>Phrygilus unicolor</i>	M	AND
	<i>Zonotrichia capensis</i> ¹	G	SA
	<i>Curaeus curaeus</i> ¹	F	END
Icteridae	<i>Molothrus bonariensis</i>	G	SSA
	<i>Sturnella loyca</i>	M	SSA
Fringillidae	<i>Carduelis barbata</i> ¹	F	END

Ensamblados de mamíferos

La mayoría de los estudios científicos disponibles sobre los bosques de Chile y sur de Argentina reportan la abundancia relativa de roedores y pequeños marsupiales (cuadro 5.1). En conjunto, esos estudios registran 20 especies de micromamíferos (*i.e.* tamaño corporal < 500 g) de un total de 32 roedores y marsupiales citados en la bibliografía general para el bosque templado (cuadro 5.1). Considerando sólo aquellos ensambles para los cuales existe información sobre la abundancia relativa de las distintas especies, se aplicó un análisis de ordenación de Componentes Principales (PCA, figura 5.3ab; Manly 2005) y se estimó para cada ensamble local la riqueza de especies, diversidad y equidad de Shannon (Maurer y McGill 2011). El PCA realizado sobre esos datos arroja tres ejes que en conjunto dan cuenta de más de la mitad (54 %) de la variación en composición observada. El primero (PC1, 27,8 %) representa un gradiente longitudinal (PC1 vs. longitud: $r = -0,62$) desde los ensambles de micromamíferos del bosque templado hasta aquellos de la estepa (figura 5.3a), coincidente con lo reportado en estudios previos (Meserve *et al.* 1999, Kelt 1996). El segundo eje (PC2, 13,7 %), en cambio, refleja un incremento latitudinal (PC2 vs. latitud: $r = 0,32$) en la abundancia relativa de *Abrothrix olivaceus* ($r = 0,37$), y una disminución en las de *A. longipilis* ($r = -0,48$) y *O. longicaudatus* ($r = -0,32$), esta última en asociación a bosques degradados a menores latitudes (figura 5.3a, Kelt 2000, Iriarte 2008). El tercer eje de variación (PC3, 12,8 %) muestra el incremento en la abundancia relativa de dos especies típicas del ecotono bosque-estepa (*i.e.* *Loxodontomys micropus* y *Chelemys macronyx*; Kelt 1996, Iriarte 2008, Pardiñas *et al.* 2011) en bosques y matorrales caducifolios de ñirre (*i.e.* *Nothofagus antarctica*) y lenga (*i.e.* *N. pumilio*; figura 5.3b). También se destaca la existencia de un gradiente de disturbio (PC4, 9,9 %) que separa ensambles caracterizados por especies típicas de bosques densos y bien conservados (*i.e.* *D. gliroides*, *Ryncholestes raphanurus*, *Abrothrix sanborni*, *G. valdivianus*, *I. tarsalis*), de aquellos en bosques fragmentados y degradados con alta representación de *O. longicaudatus* (figura 5.3c). Dado que el 75 % de los ensambles analizados corresponden al bosque siempre verde de *Nothofagus dombeyi*, *N. betuloides* o *N. nitida*, el análisis de ordenación identifica en mayor medida patrones de variabilidad dentro de este tipo de bosque.

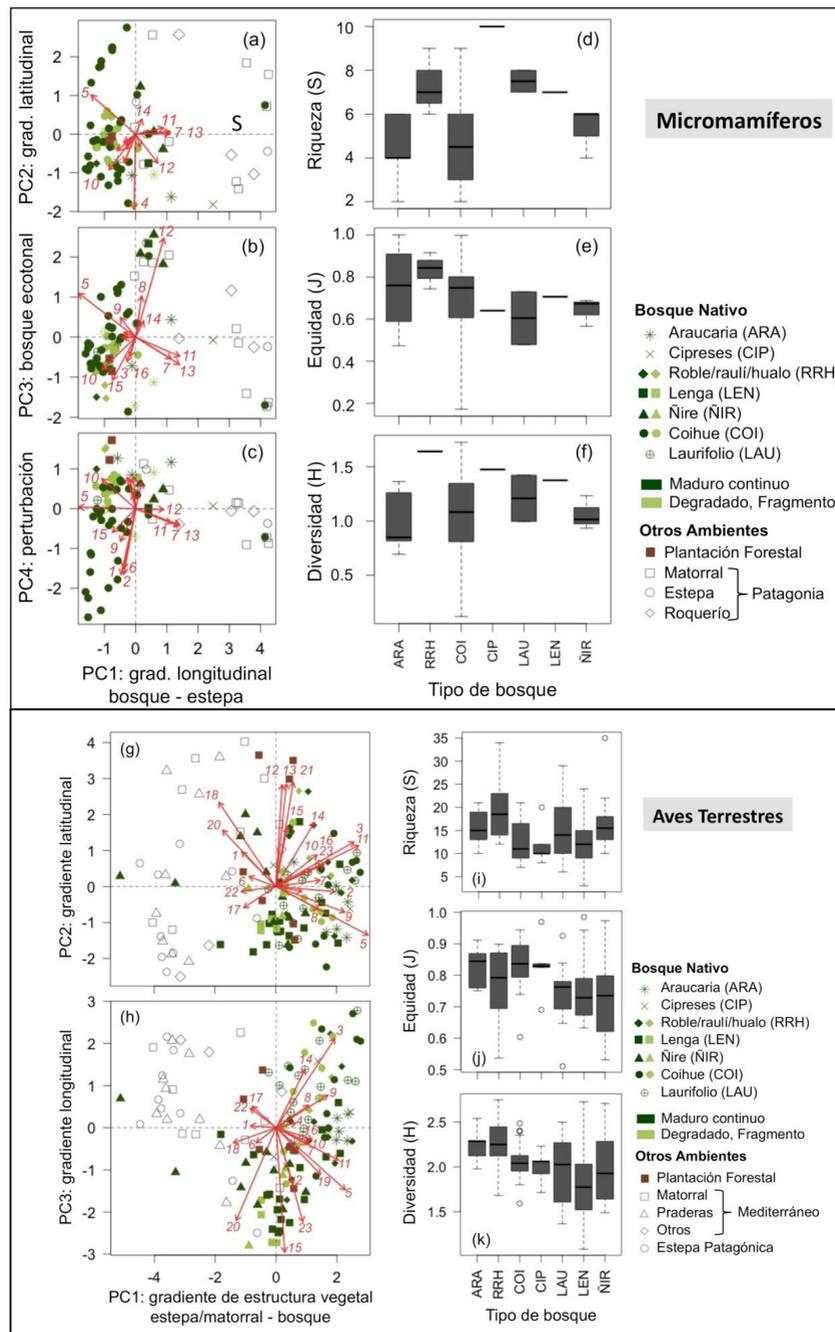


Figura 5.3. Resultados de un análisis de ordenación (PCA) sobre la abundancia relativa de especies de micromamíferos (a-c) y aves terrestres no-rapaces (g-h) (ver cuadros 5.1 y 5.2). En verde se destacan los ensambles de bosque, dándose colores más claros a aquellos en áreas fragmentadas o degradadas (e.g. por pastoreo o incendio), en rojo se muestra el peso relativo de cada especie sobre cada eje principal de variación. Micromamíferos: 1. *D. gliroides*, 2. *R. raphanurus*, 3. *T. elegans*, 4. *A. longipilis*, 5. *A. olivaceus*, 6. *A. sanborni*, 7. *A. xanthorhinus*, 8. *C. macronyx*, 9. *G. valdivianus*, 10. *O. longicaudatus*, 11. *E. morgani*, 12. *L. micropus*, 13. *P. xanthopygus*, 14. *R. auritus*, 15. *I. tarsalis*, 16. *Rattus sp.*, 17. *O. bridgesi*. Aves: 1. *Z. auriculata*, 2. *E. ferrugineus*, 3. *S. sephaniodes*, 4. *C. magellanicus*, 5. *A. spinicauda*, 6. *A. pyrroleuca*, 7. *P. albogularis*, 8. *P. tarnii*, 9. *S. rubecula*, 10. *S. magellanicus*, 11. *E. albiceps*, 12. *A. parulus*, 13. *X. pyrope*, 14. *T. meyeri*, 15. *T. aedon*, 16. *T. falcklandii*, 17. *Anthus spp.*, 18. *D. diuca*, 19. *P. patagonicus*, 20. *Z. capensis*, 21. *C. curaeus*, 22. *S. loyca*, 23. *C. barbata*. Izquierda: valores de riqueza de especies (S), equidad en su distribución de abundancia (J) y diversidad de Shannon (H) para especies de micromamíferos (d-f) y aves terrestres no-rapaces (i-k). Ambos análisis fueron hechos utilizando datos de ensambles locales reportados en la literatura científica.

Los bosques caducifolios de roble/raulí/hualo (*i.e. N. obliqua, N. alpina* o *N. glauca*), de lenga, y laurifolio (*i.e. Aetoxicon punctatum, Drimys winteri* y *Myrceugenia correifolia*) son los más ricos en especies (figura 5.3d), mientras que los de araucaria, roble/raulí/hualo y coihue muestran una distribución de abundancias más equitativa (figura 5.3e). De esta manera, en la mayoría de los casos una alta riqueza viene acompañado de un mayor número de especies raras y una baja equidad, amortiguando los cambios en diversidad (*i.e.* índice de Shannon, figura 5.3f). En todos los casos, los ensambles de micromamíferos están dominados numéricamente por dos o tres especies: usualmente *A. longipilis* acompañado por *A. olivaceus, O. longicaudatus* o *L. micropus*. Los ensambles del bosque de roble/raulí/hualo son la excepción. Estos muestran una riqueza relativamente elevada ($S = 9$) y más de la mitad de las especies con abundancias relativas altas y similares, entre las cuales se destacan yacas (*Thylamys elegans*) y ratas domésticas (*Rattus* sp.).

El elevado número de especies introducidas en los ensambles de mamíferos del bosque templado rivaliza en número con los taxa endémicos (Bonino 1995, Jaksic 1998, Jaksic *et al.* 2002, Vázquez 2002, Iriarte *et al.* 2005, Novillo y Ojeda 2008, Silva y Saavedra 2008, Merino *et al.* 2009). Se identifican un total de 16 especies exóticas (de un total de 15 géneros previamente ausentes en la región) que ocurren en forma silvestre, con distintos grado de penetración en el bosque, representando un 25 % de la mastofauna actual (cuadro 5.1). Su impacto taxonómico resulta aún más marcado si se considera que agregan 6 familias y 2 órdenes nuevos al repertorio regional, incrementando el número de éstos en un 43 % y 29 %, respectivamente (cuadro 5.1). Cerca de la mitad de esas especies exóticas pueden ser consideradas como de ocurrencia marginal (cuadro 5.1), ocupando los bordes de los fragmentos de bosque (*e.g., Lepus europaeus, Oryctolagus cuniculus, Axis axis, Bos taurus* y *Equus ferus caballus*), o habitando en cuerpos de agua, como la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*) y el castor canadiense (*Castor canadensis*). Por el contrario, aunque el gato doméstico (*Felis silvestris catus*) se asocia principalmente a viviendas humanas, se mueve ocasionalmente hacia el bosque (Iriarte 2008, Svensson 2010, Farias, *no publicado*, cuadro 5.1) y muestra una alta penetración en islas del extremo sur de Chile. La mayoría de los mamíferos introducidos que usan los bosques como un hábitat primario o secundario (ver cuadro 5.1), son especies subsidiadas por el hombre (*i.e.* roedores múridos y perro doméstico), o especies sin análogos nativos claros (*i.e.* carnívoros y ungulados). Alrededor del 65 % y 50 % de las especies exóticas introducidas en Chile y Argentina, respectivamente ocurren de forma frecuente o marginal en el bosque templado (Bonino 1995, Jaksic 1998, Jaksic *et al.* 2002, Novillo y Ojeda 2008, Silva y Saavedra 2008, Merino *et al.* 2009). Tal concentración de especies exóticas podría verse favorecida por la baja diversidad del ensamble nativo, y por el hecho que la mayoría de ellas proviene también de otras áreas templadas (Novillo y Ojeda 2008).

Ensamblés de aves

Tal como en los mamíferos, la composición del ensamble de aves no-rapaces terrestres en diferentes tipos de bosque fue analizada mediante PCA ($n = 55$ especies, cuadro 5.2, figura 5.3gh). El primer eje de variación resultante (PC1: 18 % de la varianza) representa un gradiente de estructura vegetal (figura 5.3g). En un extremo se ubican hábitats abiertos (*e.g.* estepa patagónica, matorral mediterráneo), dominados por especies como la diuca (*Diuca diuca*), chincol (*Zonotrichia capensis*), torcaza (*Patagioenas araucana*), loica (*Sturnella loyca*), bailarines chicos (*Anthus* spp.) y canastero de cola larga (*Asthenes pyrrholeuca*). En el otro, se encuentra el bosque templado, con un predominio numérico de especies de bosque como el rayadito, picaflor chico (*Sephanoides sephanioides*), fio-fio (*Elaenia albiceps*), chucao (*Scelorchilus rubecula*) y cachaña (*Enicognathus ferrugineus*). En este contexto, los bosques caducifolios de ñire y lenga se localizaron en tramos intermedios, junto con bosques degradados o fragmentos de distintos tipo y plantaciones forestales, debido a una mayor ocurrencia de especies de hábitats abiertos (figura 5.3g). Los siguientes ejes de variación (PC2: 11 % y PC3: 9,4 %) representan gradientes geográficos. PC2 muestra un decremento latitudinal (PC2 vs. latitud: $r = -0,45$) en la abundancia relativa de cachudito (*Anairetes parulus*), diucón (*Xolmys pyrope*) y tordo (*Curaeus curaeus*) (figura 5.3g). PC3, en cambio, representa un gradiente longitudinal ($r = 0,41$) desde bosques caducifolios de ñire y lenga al este, con mayor representación de generalistas como chercán (*Troglodytes aedon*), jilguero (*Carduelis barbata*), y chincol, hasta bosques laurifolios y siempreverdes de coihue al oeste, con especies de bosque, como picaflor, golondrina chilena (*Tachycineta meyeni*), hued-hued (*Pteroptochos tarnii*) y carpintero negro (*Campephilus magellanicus*) (figura 5.3h). Por lo tanto, la composición de la avifauna del bosque templado varía entre los principales tipos de bosque, y según su estado de conservación y cercanía a hábitats abiertos.

