

## VARIACION INTERANUAL EN PRODUCCION DE SEMILLAS DE ALGUNAS ESPECIES ARBOREAS EN CORDILLERA PELADA, CENTRO- SUR DE CHILE

### *INTERANNUAL VARIATION IN SEED PRODUCTION BY TREE SPECIES OF THE COAST RANGE IN SOUTH-CENTRAL CHILE*

Marco Rosas<sup>1</sup>, Miguel Espinosa,<sup>2</sup> Eduardo Acuña<sup>2</sup> & Katia Sáez<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Ingeniero Forestal, Balmaceda N° 132, Río Negro, Chile. E-mail: ingenieroforestaludec@hotmail.com

<sup>2</sup>Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Correo 3, Concepción, Chile.

<sup>3</sup>Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Correo 3, Concepción, Chile.

#### RESUMEN

Este estudio analiza la variación y sincronización en la producción de semillas de especies arbóreas en dos sitios ubicados en la Cordillera de la Costa, X Región de Chile. Se utilizan los datos publicados por Donoso (1993) y Donoso *et al.* (1993) sobre producción de semillas de especies arbóreas en dos sitios (correspondientes a los tipos forestales Siempreverde y Alerce) para períodos de 10 y 7 años, respectivamente. Se encontró evidencia de mayor variación en la producción de semillas en el sitio (tipo forestal Alerce) que se encuentra a mayor altitud. En cambio, no hubo diferencia significativa entre especies anemófilas y especies entomófilas. En ninguno de los dos sitios hubo sincronización interanual significativa entre las especies del ensamble. Sin embargo, se encontró una correlación positiva en la producción anual de semillas entre las poblaciones de *Drimys winteri* de los dos sitios. La precipitación acumulada de verano, y especialmente las temperaturas de verano y de invierno, estarían relacionadas con la producción de semillas de algunas de las especies estudiadas en ambos tipos forestales. Los resultados obtenidos sugieren que el efecto del sitio sobre las poblaciones de plantas es un elemento importante a considerar para clarificar la sincronía y variación en producción de semillas.

PALABRAS CLAVES: Semillación, sincronía, síndrome de polinización, tipo forestal.

#### ABSTRACT

This study analyzes interannual variation and synchrony of seed production of native tree species in Cordillera Pelada, south-central Chile. We analyze seed production data collected by Donoso (1993) and Donoso (1993) *et al.* at two sites, occupied by Valdivian rainforest and *Fitzroya cupressoides* forest, for periods of 10 and 7 years, respectively. There was wider interannual variation at the higher-altitude site dominated by *F. cupressoides*, than at the lower-altitude Valdivian rainforest site. In contrast, there was no significant difference in variability between wind-pollinated and insect-pollinated species. At neither of the two sites was there significant synchrony of seed production among the species of the assemblage. There was, however, significant synchrony between the two populations of the only species common to both sites, *Drimys winteri*. Precipitation, and especially summer and winter temperatures were correlated with seed production in some of the species at both sites. Results suggest that the effect of the site on plant populations is an important element to consider to clarify synchrony between species and mast seeding.

KEYWORDS: forest type, mast seeding, pollination syndrome, synchrony.

#### INTRODUCCION

Diversas poblaciones vegetales muestran una marcada variación interanual en la producción de semillas, fenómeno reproductivo conocido en inglés como “mast seeding” (Sork 1993; Kelly *et al.* 2001). La variación interanual en producción de semillas tiene relación con la coacción de variables fisiológicas y morfológicas dentro de la planta, debido a que el proceso de almacenaje de nutrientes se produce durante algunos años previos al florecimiento y semillación; tal coacción puede generar periodicidad en la producción de semillas pero individuos y poblaciones no necesariamente deberían ser sincrónicos (Murúa & González 1985; Houle 1999).

Se han planteado distintas hipótesis, no mutuamente excluyentes, para explicar esta variación. Estas abarcan respuestas a variaciones climáticas, adaptaciones frente a predadores y optimización de la eficiencia en la polinización (Sork 1993; Houle 1999; Kelly *et al.* 2001). La hipótesis climática sostiene que las variaciones interanuales en producción de semillas puede ser simplemente consecuencia de fluctuaciones de factores climáticos. Sin embargo, la periodicidad de semillación no es fácil de evaluar, ya que la producción de semillas a veces responde a la temperatura y/o a la precipitación uno a dos años antes (Donoso *et al.* 1993; Piovesan & Bernabei 1997; McKone *et al.* 1998; Kelly *et al.* 2000; Selas 2000; Selas *et al.* 2002). No obstante, no existe un acuerdo general acerca de los factores medioambientales que estimulan la inducción floral (e.g. temperatura, sequía) y sobre todo con respecto a los efectos específicos de éstos en los procesos fisiológicos de producción de semillas (Piovesan & Adams 2001). Por esta razón, la hipótesis climática es frecuentemente empleada como hipótesis nula para explicar variaciones interanuales en producción de semillas (Sork 1993; Houle 1999).

La hipótesis de depredación postula que una alta variación interanual permite la supervivencia de muchas semillas en los años de alta producción, debido a la saciedad de las poblaciones de predadores. Estas, limitadas por la magra disponibilidad de alimento en los años de baja producción, serían incapaces de aumentar su abundancia con rapidez suficiente como para aprovechar el incremento repentino de los recursos alimenticios (Kelly *et al.* 2001; Hoshizaki & Hulme 2002; Schnurr *et al.* 2002). En Chile se ha evaluado la producción de semillas de *Chusquea valdiviensis*

y su efecto sobre la población de *Oligoryzomys longicaudatus* luego de un evento de semillación masiva, encontrándose un crecimiento poblacional explosivo de *O. longicaudatus* debido a la mayor disponibilidad de alimento (Gallardo & Mercado 1999), sin embargo, se desconoce el efecto que esta semillación masiva tiene sobre la supervivencia de las semillas de *C. valdiviensis*.

La hipótesis de eficiencia en la polinización establece que las variaciones en la producción de semillas serían consecuencia de una sincronización en el florecimiento de las especies a través de los años. Esta hipótesis condicionaría que la variación interanual en la producción de semillas se desarrolle debido al aumento en el éxito en la fertilización que ocurre en los años cuando una mayor cantidad de polen está disponible (Smith *et al.* 1990; Sork 1993).

Aunque las hipótesis mencionadas pueden explicar por sí solas la periodicidad en producción de semillas y sincronía entre individuos y poblaciones, Smith *et al.* (1990), Sork (1993), Herrera *et al.* (1998), Houle (1999) y Kelly *et al.* (2001), concuerdan que la variación interanual en producción de semillas puede ser el resultado de una combinación de éstas.

Las observaciones sobre la variación espacial y temporal de semillas, obtenidas de plantas individuales, proveen información de mayor confiabilidad, como se desprende del trabajo de Sork (1993), quien probó la hipótesis de eficiencia en la polinización sobre árboles individuales de *Quercus alba*, *Q. rubra* y *Q. velutina*. No obstante, estudios recientes como los desarrollados por Houle (1999), Kelly *et al.* (2001), Schnurr *et al.* (2001) y Rees *et al.* (2002) para evaluar especies que evidencien “mast seeding”, se han valido de datos a escala poblacional, mediante registros de producción de semillas por unidad de superficie.

Este artículo analiza datos sobre producción de semillas de especies arbóreas, publicados por Donoso (1993) y Donoso *et al.* (1993). Se dispone de datos para períodos de 10 y 7 años en dos sitios en la Cordillera de la Costa, X Región, correspondientes a los tipos forestales Siempreverde y Alerce, respectivamente. Analizamos: i) el rango de la variación interanual en la producción de semillas para las especies arbóreas, ii) si existe sincronización en producción de semillas entre especies que crecen en un mismo sitio, iii) si existe sincronización en la producción de semillas entre las poblaciones de *Drimys*

winteri de cada tipo forestal, iv) si la variación interanual en producción de semillas difiere entre los dos sitios y v) si la producción de semillas es afectada por las variables climáticas temperatura y precipitación.

## MATERIALES Y METODOS

### COLECTA DE SEMILLAS

El sitio con el tipo forestal Siempreverde se ubica en la ladera occidental de la Cordillera de la Costa de Valdivia (40°10' S, 73°41' O), a diez kilómetros de distancia de la localidad de Hueicolla, a una altitud de ca. 600 m s.n.m. La vegetación arbórea está constituida principalmente por *Laureliopsis philippiana*, *Saxegothaea conspicua*, *Amomyrtus luma* y *Eucryphia cordifolia* (Tabla I). En el sotobosque prevalecen las especies arbustivas *Chusquea macrostachya*, *Pseudopanax laetevirens* y *Rhaphithamnus spinosus*. Los registros de producción de semillas se obtuvieron de tres parcelas de 1 ha cada una, dentro de las cuales se distribuyeron al azar 49 cajones recolectores de 0,1 m<sup>2</sup> de superficie (0,40 x 0,25 x 0,20 m) (Donoso et al. 1993).