Los distintos tipos de bosque difieren también en la riqueza de la avifauna, siendo los de roble/raulí/hualo y araucaria (*i.e. Araucaria araucana*) los más diversos, con un ensamble rico en especies y una distribución de abundancias más equitativa (figura 5.3ij). El primero de estos se encuentra altamente fragmentado e inmerso en una matriz estructuralmente contrastante de praderas, matorrales y plantaciones de pino (*Pinus spp.*). Estas perturbaciones y su ubicación septentrional con respecto de otros tipos de bosque, favorecen la presencia de especies como perdiz, chirihue (*Sicalis luteola*), diuca y picaflor gigante (*Patagona gigas*). En el extremo contrario, el bosque de lenga muestra los menores niveles de diversidad debido a una baja riqueza (figura 5.3k) y un predominio numérico de una única especie (*i.e.* el rayadito > 30 % de la abundancia total).

Diversidad funcional

En términos funcionales, aves y mamíferos juegan un papel importante como consumidores primarios, secundarios y terciarios, interviniendo en los flujos de materia y energía del ecosistema (Ostfeld y Keesing 2000, Duffy 2002, Sekercioglu *et al.* 2004, Whelan *et al.* 2008). Las especies herbívoras afectan directamente la estructura de la vegetación y los ciclos de nutrientes mediante el consumo de hojas y tallos (McNaughton *et al.* 1988, Ostfeld y Keesing 2000, Sekercioglu *et al.* 2004, Whelan *et al.* 2008). Otras, mediante el consumo de frutos, semillas y néctar, intervienen en la dispersión y polinización de las plantas, afectando también la estructura de la vegetación y los procesos de regeneración y sucesión, así como la transmisión de plantas parásitas (Armesto *et al.* 1987, Whelan *et al.* 2008). Por su parte, las especies carnívoras (incluyendo insectívoras) tienen un efecto indirecto sobre la vegetación al depredar sobre las herbívoras, afectando su abundancia, diversidad y comportamiento (Ostfeld y Keesing 2000, Sekercioglu *et al.* 2004, Ray *et al.* 2005, Casula *et al.* 2006, Farias 2012). Muchas especies llevan un modo de vida semifosorial, o remueven el suelo y la hojarasca en busca de alimento o para la construcción de nidos o madrigueras, constituyendo elementos bioturbadores (Whitford y Kay 1999, Machicote *et al.* 2004, Whelan *et al.* 2008).

A pesar de su diversidad taxonómica relativamente baja (ver más adelante), los ensamblajes de aves y mamíferos de los bosques templados sudamericanos acogen muchos de los gremios presentes en otros biomas similares como áreas templadas del hemisferio norte (Jaksic y Feinsinger 1991, Meserve y Jaksic 1991). En términos funcionales, la avifauna de los bosques templados sudamericanos se encuentra dominada por especies insectívoras (Jaksic y Feinsinger 1991, Rozzi *et al.* 1996). Por el contrario, este gremio se encuentra poco representado entre los mamíferos debido a la ausencia de musarañas (Insectívora: Soricidae) y una menor diversidad de murciélagos (Chiroptera) (Meserve y Jaksic 1991). Esta ausencia de especies insectívoras no logra ser compensada por los roedores cricétidos que consumen cantidades variables de artrópodos (Meserve *et al.* 1988, Meserve y Jaksic 1991). En cambio, los tapaculos, incluyendo al chucao, hued-hued y churrines del sur (*Scytalopus magellanicus*) ya desempeñaban el papel funcional de insectívoros epigeos desde antes de la llegada de los cricétidos al continente (Vuilleumier 1985, Cracraft 1985, Jaksic y Feinsinger 1991). De hecho, el suelo constituye uno de los principales substratos de forrajeo de las aves en estos bosques templados, contrastando con el uso prioritario del dosel observado en Norteamérica (Jaksic y Feinsinger 1991). Algo similar podría ocurrir con los frugívoros y herbívoros que, aunque minoritarios en el ensamble de mamíferos (Meserve y Jaksic 1991), se encuentran bien representados entre las aves (Jaksic y Feinsinger 1991, Rozzi *et al.* 1996).

Al comparar con los ensamblajes norteamericanos, se destaca también la baja contribución de los granívoros, no existiendo en los bosques australes especies análogas a las aves especializadas en la explotación de conos y a las ardillas (Rodentia: Sciuridae) holárticas (Jaksic y Feinsinger 1991, Meserve y Jaksic 1991). En los bosques templados sudamericanos existe una disponibilidad más estable a lo largo del año de frutos carnosos y follaje, y una menor disponibilidad de semillas y nueces que en Norteamérica (Jaksic y Feinsinger 1991). Sin embargo, en los bosques australes existen eventos masivos de semillación del bambú (*Chusquea spp.*) que son aprovechados por una amplia variedad de animales del bosque (Jaksic y Lima 2003). Por último, en los bosques australes también existe una proporción relativamente alta de mamíferos que consumen hongos (Meserve *et al.* 1988, Meserve y Jaksic 1991, Kelt 1996) y de roedores semifosoriales (11 %, *e.g.*, géneros *Chelemys*, *Geoxus*, *Pearsonomys*, *Aconaemys*, Meserve y Jaksic 1991).

El gremio de aves y mamíferos carnívoros (*i.e.* especies que depredan en distinto grado sobre presas vertebradas) se encuentra mejor representado en el bosque templado sudamericano que en su contraparte norteamericana, tanto para aves (*i.e.* 19 especies; cuadro 5.2) como para mamíferos (*i.e.* 10 especies nativas y 3 introducidas del orden carnívora; cuadro 5.1) (Jaksic y Feinsinger 1991, Meserve y Jaksic 1991). En términos

generales, se pueden identificar tres subconjuntos principales bien definidos de acuerdo con el aporte relativo de distintas categorías presa a la dieta (Farias y Jaksic 2011): (a) depredadores de mayor tamaño con un consumo significativo de presas de 1 a 10 kg y/o aportes no despreciables de carroña (*e.g.* el águila, *Geranoaetus melanoleucus*, y el perro, *Canis lupus familiaris*); (b) depredadores con una dieta dominada por mamíferos pequeños (*i.e.* hasta 1 kg; *e.g.* el concón, *Strix rufipes*); y (c) especies con un consumo preferente de aves (*e.g.* el peuquito, *Accipiter chilensis*). A estos se suman diversas especies que realizan un consumo mixto de dos o más de dichas categorías (*e.g.* mamíferos medianos y pequeños: el quique, *Galictis cuja*; aves y mamíferos: el aguilucho de cola rojiza, *Buteo ventralis*, y la güiña, *Leopardus guigna*), con una especialización dietaria distintiva (*e.g.* crustáceos y peces: huillín), o que presentan una dieta omnívora generalista, incorporando artrópodos y materia vegetal (*e.g.* el zorro de Darwin).

Tamaño corporal

La distribución de tamaños corporales (DTC) de los ensambles de mamíferos y aves brinda información sobre el metabolismo y productividad general del ecosistema (Marquet y Cofré 1999, Gehring y Swihart 2003, Sinclair 2003). La DTC para los mamíferos nativos del bosque templado (figura 5.4) muestra una baja contribución de especies de gran tamaño a los niveles tróficos inferiores (*i.e.* herbívoros y omnívoros), sugiriendo que gran parte de la herbivoría en el bosque es realizada por micromamíferos. En tanto, los niveles tróficos superiores (*i.e.* insectívoros y carnívoros) presentan dos modas independientes a ambos extremos de la DTC. Pearson (1983) mencionó que el ensamble de mamíferos en el bosque templado se caracterizaba por una baja representación de especies muy pequeñas (*i.e.* < 25 g) o muy grandes (*i.e.* > 100 g) respecto de lo observado en Norteamérica, donde la DTC sería más uniforme. Para las especies sudamericanas Marquet y Cofré (1999) detectaron una moda inferior asociada a especies descendientes de inmigrantes norteamericanos, y la otra superior correspondiente mayormente a especies de origen sudamericano. Para el caso del ensamble de mamíferos del bosque templado también existe un patrón bimodal (figura 5.4), con una moda entre 10-100 g y otra entre 1-10 kg, similar a lo descrito por Marquet y Cofré (1999). Sin embargo, la hipótesis biogeográfica de dichos autores resulta insuficiente para explicar la DTC de los mamíferos de bosque austral, ya que alrededor del 80 % de las especies descienden de inmigrantes norteamericanos, y aquellas de origen sudamericano muestran más bien tamaños pequeños (*i.e.* < 200 g). Por otro lado, debido a sus tamaños corporales relativamente grandes, las especies herbívoras introducidas afectan la DTC del ensamble de mamíferos, engrosando la segunda moda (cuadro 5.1, figura 5.4). Al contrario, los carnívoros introducidos (*i.e.* el perro, el gato doméstico y el visón, *Neovison vison*) se ajustan dentro del rango de tamaños mostrado por las especies nativas, al igual que los roedores omnívoros (Muridae).

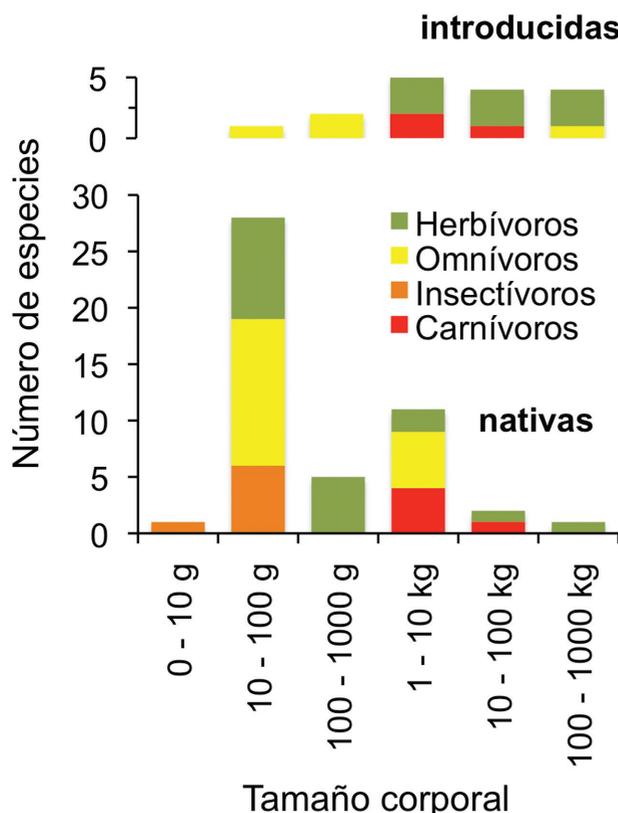


Figura 5.4. Distribución del tamaño corporal de los mamíferos del bosque templado en relación con los principales grupos tróficos. El gráfico de barras principal abajo muestra los valores correspondientes para las especies nativas. Las barras más pequeñas arriba corresponden a las especies introducidas. Adaptado para el bosque templado de Jaksic y Farias (2010).

Animales mutualistas

Los mamíferos y las aves pueden interactuar con las plantas de dos formas: 1) como antagonistas siendo herbívoros, ladrones de néctar o depredadores de semillas, y 2) como mutualistas, siendo polinizadores o dispersores de semillas. A nivel global, son más de 400 especies de mamíferos, repartidas en solo ocho familias, aquellas que incorporan en su dieta principalmente frutos (*i.e.* frugívoros) y bastante menos son aquellas especies de mamíferos que incorporan el néctar de las flores en su dieta (*i.e.* nectarívoras) (Fleming y Sosa 1994). En el caso de las aves, en el mundo se conocen 920 especies que polinizan plantas, siendo los colibríes o picaflors (Apodiformes: Trochilidae) la principal familia de aves nectarívoras de América (Whelan *et al.* 2008). El número de especies de aves frugívoras es mayor que el de aves nectarívoras (Whelan *et al.* 2008).

En el caso de los bosques esclerófilos y templados de Chile se observan sólo dos especies de picaflors (Smith-Ramírez 1993, Armesto *et al.* 1996, Rozzi *et al.* 1996, Fraga *et al.* 1997), mientras que el número de especies aves frugívoras tiende a ser mayor que el de nectarívoras, abarcando cerca de un 20 % del total de especies de aves (Sabag 1993). Pese a la relativamente baja diversidad de aves y mamíferos mutualistas en los bosques esclerófilos (Reid y Armesto 2011a) y templados (Sabag 1993, Willson *et al.* 1996c, Aizen *et al.* 2002, Amico y Aizen 2005) de Chile respecto a los trópicos, un alto porcentaje de especies de plantas (> 50 %) depende de animales mutualistas para polinizar sus flores y dispersar sus semillas, similar a lo observado en plantas de bosques tropicales (Hoffmann *et al.* 1989, Willson *et al.* 1996a, Aizen y Ezcurra 1998, Reid y Armesto 2011a). Una explicación a este patrón es que eventos históricos como la fragmentación de Gondwana, el levantamiento de la cordillera de los Andes y las transiciones glaciares e interglaciares del cuaternario, elevaron las tasas de extinción de la fauna de mutualistas de los bosques templados (Armesto *et al.* 1987, Hinojosa y Villagrán 1997). Además de esto, se ha planteado que las plantas dependientes de animales mutualistas han conservado estos atributos asociados a su origen biogeográfico neotropical y gondwánico, bajo una condición climática distinta a la actual (Hinojosa y Villagrán 1997, Aizen y Ezcurra 1998).