El sitio del tipo forestal Alerce, subtipo Alerce mixto, está ubicado en el área occidental de la Cordillera de la Costa de Valdivia o Cordillera Pelada (40°10' S, 73°41' O), a 750 m s.n.m. La vegetación arbórea la constituyen las especies *Fitzroya cupressoides*, *Nothofagus nitida*, *Weinmannia trichosperma* y *Drimys winteri* (Tabla I). El sotobosque está compuesto por *Myrceugenia planipes*, *Desfontainia spinosa*, *Crinodendron hookerianum*, *Gaultheria phillyreifolia* y *Pseudopanax laetevirens*. Los registros de producción de semillas se obtuvieron de cuatro parcelas de 0,5 ha (40 x 125 m) cada una. En cada parcela se distribuyeron al azar 24 cajones recolectores de 0,40 x 0,25 x 0,20 m, con una superficie receptora de semillas de 0,1 m<sup>2</sup> por cajón (Donoso 1993).

En ambos sitios, distantes uno de otro aproximadamente 10 km, la recolección de semillas se realizó mensualmente, durante el periodo 1982-1991 en el tipo forestal Siempreverde y 1982-1988 en el tipo forestal Alerce, respectivamente. En ninguno de los sitios de donde se obtuvo la información se cuantificó la eventual remoción de semillas por depredadores. Por lo tanto, deberá entenderse en el texto que las producciones de semillas registradas, corresponden a "disponibilidad" de semillas.

### ANÁLISIS DE DATOS

Tabla I. Síndrome de polinización y años de registro para especies de dos sitios en la Cordillera de la Costa, Valdivia, Chile. Fuente: Hoffmann (1982) y Donoso (1994).

Tipo forestal	Especie	Familia	Síndrome de polinización	Años de registro
Siempreverde	<i>Saxegothaea conspicua</i> Lindl.	Podocarpaceae	Anemófila	10
Siempreverde	<i>Podocarpus nubigena</i> Lindl.	Podocarpaceae	Anemófila	10
Siempreverde	<i>Amomyrtus meli</i> (Phil.) Legr. et Kaus.	Myrtaceae	Entomófila	10
Siempreverde	<i>Drimys winteri</i> J.R. et G.Foster	Winteraceae	Entomófila	10
Siempreverde	<i>Laureliopsis philippiana</i> (Looser) Schodde	Atherospermataceae	Entomófila	10
Siempreverde	<i>Gevuina avellana</i> Mol.	Proteaceae	Entomófila	10
Siempreverde	<i>Amomyrtus luma</i> (Phil.) Legr. et Kaus.	Myrtaceae	Entomófila	10
Siempreverde	<i>Aextoxicon punctatum</i> R. et P.	Aextoxicaceae	Entomófila	10
Siempreverde	<i>Eucryphia cordifolia</i> Cav.	Cunoniaceae	Entomófila	10
Alerce	<i>Fitzroya cupressoides</i> (Mol.) Johnst.	Cupressaceae	Anemófila	7
Alerce	<i>Nothofagus nitida</i> (Phil.) Krasser	Fagaceae	Anemófila	7
Alerce	<i>Drimys winteri</i> J.R. et G.Foster	Winteraceae	Entomófila	7

La variación interanual en la producción de semillas para cada especie en estudio fue cuantificada mediante el coeficiente de variación ( $CV = DE / \text{promedio}$ ). Para estimar la existencia de sincronía para especies que se desarrollan en el mismo sitio (sitio = tipo forestal Siempreverde y Alerce), se realizó un análisis estadístico no paramétrico mediante el coeficiente de concordancia de Kendall ( $W$ ), con el paquete

estadístico Microstat. Para estudiar la sincronía entre las poblaciones de *Drimys winteri* ubicadas en cada sitio se realizó un análisis estadístico paramétrico, con el cálculo del coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ), previa transformación logarítmica para asegurar la normalidad de los datos.