Los polinizadores pueden influir en el éxito reproductivo de las plantas al limitar el porcentaje de flores que darán origen a semillas viables, el tamaño genético efectivo de la población y el área de la vecindad genética de cada planta (Arroyo y Squeo 1990, Gómez 2002, Traveset y Jakobsson 2007, Morales y Traveset 2008). De forma similar, los dispersores de semillas pueden afectar el éxito reproductivo de las plantas de tres formas: 1) al contribuir al escape de las semillas de los depredadores (*i.e.*, granívoros) en las etapas pre- y post-dispersivas, 2) al transportar las semillas hacia sitios que son favorables para la germinación y establecimiento de las plántulas, 3) al transportar las semillas hacia sitios que están lo suficientemente alejados de la planta madre, influyendo en su variabilidad genética espacial (Willson 1992, 1993, Nathan y Muller-Landau 2000, Wenny 2001, Stoner *et al.* 2007, Traveset *et al.* 2007, Whelan *et al.* 2008, Traveset y Rodríguez-Pérez 2008, Forget *et al.* 2011, Traveset *et al.* 2012).

Nectarivoría y polinización

El picaflor chico visita al menos 43 especies de plantas a lo largo de toda su distribución geográfica, siendo el principal responsable de la polinización del 20 % del total de plantas leñosas de los bosques templados de Chile y Argentina y un elevado número de plantas de los bosques esclerófilos (Smith-Ramírez 1993, Armesto *et al.* 1996, Aizen y Ezcurra 1998, Aizen *et al.* 2002, cuadro 5.2). Sin embargo, sólo las plantas con flores adaptadas a su morfología y conducta son polinizadas de forma efectiva por este picaflor (Smith-Ramírez 1993, Willson *et al.* 1996a). El picaflor chico muestra una conducta oportunista y una alta vagilidad, migrando parcialmente desde el sur al centro norte de Chile durante el invierno (Ortiz-Crespo 1986, Smith-Ramírez 1993, Fraga *et al.* 1997). Esta plasticidad puede haberle permitido al picaflor chico invadir de manera exitosa las distantes islas oceánicas del archipiélago de Juan Fernández (Ortiz-Crespo 1986, Aizen y Ezcurra 1998, Hahn *et al.* 2011). Luego de su introducción en este archipiélago, el picaflor chico ha llegado a coexistir y competir por el néctar de varias plantas nativas con el único picaflor endémico de Chile, el picaflor de Juan Fernández (*S. fernandensis*) (Ortiz-Crespo 1986, Anderson *et al.* 2001). En el matorral mediterráneo y en los márgenes del bosque templado se encuentra el picaflor gigante, cuya distribución abarca desde Chile a Ecuador (Ortiz-Crespo 1986). El picaflor gigante se ha observado visitando a 14 especies de plantas, la mayoría de ellas asociadas al matorral y bosque esclerófilo (cuadro 5.3).

Cuadro 5.3. Aves nectarívoras y plantas con las cuales interactúan descritas en Chile. En tipo incluye: P = polinizador, LN = ladrón de néctar, ? = desconocido.

Familia	Especie	Tipo	Planta	*Ref.
PASSERIFORMES				
Tyrannidae	<i>Elaenia albiceps</i> (2 especies)	P	<i>Embothrium coccineum</i> , <i>Fuchsia magellanica</i> .	45, 48
Fringillidae	<i>Carduelis barbatus</i> (1 especie)	?	<i>Embothrium coccineum</i> .	45
Thraupidae	<i>Phrygilus patagonicus</i> (1 especie)	LN	<i>Embothrium coccineum</i> .	45
APODIFORMES				
Trochilidae	<i>Eulidia yarrellii</i> (5 especies)	P	<i>Geoffroea decorticans</i> , <i>Schinus molle</i> . No nativas: <i>Bougainvillea</i> sp., <i>Citrus aurantinas</i> , <i>Medicago sativa</i> .	41
	<i>Oreotrochilus leucopleurus</i> (6 especies)	P	<i>Mimulus luteus</i> , <i>Mutisia</i> sp., <i>Stachys</i> sp., <i>Tropaeolum polyphyllum</i> , <i>Hippeastrum bicolor</i> , <i>Caiophora coronata</i> .	40, 42, 47
	<i>Patagona gigas</i> (14 especies)		<i>Desfontainia spinosa</i> , <i>Eccremocarpus scaber</i> , <i>Echinopsis atacamensis</i> , <i>Fuchsia lycioides</i> , <i>Lapageria rosea</i> , <i>Lobelia tupa</i> , <i>Puya berteroniana</i> , <i>Puya coerulea</i> , <i>Rhaphithamnus spinosus</i> , <i>Sophora macrocarpa</i> , <i>Tristerix corymbosus</i> , <i>Tropaeolum tricolor</i> . No nativas: <i>Datura stramonium</i> , <i>Digitalis purpurea</i> .	37, 39, 43, 44
	<i>Rhodopis vesper</i> (2 especies)	P	<i>Geoffroea decorticans</i> . No nativas: <i>Citrus aurantinas</i> .	41
	<i>Sephanoides sephaniodes</i> (43 especies)	P	<i>Asteranthera ovata</i> , <i>Berberis darwini</i> , <i>Bomarea salsilla</i> , <i>Campsidium valdivianum</i> , <i>Colletia hystrix</i> , <i>Crinodendron hookerianum</i> , <i>Dasyphyllum diacanthoides</i> , <i>Desfontainia spinosa</i> , <i>Eccremocarpus scaber</i> , <i>Embothrium coccineum</i> , <i>Escallonia rosea</i> , <i>Escallonia rubra</i> , <i>Escallonia revoluta</i> , <i>Fascicularia bicolor</i> , <i>Fuchsia magellanica</i> , <i>Greigia sphacelata</i> , <i>Lapageria rosea</i> , <i>Latua pubiflora</i> , <i>Lobelia polyphylla</i> , <i>Lobelia tupa</i> , <i>Mitraria coccinea</i> , <i>Mutisia ilicifolia</i> , <i>Notanthera heterophylla</i> , <i>Philesia magellanica</i> , <i>Porlieria chilensis</i> , <i>Puya berteroniana</i> , <i>Rhaphithamnus spinosus</i> , <i>Rhodophiala advena</i> , <i>Sarmienta repens</i> , <i>Sophora macrocarpa</i> , <i>Sophora microphylla</i> , <i>Teucrium bicolor</i> , <i>Tristerix aphyllus</i> , <i>Tristerix corymbosus</i> , <i>Cuminia eriantha</i> , <i>Dendroseris litoralis</i> , <i>Escallonia callcottiae</i> , <i>Nicotiana cordifolia</i> , <i>Rhaphithamnus venustus</i> . No nativas: <i>Aloe arborescens</i> , <i>Bougainvillea</i> sp., <i>Digitalis purpurea</i> , <i>Eucaliptus globulus</i> .	6, 8, 26, 27, 37, 38, 40, 43, 45, 46, 48, 49, 50
	<i>Sephanoides fernandensis</i> (5 especies)	P	<i>Cuminia eriantha</i> , <i>Dendroseris litoralis</i> , <i>Escallonia callcottiae</i> , <i>Nicotiana cordifolia</i> , <i>Rhaphithamnus venustus</i> .	50

Referencias: (6) Armesto *et al.* (1996), (8) Barros (1934), (37) Belmonte (1999), (38) Fraga *et al.* (1997), (39) González-Gómez y Valdivia (2005), (40) Herrera *et al.* (2004), (41) Lühr (2011), (42) Pohl *et al.* (2006), (26) Rivera-Hutinel (2008), (43) Rivera-Hutinel *et al.* (2010), (27) Saavedra y Simonetti. (2005), (44) Schlumberger y Badano (2005), (45) Smith-Ramírez y Armesto (1998), (46) Smith-Ramírez (1993), (47) Arroyo *et al.* (1983), (48) Traveset *et al.* (1998), (49) Observación personal, (50) Anderson *et al.* (2001).

El picaflor chico tiende a visitar flores de color amarillas, naranjas y rojas, con baja reflectancia en el UV (Smith-Ramirez 1993, Fraga *et al.* 1997, Herrera *et al.* 2004). En cuanto a la forma, las flores más visitadas por picaflores chicos tienden a tener corolas tubulares largas (3.5 a 6.5 cm), un atributo que restringiría el acceso al néctar a visitantes diferentes a los picaflores (*e.g. Mitraria, Desfontainia, Fuchsia, Campsidium* y *Asteranthera*). Los picaflores también enfrentarían una alta variabilidad en el volumen de néctar por flor (Fraga *et al.* 1997). En cuanto a la composición del néctar, todos los picaflores tienden a preferir la sacarosa sobre las hexosas (*e.g.,* glucosa y fructosa), puesto que ellos pueden digerir la sacarosa con una eficiencia de casi 100 % (Lotz y Schöndube 2006). Curiosamente, en los bosques del sur de Chile otras especies de aves paseriformes además de los picaflores, como el fio-fio, el jilguero (*Carduelis barbata*) y el cometocino patagónico (*Phrygilus patagonicus*) consumen el néctar de las flores de *Embothrium coccineum* (Notro) y *Fuchsia magellanica* (Fucsia) (cuadro 5.4), lo que se ve asociado a una mayor proporción de hexosas sobre sacarosa en el néctar de sus flores (Smith-Ramírez y Armesto 1998). En términos funcionales, el fio-fio es un importante polinizador de *E. coccineum* y *F. magellanica* en los bosques de Chile (Smith-Ramírez y Armesto 1998, Traveset *et al.* 1998). Sin embargo, en los bosques templados del lado Argentino este tiránido no ha sido observado visitando flores de *E. coccineum*, lo cual podría responder a diferencias en la composición de azúcares en el néctar floral de este árbol entre ambas vertientes de los Andes (Aizen *et al.* 2002). El cometocino patagónico actúa como ladrón de néctar al menos en *F. magellanica* (Traveset *et al.* 1998) y se desconoce si el jilguero actúa como polinizador o como ladrón de néctar de *E. coccineum* (Smith-Ramírez y Armesto 1998).

Frugivoría y dispersión de semillas

Al igual que en el caso de las plantas ornitófilas y sus polinizadores, en los bosques templados y esclerófilos de Chile existe un evidente desbalance entre el número de especies de plantas con frutos carnosos dispersados por animales y el número de especies animales que dispersan estos frutos (Armesto *et al.* 1987, Armesto y Rozzi 1989, Hoffmann *et al.* 1989, Willson 1991, Reid y Armesto 2011a) (cuadro 5.4).

Cuadro 5.4. Lista de aves frugívoras y especies de plantas con las cuales interactúan en la zona mediterránea y templada de Chile. En tipo se indica la legitimidad del dispersor: DS = dispersor de semillas, CP = consumidor de pulpa, G = granívoro, ? = condición desconocida.

Especie	Tipo	Bosque esclerófilo		Bosque templado	
		Planta	*Ref.	Planta	*Ref.
<i>Zonotrichia capensis</i>	G	<i>Cestrum parqui, Schinus polygamus.</i>	23, 24	<i>Nertera granadensis, Relbunium hypocarpium</i>	5, 27
<i>Sicalis luteola</i>	G			<i>Drimys winteri</i>	5, 27
<i>Phytotoma rara</i>	DS?	<i>Lithrea caustica</i>	23	<i>Luma apiculata</i>	29
<i>Curaeus curaeus</i>	CP, DS?	<i>Aristotelia chilensis, Tristerix corymbosus.</i>	23	<i>Luma apiculata, Nertera granadensis, Persea lingue.</i>	28, 29, 33
<i>Anairetes parulus</i>	DS?	<i>Maytenus boaria</i>	23		
<i>Colorhamphus parvirostris</i>	DS?	<i>Maytenus boaria</i>	23, 24		
<i>Elaenia albiceps</i>	DS	<i>Aristotelia chilensis, Azara dentata, Cestrum parqui, Lithrea caustica, Maytenus boaria, Schinus molle, Schinus polygamus, Tristerix corymbosus.</i>	4, 14, 23,2 4	<i>Amomyrtus luma, Aristotelia chilensis, Azara microphylla, Berberis buxifolia, Berberis darwini, Drimys winteri, Fuchsia magellanica, Gaultheria phillyreifolia, Luma apiculata, Maytenus boaria, Myrceugenia ovata, Nertera granadensis, Ovidia pillo-pillo, Pernettya mucronata, Podocarpus nubigena, Relbunium hypocarpium, Ribes magellanicum, Schinus patagonicus</i>	2, 5, 6, 14, 27, 28, 35

AVES Y MAMÍFEROS DE BOSQUE

<i>Xolmis pyrope</i>	DS	<i>Cryptocaria alba, Maytenus boaria.</i>	9, 23, 24	<i>Drimys winteri, Persea lingue</i>	5, 6, 27, 28, 33
<i>Turdus falcklandii</i>	DS	<i>Aristotelia chilensis, Azara dentata, Cestrum parqui, Cryptocaria alba, Lithrea caustica, Maytenus boaria, Muehlenbeckia hastulata, Schinus molle, Schinus polygamus, Tristerix corymbosus.</i>	4, 5, 9, 14, 23, 24	<i>Aextoxicon punctatum, Amomyrtus luma, Aristotelia chilensis, Azara microphylla, Berberis buxifolia, Berberis darwini, Drimys winteri, Luma apiculata, Maytenus boaria, Ovidia pillo-pillo, Podocarpus nubigena, Persea lingue</i>	2, 5, 6, 7, 14, 27, 28, 29, 33
<i>Mimus thenca</i>	DS	<i>Aristotelia chilensis, Cestrum parqui, Cryptocaria alba, Echinopsis chilensis, Lithrea caustica, Schinus molle, Schinus polygamus, Tristerix aphyllus, Tristerix corymbosus</i>	4, 8, 9, 20, 23, 24, 26, 31		5, 27 5, 6, 12, 27
<i>Pteroptochos tarnii</i>	DS?			<i>Amomyrtus luma, Luma apiculata</i>	5, 27,
<i>Scelorchilus rubecula</i>	DS?			<i>Amomyrtus luma, Aristotelia chilensis, Drimys winteri, Luma apiculata, Mirteola numularia, Ovidia pillo-pillo, Pernettya mucronata, Raphithamnus spinosus.</i>	5, 6, 12 27
<i>Colaptes pitius</i>	DS?	<i>Schinus polygamus</i>	23, 24	<i>Amomyrtus luma, Drimys winteri, Luma apiculata.</i>	5, 27, 28, 29
<i>Patagioenas araucana</i>	G	<i>Aristotelia chilensis, Cryptocaria alba</i>	9, 23	<i>Amomyrtus luma, Drimys winteri, Aextoxicon punctatum, Persea lingue.</i>	5, 27 29, 33

*Referencias: ver Tabla 3

Cuadro 5.5. Lista de animales frugívoros no voladores de la zona mediterránea y templada de Chile. En tipo se indica la legitimidad del dispersor: DS = dispersor de semillas, DSS = dispersor secundario de semillas, CP = consumidor de pulpa, G = granívoro, ? = condición desconocida.

Especie	Tipo	Bosque esclerófilo		Bosque templado lluvioso	
		Planta	*Ref.	Planta	*Ref.
<i>Lycalopex culpaeus</i>	DS	<i>Aristotelia chilensis, Cryptocaria alba, Echinopsis chilensis, Lithrea caustica, Muehlenbeckia hastulata, Peumus boldus, Porlieria chilensis, Schinus latifolius, Schinus molle, Schinus polygamus</i>	5, 10, 11, 15, 19, 23, 30	<i>Amomyrtus luma, Aristotelia chilensis</i>	5, 15
<i>Lycalopex griseus</i>	DS	<i>Aristotelia chilensis, Cryptocaria alba, Lithrea caustica, Muehlenbeckia hastulata, Peumus boldus, Schinus latifolius</i>	5, 15, 19, 23, 36	<i>Aextoxicon punctatum, Amomyrtus luma, Aristotelia chilensis, Berberis buxifolia, Rubus ulmifolius.</i>	5, 15, 16, 36
<i>Lycalopex fulvipes</i>	DS			<i>Amomyrtus luma, Berberis buxifolia, Drimys winteri, Fascicularia bicolor, Greigia sphacelata, Myceugenia planipes, Nertera granadensis, Ovidia pillo-pillo, Pernettya mucronata, Ugni molinae</i>	5, 6, 13, 17, 18
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	DS	<i>Lithrea caustica</i>	23, 51		

<i>Abrothrix olivaceus</i>	DSS	<i>Azara lanceolata, Fuchsia magellanica, Myrceugenia gayana, Pernettya mucronata, Weinmannia trichosperma</i>	21
<i>Loxodontomys micropus</i>	DS?	<i>Azara lanceolata, Fuchsia magellanica, Myrceugenia gayana, Weinmannia trichosperma.</i>	21
<i>Irenomys tarsalis</i>	DS?	<i>Luzuriaga radicans, Maytenus boaria, Philesia magellanica, Weinmannia trichosperma.</i>	21
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	DSS	<i>Azara lanceolata, Caldcluvia paniculata, Drimys winteri, Fuchsia magellanica, Myrceugenia gayana, Pernettya mucronata, Weinmannia trichosperma.</i>	21
<i>Dromiciops gliroides</i>	DS	<i>Aextoxicon punctatum, Amomyrtus luma, Aristotelia chilensis, Asteranthera ovata, Azara microphylla, Cissus striata, Desfontainia spinosa, Drimys winteri, Fuchsia magellanica, Lapageria rosea, Luma apiculata, Luzuriaga radicans, Mitraria coccinea, Myrceugenia ovata, Pernettya mucronata, Raphithamnus spinosus, Ribes magellanicum, Tristerix corymbosus, Ugni molinae</i>	1, 2, 3, 5, 22, 27
<i>Pudu puda</i>	DS?	<i>Fuchsia magellanica, Gevuina avellana</i>	5, 25, 27
<i>Liolaemus pictus</i>	DS	<i>Galium hypocarpium, Gaultheria phillyreifolia, Nertera granadensis, Relbunium hypocarpium</i>	32, 34

Referencias: (1) Amico y Aizen 2000, (2) Amico y Aizen 2005, (3) Amico *et al.* 2009, (4) Amico *et al.* 2011, (5) Armesto *et al.* 1987, (6) Armesto *et al.* 1996, (7) Armesto *et al.* 2001, (8) Barros 1934, (9) Bustamante *et al.* 1996, (10) Bustamante *et al.* 1992, (11) Castro *et al.* 1994, (12) Correa *et al.* 1990, (13) Elgueta *et al.* 2007, (14) García *et al.* 2010, (15) Jaksic *et al.* 1980, (16) Jaksic *et al.* 1983, (17) Jiménez 2007, (18) León-Lobos y Kalin-Arroyo 1994, (19) Medel *et al.* 2004, (20) Meserve *et al.* 1988, (21) Mora y Soto-Gamboa 2011, (22) Reid y Armesto 2011a, (23) Reid y Armesto 2011b, (24) Reyes *et al.* 2004, (25) Rivera-Hutinel 2008, (26) Saavedra *et al.* 2005, (27) Sabag 1993, (28) Salvande *et al.* 2011, (29) Silva 2001, (30) Soto-Gamboa y Bozinovic 2002, (31) Vergara *et al.* 2010c (32), Vidal 2007, (33) Wilson *et al.* 1996a, (34) Willson *et al.* 1996b, (35) Zuñiga *et al.* 2009, (36) Castro *et al.* 2008.

Muchos frutos de los bosques templados son de color oscuro y podrían emitir radiación UV, lo cual facilitaría la localización de frutos azules, violetas y negros por los animales frugívoros, especialmente aves, al interior de los bosques (Armesto *et al.* 1987, Burkhardt 1982, Siitari *et al.* 1999, Mullen y Pohland 2008). Por otro lado, los frutos verdes no serían fácilmente detectados por las aves (Willson *et al.* 1990). Estos frutos pueden ser encontrados por especies con hábitos nocturnos como el monito del monte, el cual utilizaría otros sentidos distintos a la vista para localizar los frutos de los cuales se alimenta (Amico *et al.* 2011). La composición de los azúcares presentes en los frutos también influiría en su consumo por los animales. En muchas plantas chilenas con frutos carnosos, la pulpa está compuesta por agua y cerca de un 20 % de azúcares, principalmente hexosas (Baker *et al.* 1998). Algunas aves frugívoras como aquellas pertenecientes a las familias Turdidae y los Mimidae tendrían una incapacidad fisiológica para asimilar la sacarosa (cuadro 5.4). Los tiránidos poseen un 50 % de eficiencia de asimilación de sacarosa y los Ictéridos, entre un 50 % y 97 %. Para los Rhyncoptidae, Piscidae, Columbidae, Emberizidae y Cotingidae su eficiencia de asimilación es desconocida (ver Lotz y Schondube 2006). Al contrario de la sacarosa, la asimilación de las hexosas en el intestino de las aves y mamíferos no requiere de enzimas específicas para su hidrólisis, siendo absorbidas en el intestino por diferentes transportadores. Una diferente proporción de estos transportadores podría generar preferencias por una hexosa sobre otra (Lotz y Schondube 2006). Los animales frugívoros también pueden

enfrentar una estacionalidad en la composición química de los nutrientes presentes en la pulpa de los frutos, lo cual puede ocurrir dentro de una misma especie de planta (e.g. *Aextoxicom punctatum*, ver Vásquez 2007) o entre especies de plantas que fructifican en distintas estaciones del año (Herrera 1983, 1987). En Chile, las plantas de la zona mediterránea y templada fructifican principalmente en el verano, aunque hay un reducido número de especies que presentan frutos en otoño y principios de invierno (Smith-Ramírez y Armesto 1994, Jaksic 2001).

Algunos animales de bosque que consumen frutos no actúan como “legítimos” dispersores de semillas, tal como los consumidores de pulpa y depredadores de semillas (cuadros 5.3 y 5.5). En este sentido, la “eficacia” de un animal como dispersor de semillas está dada por varios componentes secuenciales en el tiempo, incluyendo la cantidad de frutos o semillas comidas, la distancia dispersada, la calidad del sitio donde son depositadas las semillas y el tratamiento digestivo recibido por las semillas desde que son consumidas hasta que son dispersadas (e.g., Traveset *et al.* 2007). Debido a su eficiencia en la dispersión de semillas, las aves tendrían una importante contribución en la restauración pasiva (natural) de los bosques mediterráneos y templados del sur de Sudamérica, como lo sugieren diversos estudios (Armesto y Fuentes 1988, Armesto y Rozzi 1989, Sabag 1993, Armesto *et al.* 1996, Armesto *et al.* 2001, Amico y Aizen 2005, García *et al.* 2010, Vergara *et al.* 2010c). Sin embargo, muchas especies de aves de estos bosques son frugívoros no estrictos (cuadro 5.4), consumiendo ocasionalmente frutos en aquellas estaciones del año donde estos abundan (Rozzi *et al.* 1996, Willson *et al.* 1996c). Los principales dispersores de semillas del bosque de zonas mediterráneas y templadas son el fio-fio (migrador invernal) y el zorzal (*Turdus falcklandii*) (residente) (Sabag 1993, Willson *et al.* 1996c, Amico y Aizen 2005, Reid y Armesto 2011a). Otras especies de aves importantes por el número de especies de plantas con que interactúan son la tenca (*Mimus thenca*), en el caso del bosque esclerófilo. En los bosques templados el chucao consume los frutos caídos en el piso del bosque (cuadro 5.4, Correa *et al.* 1990). Otras especies de aves, pertenecientes a varias familias, son también consumidores ocasionales de frutos pero no necesariamente son dispersores de semillas. Este es el caso del chincol y chiriñue (ambos emberizidos) y de la torcaza (columbido), quienes, luego de ingerir los frutos trituran las semillas en sus mollejas usando para ello gastrolitos (piedras). Por otro lado, el tordo actuaría como consumidor de la pulpa de frutos como los de los lingues (*Persea lingue*), dispersando ocasionalmente las semillas (Vergara *et al.* 2010c, cuadro 5.4).

Algunas especies de micromamíferos chilenos consumen frutos de plantas dependiendo de la disponibilidad de otros ítems tróficos a lo largo del año (Meserve *et al.* 1988). Entre estas especies están *A. olivaceus*, *L. micropus*, *I. tarsalis* y *O. longicaudatus*, aunque lo más probable es que ellas actúen como granívoras, lo cual merece ser investigado (Meserve *et al.* 1988, cuadro 5.5). Si bien Meserve *et al.* (1988), no encontraron semillas o restos de frutos en estómagos del monito del monte, este marsupial ha mostrado ser un importante dispersor de semillas del muérdago (*Tristerix corymbosus*) y de varias otras especies de plantas leñosas de los bosques templados (Amico *et al.* 2009, Mora y Soto-Gamboa 2011). Otro marsupial que podría actuar como dispersor de semillas es la yaca, que consumiría frutos y semillas ocasionalmente (ver Sabat *et al.* 1993). La yaca dispone de la capacidad para hidrolizar azúcares disacáridos (sacarosa y maltosa) de los frutos (Sabat *et al.* 1993) mientras que la actividad de sacarosa en su organismo se duplica en verano con respecto al invierno (Sabat y Bozinovic 1994), coincidiendo con el período de una mayor disponibilidad de frutos en la zona mediterránea (Jaksic 2001). Por este motivo, es posible que la yaca funcione como especie clave en la dispersión de las semillas del pequeño número de especies de plantas cuyos frutos poseen un alto contenido de sacarosa (Baker *et al.* 1998). Algunas especies de roedores, como *A. olivaceus*, *A. longipilis* y *O. longicaudatus* también podrían actuar como dispersores secundarios de semillas en el bosque templado al almacenar semillas o frutos caídos dentro de sus madrigueras (Vásquez 2007), tal como ocurre en bosques tropicales y templados del hemisferio norte (Stoner *et al.* 2007).

Las tres especies de zorros nativos de Chile (*Lycalopex culpaeus*, *L. griseus* y *L. fulvipes*) consumen frutos habitualmente, actuando como potenciales dispersores de semillas (Jaksic *et al.* 1980, Jiménez 2007, Elgueta *et al.* 2007, Zúñiga *et al.* 2008). Sin embargo, la legitimidad de los zorros como dispersores se ha demostrado sólo en algunas especies de plantas (Bustamante *et al.* 1992, Castro *et al.* 1994, León-Lobos y Kalin-Arroyo 1994, Silva 2001), una condición que sería dependiente de las condiciones climáticas y la oferta de otros recursos alimenticios (Castro *et al.* 1994, Silva 2001). Entre los ungulados de bosque, el pudú (*Pudu pudu*) podría también consumir frutos (Reyes *et al.* 2004). En comparación a las aves, tanto los zorros como los pudúes podrían dispersar las semillas sobre grandes distancias al tener mayores ámbitos de hogar y mayores tiempos de tránsito de las semillas que las aves (Stoner *et al.* 2007). Por ejemplo, el zorro de Darwin podría dispersar las semillas de *Greigia sphacelata* a más de 650 metros de la planta madre (Jiménez 2007).