Para analizar el efecto de las variables climáticas (temperatura y precipitación) sobre la

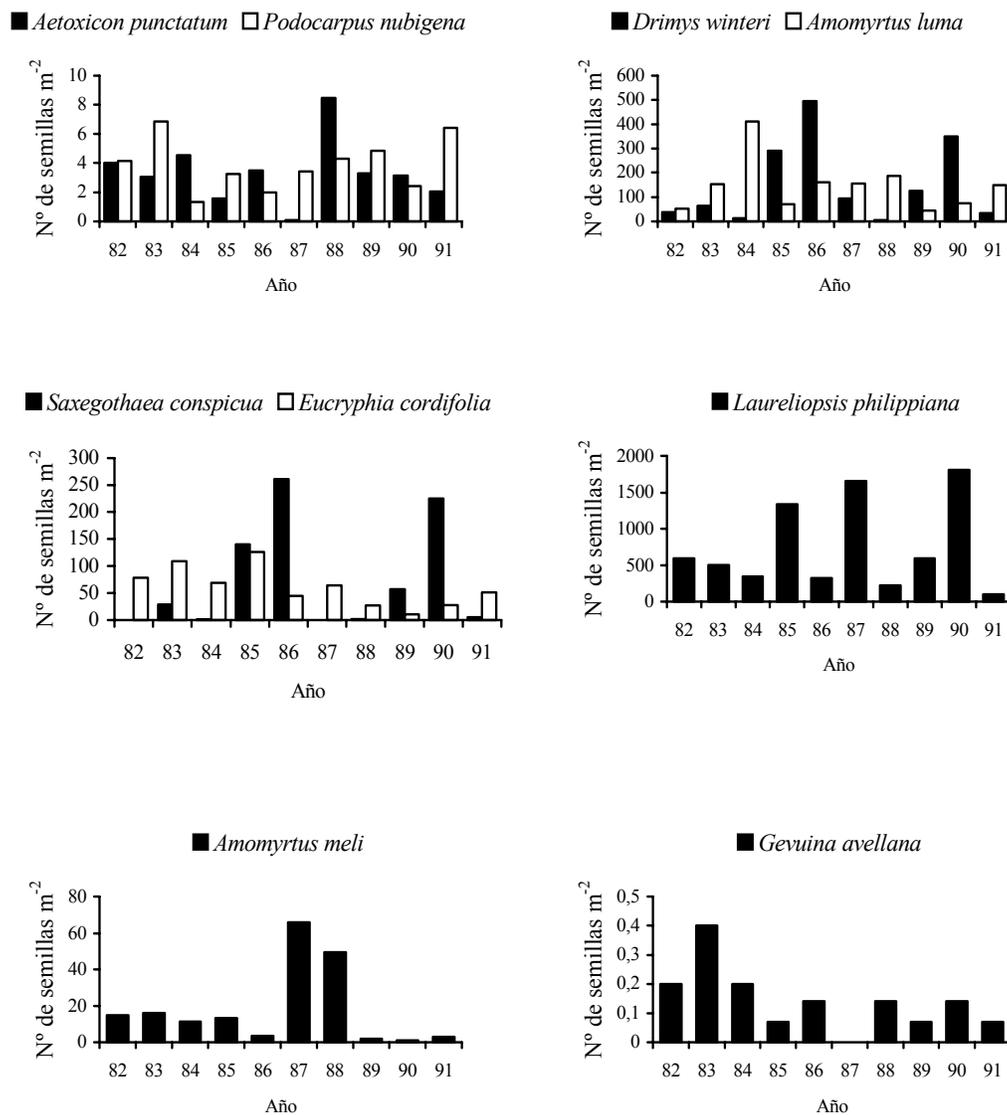


FIGURA 1. Producción interanual de semillas para nueve especies del tipo forestal Siempreverde en Cordillera Pelada, durante 10 años de registro.

producción de semillas (Sork 1993; Owens 1995), se realizó un análisis de correlación a través del paquete computacional SAS V8. Para ello, se agruparon los registros mensuales de temperatura de verano e invierno y la precipitación acumulada de verano, uno y dos años antes (Selas *et al.* 2002). La información climática se obtuvo de la Estación Meteorológica Remehue (40°35' S, 73°08' O) a una altitud de 73 m y distante 65 km de los sitios de estudio.

RESULTADOS

SINCRONÍA EN FRUCTIFICACIÓN

El coeficiente de concordancia de Kendall (*W*) determinó que las especies simpátricas, tanto en el tipo forestal Siempreverde (Fig. 1) como en el tipo forestal Alerce (Fig. 2), no están significativamente sincronizadas en producción interanual de semillas en sus respectivos períodos de medición, con valores de  $W = 0,075$  ( $P = 0,73$ ) y  $W = 0,603$  ( $P = 0,09$ ), respectivamente.