BIOGEOGRAFÍA

Patrones geográficos de endemismo y riqueza

Los ensambles de mamíferos y aves de los bosques de Chile y sur de Argentina están compuestos por especies que colonizaron los bosques desde otras zonas biogeográficas, como también por aquellas que se originaron en estos bosques (*e.g.* Vuilleumier 1972, 1985, Lessa *et al.* 2010, Pardiñas *et al.* 2011). Esta fauna se caracteriza por incluir un gran número de especies endémicas, especialmente en el caso de los mamíferos (*i.e.*, 43 % de las especies de mamíferos son endémicas versus un 35 % de las aves). Algunos de los géneros de mamíferos con distribuciones restringidas son: *Ryncholestes*, *Dromiciops*, *Pearsonomys*, *Aconaemys* y *Pudu*, mientras que en el grupo de las aves se reconocen los géneros *Eugralla*, *Patagioenas* y *Enicognathus*. También existen géneros que incluyen especies ampliamente distribuidas y especies propias de los bosques de Chile (cuadros 5.1 y 5.2). En mamíferos este es el caso de los géneros *Abrothix*, *Lycalopex* y *Leopardus*, mientras que para las aves se pueden reconocer los géneros *Strix* y *Buteo*.

La sobreposición de los rangos geográficos de las especies da origen de dos patrones biogeográficos: 1) el número de rangos que se sobreponen en una zona o “riqueza regional”, la cual describe donde existen centros de biodiversidad, y 2) el número de rangos de especies endémicas que se sobreponen en una zona, donde los valores altos representan centros de endemismo (Cofré *et al.* 2007b, Lomolino *et al.* 2010, Vidal y Díaz-Páez 2012). La riqueza de especies de animales y plantas que habitan los bosques de Chile, con la excepción de las hepáticas y musgos, presentaría una relación no lineal con la latitud (entre los 30° y los 55° S), registrándose el mayor número de especies entre los 33° y los 40° de latitud Sur aproximadamente. Este patrón se ha confirmado tanto para aves terrestres (Cofré 2004, Meynard *et al.* 2004, Vilina y Cofré 2008), como para mamíferos (Cofré *et al.* 2007b, Samaniego y Marquet 2009 figura 5.5).

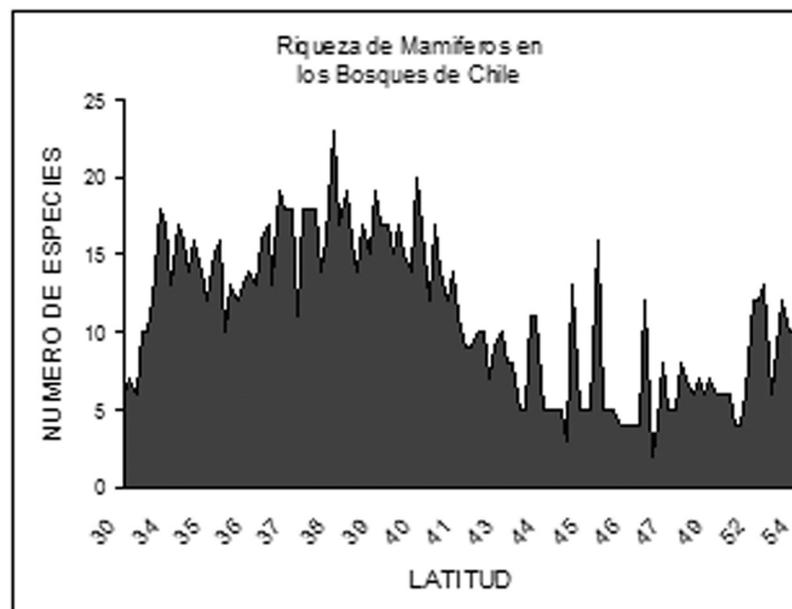


Figura 5.5. Patrón latitudinal de la riqueza de especies de mamíferos que habitan los bosques de Chile (Samaniego, datos no publicados).

A escala geográfica, los centros de endemismo tienden a ocurrir muy cercanos a los centros de biodiversidad, (Cofré *et al.* 2007b). Para los mamíferos de los bosques de Chile existen dos centros de biodiversidad uno coincidente con la zona de mayor riqueza, entre los 38° y 39° de latitud, y otro en el extremo austral, asociado a la presencia de algunas especies insulares (Cofré *et al.* 2007b) (figura 5.6). En el caso de las aves terrestres no rapaces, los centros de biodiversidad también poseen un número importante de especies endémicas (figura 5.6). Este patrón es consistente con el llamado “efecto Rapoport” (Stevens 1989, Ruggiero y Wrenkraud 2007), el cual predice una relación negativa entre la riqueza local y el rango latitudinal promedio de las especies que existen en dicha localidad o zona geográfica. Si bien el efecto de Rapoport propone que

la mayor riqueza del trópico se explicaría por una concentración de especies con amplitud de nicho estrecha (Stevens 1989), este mecanismo no ha sido apoyado para los ensamblajes de aves de los bosques de Chile, para los cuales existe una acumulación de especies exhibiendo reducidos rangos geográficos entre los 35° y los 40° de latitud (Cofré *et al.* 2003, Cofré 2004).

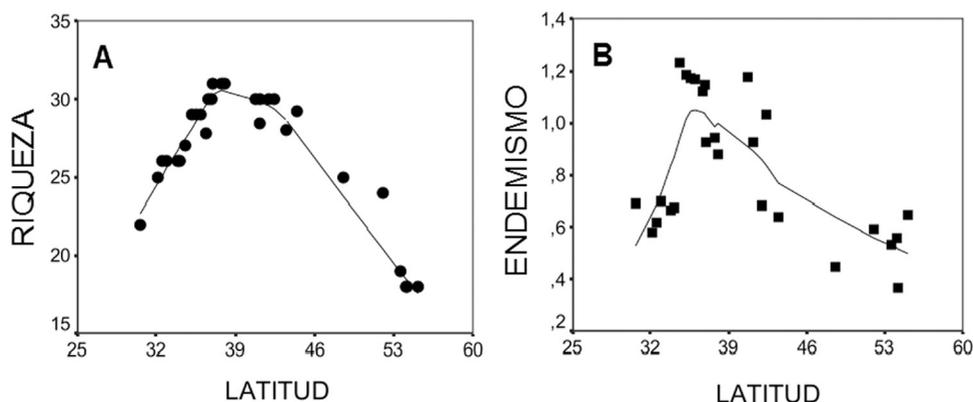


Figura 5.6. Patrón latitudinal de la riqueza de especies y el grado de endemismo de aves terrestres no rapaces presentes en 26 bosques de Chile (Tomado de Cofré 2004). El grado de endemismo fue estimado usando un índice de endemismo (E) el cual se calcula como $E = \sum_{i=1}^S 1/R_i$, donde R_i es la extensión latitudinal del rango geográfico de la especie i para un total S de especies presentes en una localidad.

Explicaciones ambientales e históricas para la Diversidad y el Endemismo

Tanto factores ecológicos como históricos explican los patrones de distribución de mamíferos y aves en los bosques de Chile (*e.g.* Meynard *et al.* 2004, Cofré *et al.* 2007b, Samaniego y Marquet 2009, Pardiñas *et al.* 2011). La riqueza de micromamíferos de bosque responde a factores ecológicos asociados con la disponibilidad de energía, como niveles altos de NDVI y una mayor temperatura media anual (Cofré *et al.* 2007b), tal como ocurre para la totalidad de los mamíferos de América del Sur, (Tognelli y Kelt 2004) y Chile (Samaniego y Marquet 2009). De hecho, el índice normalizado de vegetación (NDVI) es la variable que mejor explica el patrón no lineal de mayor biodiversidad entre los 33° y 40° de latitud sur (Cofré 2004, Cofré *et al.* 2003, 2007b, Samaniego y Marquet 2009 cuadro 5.6). Similarmente, el patrón de riqueza de las aves terrestres no rapaces de bosque se correlaciona positivamente con la productividad (NDVI y precipitaciones anuales), existiendo además una relación no lineal entre la riqueza y la temperatura media anual, con una mayor diversidad de especies a temperaturas intermedias (véase también Cofré *et al.* 2003, Cofré 2004, cuadro 5.6). Por otra parte, la riqueza de aves rapaces al sur de los 28° es mayormente explicada por la temperatura, la diversidad de la vegetación y la productividad (Meynard *et al.* 2004). Estos resultados, sugieren que la energía disponible, más que la heterogeneidad ambiental y la amplitud térmica, sería la variable ambiental más importante en explicar los patrones de diversidad de las aves y mamíferos de los bosques de Chile a nivel geográfico (Cofré *et al.* 2003, 2007b, Cofré 2004, Meynard *et al.* 2004).

Los procesos históricos de aislamiento y reconexión de la biota entre zonas biogeográficas, así como la continuidad y discontinuidad espacial de los bosques a través de la historia geológica, también podrían influenciar los patrones de biodiversidad (Vuilleumier 1985, Cofré *et al.* 2003, 2007b, Cofré 2004, Samaniego y Marquet 2009). La presencia de refugios pleistocénicos, que funcionaron como centros de diversificación, y la contribución de las glaciaciones a la extinción de especies en regiones templadas, serían importantes factores que han determinado la riqueza de especies de aves y mamíferos en ambos hemisferios (*e.g.* Vuilleumier 1972, Mönkkönen y Viro 1997, Hawkins y Porter 2003). Los sitios cubiertos por el último máximo glacial presentan menos especies de aves terrestres no rapaces (Cofré 2004) y micromamíferos (Cofré *et al.* 2007b) que aquellos que no fueron alcanzados por los hielos (Samaniego y Marquet 2009). Sin embargo, el hecho de que zonas antiguamente glaciadas sean también aquellas que hoy en día presentan la menor energía disponible, hace difícil separar los efectos históricos de los ecológicos.

Por otra parte, el patrón de endemismo para aves y mamíferos de los bosques de Chile es explicado por la historia glacial, la energía y la heterogeneidad altitudinal de los sitios (Cofré 2004, Cofré *et al.* 2007b, cuadro

5.6, figura 5.6). El endemismo de micromamíferos disminuye hacia el sur debido a la sobre-representación de especies con amplios rangos como *A. longipilis*, *A. olivaceus*, *E. chinchilloides* o *P. xanthopygus* (Murúa 1996). El pico de endemismo en la parte inferior del gradiente latitudinal, se debería a la presencia de especies con distribuciones restringidas (e.g., *A. lanosus*, *A. hershkovitzi* y *O. magellanicus*). Estos picos de endemismo probablemente resultan de diversificaciones ocurridas después de la colonización de taxones ancestrales provenientes de las zonas más septentrionales, cuando los campos de hielo del Pleistoceno comenzaron su retiro (e.g. Smith *et al.* 2001). Sin embargo, algunos estudios filogeográficos han propuesto el origen de algunas subespecies de *A. olivaceus* (e.g. *A. o. markhami*) por diversificaciones anteriores al Pleistoceno (Lessa *et al.* 2010, Pardiñas *et al.* 2011). Por otra parte, la heterogeneidad topográfica afecta positivamente el grado de endemismo, probablemente porque topografías variables promovieron el aislamiento y diferenciación entre poblaciones (Cofré *et al.* 2007b). En cuanto a las aves de bosque, se ha mostrado que el grado de endemismo se correlaciona positivamente con el NDVI y negativamente con la presencia de glaciación (cuadro 5.6). Es probable que las especies con menores rangos, y posiblemente menor capacidad de dispersión, no logran colonizar los sitios disponibles una vez que los hielos se retiraron. Según Vuilleumier (1972), las glaciaciones del Cuaternario redujeron las distribuciones de especies animales al sur de los 45° S, lo que coincide en parte con la ausencia de especies endémicas a esas latitudes, tales como el churrín de la mocha (*Eugralla paradoxa*), el choroy (*Enicognathus leptorhynchus*), la torcaza, el hued-hued, y chuaco. Al mismo tiempo, los sitios de mayor endemismo y riqueza se encuentran en las cercanías de algunos refugios de bosque templado, como la cordillera de Nahuelbuta (Villagrán *et al.* 1996), donde pueden haber persistido algunas de las especies propias del bosque templado como los rinocryptidos, furnaridos y psitacidos.

Cuadro 5.6. Coeficientes de regresión de variables ambientales e históricas que explican la riqueza y el endemismo de aves y mamíferos en los bosques de Chile. Tomado de Cofré *et al.* (2007b) y Cofré *et al.* (en prep.).

Variable predictora	Micromamíferos		Aves terrestres no rapaces	
	Riqueza	Endemismo	Riqueza	Endemismo
Temperatura	1.31	-	2.95	0.10
NDVI	0.17	-		0.16
Precipitaciones	-	-	2.63	-
Elevación	-	-0.01	-	-
Glaciación	-	-0.14	-	-
R ²	0.52	0.36	0.72	0.32

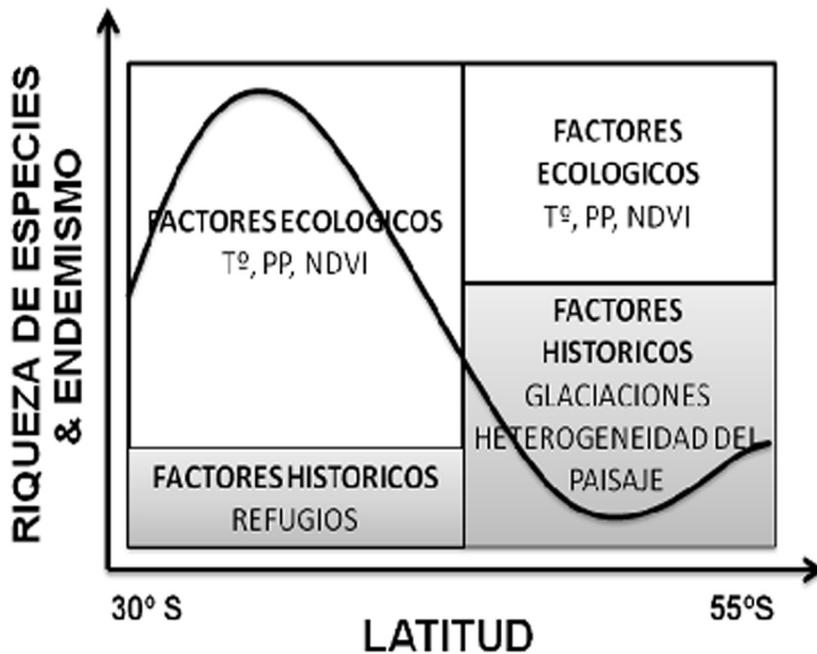


Figura 5.6. Modelo teórico que explica el gradiente latitudinal de diversidad de especies en Chile (Modificado de Samaniego y Marquet 2009).

BIBLIOGRAFÍA

- Aizen M, 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(2): 217-236.
- Aizen MA, DP Vázquez, C Smith-Ramírez. 2002. Historia natural y conservación de Mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural* 75(1): 79-97.
- Altamirano TA, JT Ibarra, F Hernández, I Rojas, J Laker, C Bonacic. 2012. Hábitos de nidificación de las aves del bosque templado andino de Chile. Santiago, Chile. Fondo de Protección Ambiental, Ministerio del Medio Ambiente. Serie Fauna Australis, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile. 113 p.
- Amico GC, MA Aizen. 2000. Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature* 408(6815): 929-930.
- Amico GC, MA Aizen. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral* 15(1): 89-100.
- Amico GC, MA Rodríguez-Cabal, MA Aizen. 2009. The potential key seed-dispersing role of the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides*. *Acta Oecologica* 35(1): 8-13.
- Amico GC, MA Rodríguez-Cabal, MA Aizen. 2011. Geographic variation in fruit colour associated with contrasting seed disperser assemblages in a South-Andean mistletoe. *Ecography* 34(2): 318-326.
- Anderson G, G Bernardello, TF Stuessy, DJ Crawford. 2001. Breeding system and pollination of selected plants endemic to Juan Fernández islands. *American Journal of Botany* 88(2): 220-233.
- Armesto JJ, ER Fuentes. 1988. Tree species regeneration in tree-fall gaps in a mid-elevation temperate rain forest in southern Chile. *Vegetatio* 74(2-3): 151-159.
- 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. *Journal of Biogeography* 16(3): 219-226.
- Armesto JJ, R Rozzi, P Miranda, C Sabag. 1987. Plant/frugivore interactions in South American temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural* 60(2):321-336.
- Armesto JJ, C Smith-Ramírez, C Sabag. 1996. The importance of bird-plant mutualism in Chilean temperate rain forests. In Lawford R, PB Alaback, E Fuentes eds. High Latitude Rainforests and Associated Ecosystems of the West Coast of the Americas. Climate, Hydrology, Ecology, and Conservation. Berlin, Alemania. Springer. p. 248-265.
- Armesto JJ, I Díaz, C Pápic, MF Willson. 2001. Seed rain of fleshy and dry propagules in different habitats in the temperate rainforests of Chiloé Island, Chile. *Austral Ecology* 26(4): 311-320.
- Arroyo MTK, FA Squeo. 1990. Relationship between plant breeding systems and pollination. In Kawano S eds. Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants. London, England. Academic Press. p. 205-224.
- Arroyo MTK, JJ Armesto, R Primack. 1983. Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamérica. *Revista Chilena de Historia Natural* 56(2): 159-180.
- Baker HG, I Baker, SA Hodges. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30(4): 559-586.
- Barros R. 1934. Una excursión ornitológica a las cordilleras del estero Peuco. *Revista Chilena de Historia Natural* 38(1): 134-141.
- Belmonte E. 1999. Patrón de Visita de *Bombus dahlbomii* (Apidae): Un Abejorro que liba en *Ecremocarpus scaber* (Bignoniaceae) en Chile Central. *Idesia* 17(1): 73-77.
- Bibby CJ, ND Burgess, DA Hill. 1992. Bird Census Techniques. San Diego, California. Academic Press. 302 p.
- Blondel J, F Vuilleumier, I Marcus, E Teroduanne. 1984. Is there ecomorphological convergence among bird communities of Chile, California, and France?. In Hecht MK, Wallace B, G Prance eds. Evolutionary Biology. New York. Plenum Vol. 18, p. 141-213.
- Bonino NA. 1995. Introduced mammals in Patagonia, southern Argentina: consequences, problems, and management considerations. In Bissonette JA, PR Krausman eds. Proceedings of the First International Wildlife Management Congress. Bethesda, USA. The Wildlife Society p. 406-409.
- Both C. 1998. Density dependence of clutch size: habitat heterogeneity or individual adjustment?. *Journal of Animal Ecology* 67:659-666.
- Burkhardt D. 1982. Birds, berries and UV: A note on some consequences of UV vision in birds. *Naturwissenschaften* 69(4): 153-157.
- Bustamante RO, JA Simonetti, JE Mella. 1992. Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test. *Acta Oecologica* 13(2): 203-208.
- Bustamante RO, A Walkowiak, CA Henríquez, I Serey. 1996. Bird frugivory and the fate of seeds of *Cryptocarya alba* (Lauraceae) in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 69(3): 357-363.
- Castro SA, S Silva, P Meserve, J Gutiérrez, L Contreras, F Jaksic. 1994. Frugivoría y dispersión de semillas de pimiento (*Schinus molle*) por el zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*) en el Parque Nacional Fray Jorge (IV Región, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 67(2): 169-176.
- Castro SA, F Bozinovic, FM Jaksic. 2008. Ecological efficiency and legitimacy in seed dispersal of an endemic shrub (*Lithrea caustica*) by the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Central Chile. *Journal of Arid Environments* 72(7): 1164-1173.
- Casula P, A Wilby, MB Thomas. 2006. Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems. *Ecology Letters* 9(9):995-1004.
- Celis-Diez JL, S Ippi, A Charrier, C Garín. 2011. Fauna de los bosques templados de Chile. Concepción, Chile. Eds. Corporación Chilena de la Madera. 261 p.
- Celis-Diez JL, J Hetz, PA Marin-Vial, G Fuster, P Necochea, RA Vasquez, FM Jaksic, JJ Armesto. 2012. Population abundance, natural history, and habitat use by the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides* in rural Chiloé Island, Chile. *Journal of Mammalogy* 93(1):134-148.
- Cody ML eds. 1985. Habitat Selection in Birds. New York. Academic Press. 558 p.
- Cofré HL. 1999. Patrones de rareza de las aves del Bosque templado de Chile: implicancias para su conservación. *Boletín Chileno de Ornitología*, 6: 8-16.

- Cofré HL. 2004. Diversidad de aves en los bosques del centro y sur de Chile: una aproximación Macroecológica. Tesis Doctoral. Santiago, Chile. Pontificia Universidad Católica de Chile.
- Cofré HL, PA Marquet. 1999. Conservation status, rarity, and geographic priorities for conservation of Chilean mammals: an assessment. *Biological Conservation* 88(1):53–68.
- Cofré HL, M Escobar, PA Marquet. 2003. Patrones comunitarios del ensamble de aves terrestres no-rapaces que habitan los bosques nativos de Chile. Libro de resúmenes pag. 167. VII Congreso de Ornitología Neotropical Puyehue, Chile. / 5-11 de Octubre.
- Cofré HL, K Böhning-Gaese, PA Marquet. 2007a. Rarity in forest birds of Central Chile: which ecological and life-history traits matter? *Diversity and Distribution* 13(2): 203–212.
- Cofré HL, H Samaniego, PA Marquet. 2007b. Rarity and Richness patterns of small mammals in Mediterranean and Temperate Chile. In Kelt DA, E Lessa, JA Salazar-Bravo, JL Patton eds. The quintessential naturalist: honouring the life and legacy of Oliver P. Pearson. California, USA. University of California. Publications in Zoology Series. p.275-302.
- 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. *Revista Chilena de Historia Natural* 63(2): 197-202.
- Cracraft J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36(1):49-84.
- De Santo TL, MF Willson, KE Sieving, JJ Armesto. 2002. Nesting biology of tapaculos (Rhinocryptidae) in fragmented South-Temperate rainforests of Chile. *The Condor* 104:482-495.
- Dhondt AA, B Kempenaers, F Adriaensen. 1992. Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. *Journal of Animal Ecology* 61:643-648.
- Díaz IA, JJ Armesto, MF Willson. 2006. Mating success of the endemic Des Murs' Wiretail (*Sylviothorhynchus desmursii*, Furnariidae) in fragmented Chilean rainforests. *Austral Ecology* 31:13-21.
- Díaz IA, KE Sieving, ME Peña, J Larrain, JJ Armesto. 2009. Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: a neglected functional component. *Forest Ecology and Management* 259(8):1490-1501.
- Duffy JE. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99(2):201-219.
- Elgueta EI, J Valenzuela, JR Rau. 2007. New insights into the prey spectrum of Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes* Martin, 1837) on Chiloé Island, Chile. *Mammalian Biology* 72(3): 179-185.
- Elkinton JS, WM Healy, JP Buonaccorsi, GH Boettner, AM Hazzard, HR Smith, AM Liebhald. 1996. Interactions among gypsy moths, white-footed mice, and acorns. *Ecology* 77:2332-2342.
- Farias AA, FM Jaksic. 2011. Low functional richness and redundancy of a predator assemblage in native forest fragments of Chiloe Island, Chile. *Journal of Animal Ecology* 80(4):809–817.
- Farias AA. 2012. Los carnívoros y su papel en el ecosistema. In Iriarte WA, FM Jaksic eds. Los carnívoros de Chile. Santiago, Chile. Ediciones Flora & Fauna Chile y CASEB, Pontificia Universidad Católica de Chile. p. 30-36.
- Fleming TH, VJ Sosa. 1994. Effects of Nectarivorous and Frugivorous Mammals on Reproductive Success of Plants. *Journal of Mammalogy* 75(4): 845-851.
- Fontúrbel F E, J E Jiménez. 2009. Underestimation of abundance of the Monito del monte (*Dromiciops gliroides*) due to a sampling artifact. *Journal of Mammalogy*, 90(6):1357–1362.
- Fontúrbel FE, JE Jiménez. 2011. Environmental and ecological architects: Guidelines for the Chilean temperate rainforest management derived from the monito del monte (*Dromiciops gliroides*) conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 84(2):203-211.
- Forget PM, P Jordano, JE Lambert, K Böhning-Gaese, A Traveset, SJ Wright. 2011. Frugivores and seed dispersal (1985–2010); the 'seeds' dispersed, established and matured. *Acta Oecologica* 37(6): 517–520.
- Fortin D, DW Morris, PD McLoughlin. 2008. Habitat selection and the evolution of specialists in heterogeneous environments. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 54:311-328.
- Fraga RM, AE Ruffini, D Grigera. 1997. Interacciones entre el Picaflor Rubi (*Sephanoides sephanioides*) y plantas del bosque subantártico en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Hornero* 14(4): 224-234.
- Franco M, A Quijano, M Soto-Gamboa. 2011. Communal nesting, activity patterns, and population characteristics in the near-threatened monito del monte, *Dromiciops gliroides*. *Journal of Mammalogy* 92(5):994-1004.
- Fretwell SD, HL Lucas Jr. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions of birds. *Acta Biotheoretica* 19:16-36.
- García D, Zamora R, Amico GC. 2010. Birds as Suppliers of Seed Dispersal in Temperate Ecosystems: Conservation Guidelines from Real-World Landscapes. *Conservation Biology* 24(4): 1070-1079.
- Gates JE, LW Gysel. 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59(5):871-883.
- Gehring TM, RK Swihart. 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. *Biological Conservation* 109(2):283–295.
- Gilroy J, WJ Sutherland. 2007. Ecological traps and undervalued resources. *Trends in Ecology and Evolution* 22:351-356.
- Golley FB eds. 1983. Tropical Rain Forest Ecosystems: Structure and Function. New York, USA. Elsevier. 381 p.
- Gómez JM. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural* 75(1): 105-116.
- González LA, R Murúa, C Cofre. 1989. The effect of seed availability on population density of *Oryzomys longicaudatus* in southern Chile. *Journal of Mammalogy* 70:401-403.
- González-Gómez PL, CE Valdivia. 2005. Direct and Indirect Effects of Nectar Robbing on the Pollinating Behavior of *Patagona gigas* (Trochilidae). *Biotropica* 37(4): 693–696.
- Guisan A, NE Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
- Hahn IJ, PM Vergara, U Römer. 2011. Habitat selection and population fluctuations in terrestrial species of Robinson Crusoe Island: habitat generalists versus forest specialists. *Biodiversity and Conservation* 20(12):2797-2813.