En cambio, el coeficiente de correlación (*r*) de Pearson muestra que la variación interanual en la

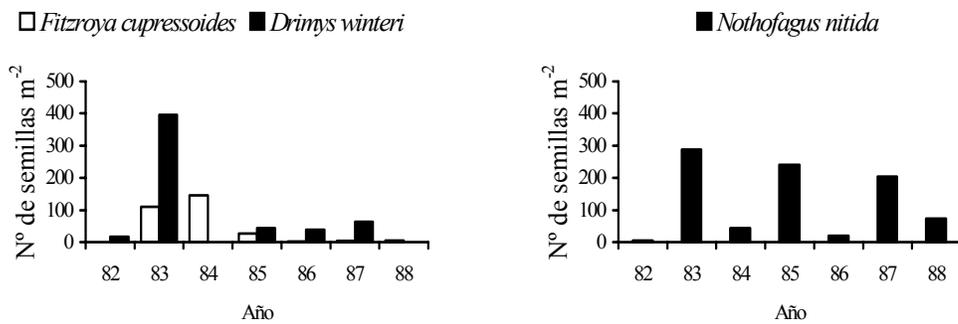


FIGURA 2. Producción interanual de semillas para tres especies del tipo forestal Alerce en Cordillera Pelada, durante siete años de registro.

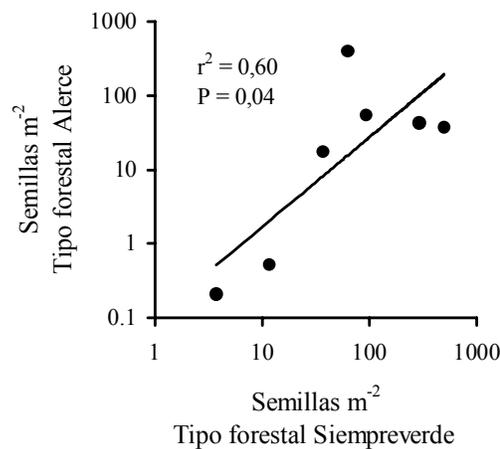


FIGURA 3. Correlación en la producción de semillas de *Drimys winteri* para dos sitios en Cordillera Pelada, Chile.

producción de semillas de las dos poblaciones de *Drimys winteri* está correlacionada significativamente (Fig. 3).

VARIACIÓN INTERANUAL

El coeficiente de variación de la producción de semillas de las especies estudiadas varía entre 0,46 para *Podocarpus nubigena* Lindl. en el tipo forestal Siempreverde (Fig. 4a) y 1,78 para *Drimys winteri* en el tipo forestal Alerce (Fig. 4b), con un promedio de 1,18 para todas las especies evaluadas. En ensamble de especies del tipo forestal Alerce muestra significativamente mayor variación en fructificación (Test-T,  $P = 0,04$ ) con un coeficiente de variación promedio de 1,48 contra sólo 0,88 de las especies que

se desarrollan en el tipo forestal Siempreverde. La mayor variación en el sitio de alta elevación es ejemplificada por las cifras para las dos poblaciones de *D. winteri* (CV = 1,13 en el tipo forestal Siempreverde, versus 1,78 en el tipo forestal Alerce).

Al considerar las especies en estudio de acuerdo a su síndrome de polinización, se determina que las especies anemófilas y entomófilas presentan un coeficiente de variación promedio de 1,12 y 0,96, respectivamente. Esta diferencia no es estadísticamente significativa (Test-T,  $P = 0,56$ ). En el tipo forestal Siempreverde un 78% de las especies son entomófilas ( $n = 7$ ), mientras que en el tipo forestal Alerce, dos de las tres especies (67%) son anemófilas ( $n = 2$ ) (Tabla I).