- Halle F. 1990. Tropical rainforests: structure and growth dynamics relative to utilization by birds. In Keast A eds. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. The Hague, Netherlands. SPB Academic Publishing. p. 27-33.
- Hanski I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63:151-162.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford, United Kingdom. Oxford University Press. 328 p.
- Hanski I, ME Gilpin eds. 1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. San Diego, USA. Academic Press. 512 p.
- Harmon ME, JF Franklin, FJ Swanson, P Sollins, SV Gregory, JD Lattin, NH Anderson, SP Cline, NG Aumen, JR Sedell, GW Lienkaemper, K Cromack Jr, KW Cummins. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15:133-301.
- Harrison S, E Bruna. 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: What do we know for sure?. *Ecography* 22:225-232.
- Hawkins, BA, EE Porter. 2003. Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography* 12(5):475-481.
- Herrera CM. 1983. Coevolución de plantas y frugívoros: La invernada mediterránea de algunos passeriformes. *Alytes* 1: 177-190.
- Herrera CM. 1987a. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57(4): 305-331.
- Herrera G, MF Fernández, N Pohl, M Díaz, F Bozinovic, A Palacios. 2004. Sistema visual en el colibrí austral (*Sebanoides sebanoides*) y el picaflor cordillerano (*Oreotrochilus leucopleurus*): electroretinografía y coloración. *Ornitología Neotropical* 15 (Suppl.): 215-222.
- Hinojosa LF, C Villagrán. 1997. Historia de los bosques del Sur de Sudamérica I: Antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70(2): 225-239.
- Hoffmann AJ, S Teillier, ER Fuentes. 1989. Fruit and seed characteristics of woody species in Mediterranean-type regions of Chile and California. *Revista Chilena de Historia Natural* 62(1): 43-60.
- Iriarte A. 2008. Los mamíferos de Chile. Barcelona, España. Lynx Edicions. 420 p.
- Iriarte JA, GA Lobos, FM Jaksic. 2005. Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. *Revista Chilena de Historia Natural* 78(1):143-154.
- Jaksic F. 1997. Ecología de los Vertebrados de Chile. Santiago, Chile. Ediciones Universidad Católica de Chile. 262 p.
- Jaksic FM. 1998. Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity and Conservation* 7(11):1427-1445.
- Jaksic FM. 2001. Spatiotemporal variation patterns of plants and animals in San Carlos de Apoquindo, central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 74(2): 477-502.
- Jaksic F M, AA Farias. 2010. Implicancias funcionales de las invasiones biológicas para la mastofauna de Argentina y Chile. Libro de Resúmenes, IV Reunión Binacional de Ecología, Buenos Aires, Argentina. p. 15.
- Jaksic F, M Lima. 2003. Myths and facts on ratadas: Bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecology* 28(3):237-251.
- Jaksic F, R Schlatter, J Yáñez. 1980. Feeding ecology of central foxes *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griseus*. *Journal of Mammalogy* 61(2): 254-260.
- Jaksic FM, P Feinsinger. 1991. Bird assemblages in temperate forests of North and South America: a comparison of diversity, dynamics, guild structure, and resource use. *Revista Chilena de Historia Natural* 64(3):491-510.
- Jaksic FM, JL Yáñez, JR Rau. 1983. Trophic relations of the southernmost populations of *Dusicyon* in Chile. *Journal of Mammalogy* 64(4): 693-697.
- Jaksic FM, JA Iriarte, JE Jiménez, DR Martínez. 2002. Invaders without frontiers: cross-border invasions of exotic mammals. *Biological Invasions* 4(1-2):157-173.
- Jiménez JE. 2007. Ecology of a coastal population of the critically endangered Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*) on Chiloe Island, southern Chile. *Journal of Zoology* 271(1): 63-77.
- Johnson D. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61(1):65-71.
- Keast A. 1990. Distribution and origins of Forest birds. In Keast A eds. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. The Hague, Netherlands. SPB Academic Publishing. p. 45-60.
- Kelt DA. 1996. Ecology of small mammals across a strong environmental gradient in southern South America. *Journal of Mammalogy* 77(1):205-219.
- Kelt DA. 2000. Small mammal communities in rainforest fragments in Central Southern Chile. *Biological Conservation* 92(3):345-358.
- Kokko H, WJ Sutherland. 2001. Ecological traps in changing environments: ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evolutionary Ecology Research* 3:537-551.
- Kristan WB. 2006. Sources and expectations for hierarchical structure in bird-habitat associations. *The Condor* 108:5-12.
- Lancia RA, JD Nichols, KH Pollock. 1996. Estimating the number of animals in wildlife populations. In TA Bookhout eds. *Research and management techniques for wildlife and habitats*. Bethesda, USA. The Wildlife Society. p. 215-253.
- Lande R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142(6):911-927.
- León-Lobos PM, MT Kalin-Arroyo. 1994. Germinación de semillas de *Lithrea caustica* (Mol.) H. et A. (*Anacardiaceae*) dispersadas por *Pseudalopex* spp. (Canidae) en el bosque esclerófilo de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 67(1): 59-64.
- Lessa EP, G D'Elía, UFJ. Pardiñas. 2010. Genetic footprints of late Quaternary climate change in the diversity of Patagonian-Fuegian rodents. *Molecular Ecology* 19(15):3031-3037.
- Lindenmayer D. 2009. *Forest Pattern and Ecological Process: A Synthesis of 25 Years of Research*. Melbourne, Australia. CSIRO Publishing. 320 p.
- Lomolino MV, BR Riddle, RJ Whittaker, JH Brown. 2010. *Biogeography*. Sunderland, USA. Sinauer. 764 p.
- Lotz CN, JE Schondube. 2006. Sugar Preferences in Nectar- and Fruit-Eating Birds: Behavioral Patterns and Physiological Causes. *Biotropical* 38(1): 3-15.

- Lühr D. 2011. Implementación de bebederos artificiales en la conservación del picaflor de arica (*Eulidia yarrellii* (Bourcier) 1847). Tesis de Pregrado para optar al título de Biólogo Ambiental. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 55 p.
- MacArthur RH, ER Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100(916):603-609.
- Machicote M, LC Branch, D Villareal. 2004. Burrowing owls and burrowing mammals: are ecosystem engineers interchangeable as facilitators?. *Oikos* 106(3):527-535.
- Manly BFJ. 2005. Multivariate Statistical Methods: A primer. Boca Raton, Florida, USA. Chapman & Hall/CRC. 214 p.
- Manly BFJ, LL McDonald, DL Thomas, TL McDonald, WP Erickson. 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. 2nd edn. Dordrecht, Netherlands. Kluwer Academic. 240 p.
- Marquet PA, H Cofré. 1999. Large temporal and spatial scales in the structure of mammalian assemblages in South America: a macroecological approach. *Oikos* 85(2):299-309.
- Maurer BA, BJ McGill. 2011. Measurement of species diversity. In Magurran AE, BJ McGill eds. Biological Diversity. Frontiers in measurement and assessment. Oxford, United Kingdom. Oxford University Press. p. 55-65.
- McNaughton SJ, RW Ruess, SW Seagle. 1988. Large Mammals and process dynamics in African ecosystems. *BioScience* 38(11):794-800.
- Medel R, E Vergara, A Silva, M Kalin-Arroyo. 2004. Effects of vector behavior and host resistance on mistletoe aggregation. *Ecology* 85(1): 120-126.
- Merino ML, BN Carpinetti, AM Abba. 2009. Invasive mammals in the National Parks System of Argentina. *Natural Areas Journal* 29(1):42-49.
- Meserve PL, FM Jaksic. 1991. Comparisons of terrestrial vertebrate assemblages in temperate rainforests of North and South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 64(3):511-535.
- Meserve PL, BK Lang, BD Patterson. 1988. Trophic relationships of small mammals in a Chilean temperate rainforest. *Journal of Mammalogy* 69(4):721-730.
- Meserve PL, DR Martínez, JR Rau, R Murua, BK Lang, A Muñoz-Pedrerros. 1999. Comparative demography and diversity of small mammals in precordilleran temperate rainforests of Southern Chile. *Journal of Mammalogy* 80(3):880-890.
- Meynard C, H Samaniego y PA Marquet. 2004. Biogeografía de aves rapaces de Chile. In Muñoz A, J Rau, J Yanez eds. Aves rapaces de Chile. Valdivia, Chile. Ediciones CEA. p. 129-143.
- Mönkkönen M, P Viro. 1997. Taxonomic diversity of the terrestrial bird and mammal fauna in temperate and boreal biomes of the northern hemisphere. *Journal of Biogeography* 24(5):603-612.
- Mora JP, M Soto-Gamboa. 2011. Legítima dispersión de semillas *Ugni molinae* Turcz. (Myrtaceae), por monito del monte, *Dromiciops gliroides*. *Gayana Botanica* 68(2): 309-312.
- Morales CL, A Traveset. 2008. Interspecific Pollen Transfer: Magnitude, Prevalence and Consequences for Plant Fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences* 27(4): 221-238.
- Morrison ML, BG Marcot, RW Mannan. 1993. Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. Madison, USA. University of Wisconsin Press. 520 p.
- Mullen P, G Pohland. 2008. Studies on UV reflection in feathers of some 1000 bird species: are UV peaks in feathers correlated with violet-sensitive and ultraviolet-sensitive cones?. *Ibis* 150(1): 59-68.
- Murúa, R. 1996. Comunidades de mamíferos del bosque templado de Chile. In Armesto, JJ, C Villagrán, MK Arroyo eds. Ecología de los Bosques Nativos de Chile. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. p. 113 -134.
- Murúa R, M Briones. 2005. Abundance of the sigmodont mouse *Oligoryzomys longicaudatus* and patterns of tree seeding in Chilean temperate forest. *Mammalian Biology* 70(5):321-325.
- Murúa R, LA González, M González, C Jofré. 1996. Efectos del florecimiento del arbusto *Chusquea quila* Kunth (Poaceae) sobre la demografía de poblaciones de roedores de los bosques templados fríos del sur chileno. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 67:37-42.
- Murúa R, LA González, M Lima. 2003a. Second-order feedback and climatic effects determine the dynamics of a small rodent population in a temperate forest of South America. *Population Ecology* 45(1):19-24.
- Murúa R, LA González, M Lima. 2003b. Population dynamics of rice rats (a Hantavirus reservoir) in southern Chile: feedback structure and non-linear effects of climatic Oscillations. *Oikos* 102(1):137-145.
- Nathan R, HC Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15(7): 278-285.
- Newton I. 1998. Population limitation in birds. London. Academic Press. 597 p.
- Novillo A, RA Ojeda. 2008. The exotic mammals of Argentina. *Biological Invasions* 10(8):1333-1344.
- Ortiz-Crespo FI. 1986. Consideraciones sobre las migraciones de dos picaflores neotropicales. *Hornero* 12(4): 298-300.
- Ostfeld RS, CG Jones, JO Wolff. 1996. Of mice and mast: ecological connections in eastern deciduous forests. *BioScience* 46(1):323-330.
- Ostfeld RS, F Keesing. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 15(6):232-237.
- Pardiñas UFJ, P Teta, G D'Elía, EP Lessa. 2011. The evolutionary history of sigmodontine rodents in Patagonia and Tierra del Fuego. *Biological Journal of the Linnean Society* 103(2):495-513.
- Parker GG. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. In Lowman MD, NM Nadkarni eds. Forest Canopies. San Diego, USA. Academic Press. p. 431-455.
- Pearson, P. 1983. Characteristics of a Mammalian Fauna from Forests in Patagonia, Southern Argentina. *Journal of Mammalogy* 64(3):476-492.
- Pearson OP, AK Pearson. 1982. Ecology and biogeography of the southern rainforests of Argentina. In Mares MA, HH Genoways eds. Mammalian biology in South America. Volume 6, Special Publication Series. Pittsburgh, USA. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh. p. 129-142.
- Petit SD. 1972. Populations in Seasonal Environments. New Jersey, USA. Princeton University Press. 224 p.

- Petit LJ, Petit DR. 1996. Factors governing habitat selection by Prothonotary warblers: field tests of the Fretwell-Lucas models. *Ecological Monograph* 66(3):367-387.
- Pimm SL, R Askins. 1995. Forest losses predict bird extinctions in eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 92(20):9343-9347.
- Plissock P, F Luebert. 2006. Ecosistemas terrestres. In Comisión Nacional del Medio Ambiente eds. Biodiversidad de Chile: Patrimonio y desafíos. Santiago, Chile. Editorial Ocho Libros. p. 78-91.
- Pohl N, G Carvallo, C Botto-Mahan, R Medel. 2006. Nonadditive effects of flower damage and hummingbird pollination on the fecundity of *Mimulus luteus*. *Oecologia* 149(4): 648-655.
- Pulliam RH, J Danielson. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *The American Naturalist* 137:S51-S66.
- Ray JC, KH Redford, RS Steneck, J Berger. 2005. Large carnivores and the conservation of biodiversity. Washington, USA. Island Press. 527 p.
- Reid S, JJ Armesto. 2011a. Interaction dynamics of avian frugivores and plants in a Chilean Mediterranean shrubland. *Journal of Arid Environments* 75(3): 221-230.
- Reid S, JJ Armesto. 2011b. Avian gut-passage effects on seed germination of shrubland species in Mediterranean central Chile. *Plant Ecology* 212(1): 1-10.
- Reyes E, A Lobos, C Carrasco, R Cortes, G Bubenik, D Schams, L Bartos, A Acuña. 2004. Programa conservación de la especie nativa *Pudu pudu* Molina (Mammalia, Cervidae). In Iriarte A, C Tala, B González, B Zapata, G González, M Maino eds. Cría en cautividad de fauna chilena. 1era edición, editado por Servicio Agrícola y Ganadero, Parque Metropolitano, Zoológico Nacional y Facultad de ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile. p. 365-370.
- Reynolds RT, JM Scott, RA Nussbaum. 1980. A variable circular-plot method for estimating bird numbers. *The Condor* 82(3):309-313.
- Rivera-Hutinel A. 2008. Ecología espacial y epidemiología del muerdago *Tristerix aphyllus*. Tesis Doctoral de Ecología. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile. 141 p.
- Rivera-Hutinel A, A Bahamóndez, M Cuartas-Domínguez, C González. 2010. Diversidad de agentes polinizadores en paisajes antropogénicos: el caso del bosque maulino y su reemplazo con plantaciones de pino. In Bustamante RO, PL Bachmann eds. Historia natural del bosque maulino costero: Disectando la biodiversidad en un paisaje antropogénico. Alvimpress impresores. p.15-28.
- Rodenhouse NL, TW Sherry, RT Holmes. 1997. Site-dependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology* 78(7):2025-2042.
- Rosenstock S, D Anderson, K Giesen, T Leukering, M Carte. 2002. Landbird counting techniques: current practices and an alternative. *Auk* 119(1):46-53.
- Rosenzweig ML. 1991. Habitat selection and population interactions: The search for mechanism. *The American Naturalist* 137: S5-S28
- Rozzi R, D Martínez, MF Willson, C Sabag. 1996. Avifauna de los bosques templados de Sudamérica. In Armesto JJ, C Villagrán, MTK Arroyo eds. Ecología de Los Bosques Nativos de Chile. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. p. 135-152.
- Ruggiero A, V Wrenkraut. 2007. One-dimensional analyses of Rapoport's rule reviewed through meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography* 16(3):401-414.
- Rusch VE. 1993. Altitudinal variation in the phenology of *Nothofagus pumilio* in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 66:131-141.
- Saavedra B, J San Martín, C Sepúlveda, P Olivares. 2005. Biodiversidad en la Cordillera de la Costa de la VII Región: Estado del conocimiento y propuestas para su conservación. Fundación Senda Darwin. 269 p.
- Saavedra B, JA Simonetti. 2005. Micromamíferos en fragmentos de bosque maulino y plantaciones de pino de aldeañas. In Smith-Ramírez C, JJ Armesto, C Valdovinos eds. Historia, biodiversidad y ecología de los bosques de la cordillera de la Costa. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. p. 532-536.
- Sabag C. 1993. El rol de las aves en la dispersión de semillas de un bosque templado secundario de Chiloé (42°S). Tesis Magíster en Ciencias Biológicas mención en Ecología. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 79 p.
- Sabat P, F Bozinovic. 1994. Cambios estacionales en la actividad de enzimas digestivas en el pequeño marsupial chileno *Thylamys elegans*: disacaridasas intestinales. *Revista Chilena de Historia Natural* 67(2):221-228.
- Sabat P, F Bozinovic, F Zambrano. 1993. Insectivoría en *Marmosa elegans* (marsupicarnívora): ¿Una restricción fisiológica-evolutiva? *Revista Chilena de Historia Natural* 66(1):87-92.
- Salvande M, JA Figueroa, JJ Armesto. 2011. Quantity component of the effectiveness of seed dispersal by birds in the temperate rainforest of Chiloé, Chile. *Bosque* 32(1):39-45.
- Samaniego H, Marquet PA. 2009. Mammal and butterfly species richness in Chile: taxonomic covariation and history. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82(1):135-152.
- Schemnitz SD. 1996. Capturing and handling wild animals. In Bookhout TA eds. Research and management techniques for wildlife and habitats. Bethesda, USA. The Wildlife Society. p. 239-285.
- Schlumpberger BO, EI Badano. 2005. Diversity of floral visitors to *Echinopsis atacamensis* subsp. pasacana (Cactaceae). *Haseltonia* 11: 18-26.
- Schmidt H, J Caldentey, K Peña. 2002. Informe 2002: Seguimiento forestal y ambiental del uso de los bosques de lenga - XII Región. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile - CONAF XII Región. 42 p.
- Schmidt KA, SRX Dall, JA Van Gils. 2010. The ecology of information: an overview on the ecological significance of making informed decisions. *Oikos* 119(2):304-316.
- Schmidt KA. 2004. Site-fidelity in temporally correlated environments enhances population persistence. *Ecology Letters* 7(3):176-184.
- Sekercioglu CH, GC Daily, PR Ehrlich. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Science* 101(52):18042-18047.
- Sepúlveda MA, JL Barthel, R Monsalve, V Gómez, G Medina-Vogel. 2007. Habitat use and spatial behaviour of the endangered Southern river otter (*Lontra provocax*) in riparian habitats of Chile: Conservation implications. *Biological Conservation* 140(3-4):329-338.

- Sibly RM, J Hone, TH Clutton-Brock eds. 2003. Wildlife population growth rates. Cambridge, United Kingdom. Cambridge University Press. 370 p.
- Sitari H, J Honkavaara, J Viitala (1999). Ultraviolet reflection of berries attracts foraging birds. A laboratory study with redwings (*Turdus iliacus*) and bilberries (*Vaccinium myrtillus*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 266(1433): 2125-2129.
- Silva CA, B Saavedra. 2008. Knowing for controlling: ecological effects of invasive vertebrates in Tierra del Fuego. *Revista Chilena de Historia Natural* 81:123-136.
- Silva SI. 2001. Ecología trófica y nutricional del zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*): Restricciones digestivas y energéticas asociadas a la frugivoria y sus efectos sobre la dispersión de semillas. Tesis Doctorado en Ciencias Biológicas mención en Ecología. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica de Chile. 118 p.
- Sinclair ARE. 2003. Mammal population regulation, keystone processes and ecosystem dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 358(1438):1729-1740.
- Smith, MF, DA Kelt, JL Patton. 2001. Testing models of diversification in mice in the *Abrothrix olivaceus/xanthorhinus* complex in Chile and Argentina. *Molecular Ecology* 10(2):397-405.
- Smith-Ramírez C. 1993. Los picaflores y su recurso floral en el bosque templado de la isla de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 66(1): 65-73.
- Smith-Ramírez C, JJ Armesto. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rain forest of Chiloé: Ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82(2): 353-365.
- Smith-Ramírez C, JJ Armesto. 1998. Nectarivoria y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71(1): 51-63.
- Soto-Gamboa M, F Bozinovic. 2002. Fruit-disperser interaction in a mistletoe-bird system: a comparison of two mechanisms of fruits processing on seed germination. *Plant Ecology* 159(2): 171-174.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133(2): 240-256.
- Stoner KE, P Riba-Hernández, K Vulinec, JE Lambert. 2007. The Role of Mammals in Creating and Modifying Seedshadows in Tropical Forests and Some Possible Consequences of Their Elimination. *Biotropica* 39(3): 316-327.
- Svensson H GL. 2010. Uso de fragmentos de bosque y consumo de fauna nativa por perros y gatos domésticos en un agroecosistema de Chiloé (X Región, Chile). Tesis Médico Veterinario. Viña del Mar, Chile. Escuela de Ciencias Veterinarias. Universidad Viña del Mar. vii + 61 p.
- Tognelli MF, DA Kelt. 2004. Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography* 27(3):42-436.
- Tomasevic JA, CF Estades. 2006. Stand attributes and the abundance of secondary cavity-nesting birds in southern beech (*Nothofagus*) forests in South-Central Chile. *Ornitología Neotropical* 17:1-14.
- Traveset A, A Jakobsson A. 2007. Mating systems and pollination. In Pugnaire FI, F Valladares eds. Handbook of Functional Plant Biology. 2nd Edition. Boca Raton, USA. CRC Press p. 515-548.
- Traveset A, A Robertson, J Rodríguez-Pérez. 2007. A review on the role of endozoochory on seed germination. In Dennis A, G Ronda, E Shupp, D Westcott eds. Seed Dispersal: Theory and its application in a changing world. CABI Publishing. p. 78-103.
- Traveset A, J Rodríguez-Pérez. 2008. Seed Dispersal. In Jorgensen SE, D Brian, BD Fath eds. General Ecology. Vol. [4] of Encyclopedia of Ecology. Oxford: Elsevier. p. 3188-3194.
- Traveset A, JP González-Varo, A Valido. 2012. Long-term demographic consequences of a seed dispersal disruption. *Proceedings of the Royal Society B* 279(1741): 3298-3303.
- Traveset A, MF Willson, C Sabag. 1998. Effect of nectar-robbing birds on fruit set of *Fuchsia magellanica* in Tierra del Fuego: a disrupted mutualismo. *Functional Ecology* 12(3): 459-464.
- Turchin, P. 2003. Complex Population Dynamics: a Theoretical/Empirical Synthesis. New Jersey, USA. Princeton University Press. 456 p.
- Vásquez GP. 2007. Estudios experimentales del acarreo de semillas de diferente tamaño por tres especies de roedores Sigmodontinos en el bosque experimental San Martín, Provincia de Valdivia, X Región. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile. 47 p.
- Vásquez DP. 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions* 4(1-2):175-191.
- Vergara PM. 2005. Predation on bird nests in forest edges of a National Reserve of the Coastal Range of the Maule Region. In Smith-Ramírez C, JJ Armesto, C Valdovinos eds. Biodiversidad y Ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa de Chile. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. p. 554-560.
- Vergara PM. 2007. Effects of nest box size on nesting and re-nesting decisions of Thorn-tailed Rayaditos (*Aphrastura spinicauda*) and House Wrens (*Troglodytes aedon*). *Ecología Austral* 17(1):133-141.
- Vergara PM, JA Simonetti. 2003. Forest fragmentation and rhinocryptid nest predation in central Chile. *Acta Oecologica* 24(5-6):285-288.
- Vergara PM, JJ Armesto. 2009. Responses of Chilean forest birds to anthropogenic habitat fragmentation across spatial scales. *Landscape Ecology* 24(1):25-38.
- Vergara PM, RP Schlatter. 2006. Aggregate retention in two Tierra del Fuego *Nothofagus* forests: short-term effects on bird abundance. *Forest Ecology and Management* 225(1-3):213-224.
- Vergara PM, PA Marquet. 2007. On the seasonal effect of landscape structure on a bird species: the thorn-tailed Rayadito in a relict forest in northern Chile. *Landscape Ecology* 22(7): 1059-1071.
- Vergara P, I Hahn. 2009. Linking edge effects and patch size effects: Importance of matrix nest predators. *Ecological Modelling* 220(9-10):1189-1196.
- Vergara PM, J Jimenez, R Schlatter 2010a. Effective point count duration for estimating bird Species' richness in Chilean forests. *Zoological Studies* 49(3):381-391

- Vergara PM, I Hahn, H Zeballos, JJ Armesto. 2010b. The importance of forest patch networks for the conservation of the Thorn-tailed Rayaditos in central Chile. *Ecological Research* 25(3):683-690.
- Vergara PM, C Smith, CA Delpiano, I Orellana, D Gho, I Vazquez. 2010c. Frugivory on *Persea lingue* in temperate Chilean forests: interactions between fruit availability and habitat fragmentation across multiple spatial scales. *Oecologia* 164(4): 981-991.
- Vidal MA. 2007. Variación geográfica en *Liolaemus pictus* (Liolaeminae) del Archipiélago de Chiloé: el rol de las glaciaciones y la insularidad en la divergencia molecular, fisiológica y morfológica. Tesis de doctorado. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 110 p.
- Vidal MA, H. Díaz-Páez. 2012. Biogeography of Chilean Herpetofauna: Biodiversity Hotspot and Extinction Risk. In Stevens L eds. Global advances in Biogeography. Intech Press. p. 137-154.
- Vilina, YA, H. Cofré. 2008. Aves terrestres de Chile (*Terrestrial birds of Chile*). In Saball P, MK Arroyo, JC Castilla, C Estados, JM Ladrón de Guevara, S Larraín, C Moreno, F Rivas, J Rovira, A Sánchez, L Sieralta eds. Biodiversidad de Chile. Patrimonio y Desafíos. Santiago, Chile. Comisión Nacional del Medio Ambiente. 639 p.
- Villagrán C, P Moreno, R Villa. 1996. Antecedentes palinológicos acerca de la historia cuaternaria de los bosques chilenos. In Armesto JJ, C Villagrán, MK Arroyo eds. Ecología de los Bosques Nativos de Chile. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. p. 51-70.
- Vuilleumier F. 1972. Bird's species diversity in Patagonia (temperate South America). *American Naturalist* 106(3):266-271.
- Vuilleumier F. 1985. Forestbirds of patagonia: ecological geography, speciation, endemism, and faunal history. *Ornithological Monographs* 36(1):255-303.
- Ward KP. 2005. Habitat selection by dispersing yellow-headed blackbirds: evidence of prospecting and the use of public information. *Oecologia* 145(4):650-657.
- Wenny DG. 2001. Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3(1): 51-74.
- Whelan CJ, DG Wenny, RJ Marquis. 2008. Ecosystem services provided by birds. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134(1):25-60.
- Whitford WG, FR Kay. 1999. Biopedturbation by mammals in deserts: a review. *Journal of Arid Environments* 41(2):203-230.
- Willson MF. 1991. Dispersal of seed by frugivorous animals in temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 64(3): 537-554.
- Willson MF. 1992. The ecology of seed dispersal. In Fenner M eds. Seed Ecology and Regeneration in Plant Communities. Southampton, USA. CAB International. p. 6-16.
- Willson MF. 1993. Dispersal mode, seed shadows and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108(1): 261-280.
- Willson MF, DA Graff, CJ Whelan. 1990. Color preferences of frugivorous birds in relation to the colors of fleshy fruits. *Condor* 92(3): 545-555.
- Willson MF, C Sabag, J Figueroa, JJ Armesto, M Caviedes. 1996a. Seed dispersal by Lizard in Chilean rainforest. *Revista Chilena de Historia Natural* 69(3): 339-342.
- Willson MF, C Sabag, J Figueroa, JJ Armesto. 1996b. Frugivory and seed dispersal of *Podocarpus nubigena* in Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69(3): 343-349.
- Willson MF, C Smith-Ramírez, C Sabag, JF Hernández. 1996c. Mutualismos entre plantas y animales en bosques templados de Chiloé. In Armesto JJ, C Villagrán, MTK Arroyo eds. Ecología de Los Bosques Nativos de Chile. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. p. 251-264.
- Willson MF, JL Morrison, KE Sieving, TL De Santo, L Santisteban, I Diaz. 2001. Patterns of predation risk and survival of bird nests in Chilean agricultural landscape. *Conservation Biology* 15(2):447-456.
- Zúñiga A, Muñoz-Pedrerros, A Fierro. 2008. Dieta de *Lycalopex griseus* (Gray, 1837) (Mammalia: Canidae) en la depresión intermedia del sur de Chile. *Gayana* 72(1): 113-116.
- Zuñiga A, A Munoz-Pedrerros, A Fierro. 2009. Habitat use of four terrestrial carnivores in southern Chile. *Gayana* 73(2):200-210.