ANÁLISIS DE CORRELACIÓN

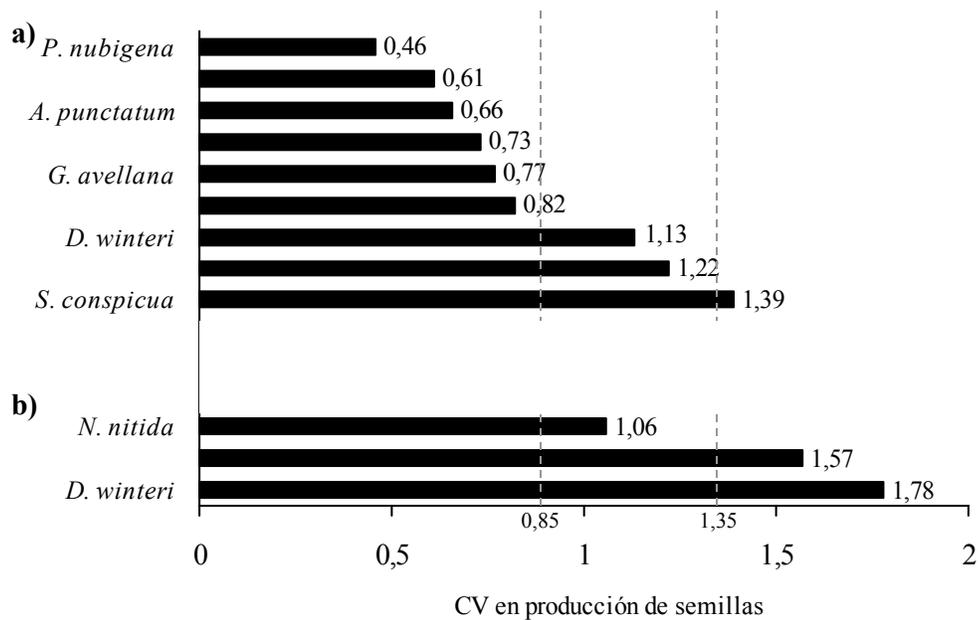


FIGURA 4. Coeficientes de variación en producción de semillas para las especies en estudio del tipo forestal Siempreverde (a) y Alerce (b). Líneas verticales segmentadas indican los límites de presión selectiva o efecto permanente según Kelly *et al.* (2001).

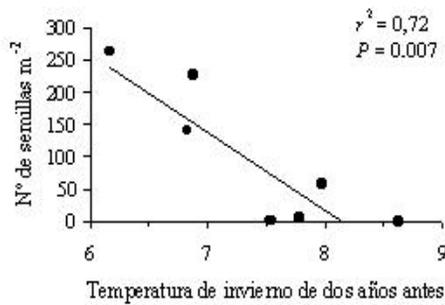
La producción de semillas en el tipo forestal Siempreverde mostró una correlación negativa con la temperatura de invierno dos años antes para las especies *Saxegothaea conspicua* ( $r = -0,72$ ,  $P = 0,007$ ) y *D. winteri* ( $r = -0,80$ ,  $P = 0,017$ ) y con la temperatura de verano dos años antes para la especie *Amomyrtus luma* ( $r = -0,92$ ,  $P = 0,001$ ) (Fig. 5a-c). La especie *Amomyrtus meli* se correlaciona positivamente con la precipitación acumulada de

verano dos años antes ( $r = 0,77$ ,  $P = 0,024$ ) (Fig. 5d). No se encontró correlación para las restantes especies de este tipo forestal.

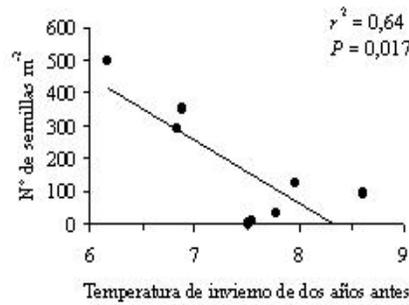
En el tipo forestal Alerce, sólo se encontró correlación para la especie *Drimys winteri*, la que mostró una correlación negativa con la temperatura de verano de un año antes ( $r = -0,82$ ,  $P = 0,044$ ) (Fig. 6).

## DISCUSION

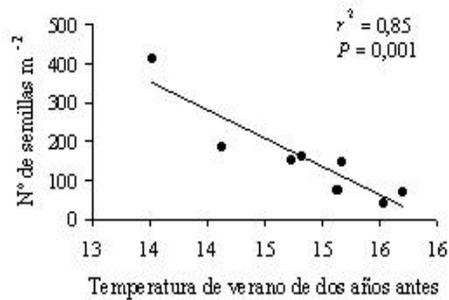
A



B



C



D



FIGURA 5. Valores de producción de semillas de *Saxegothaea conspicua* (a) y *Drimys winteri* (b), con la temperatura media (°C) de invierno de dos años antes; *Amomyrtus luma* (c) con la temperatura media (°C) de verano y *Amomyrtus meli* (d) con la precipitación acumulada (mm) de verano de dos años antes, en el tipo forestal Siempreverde.

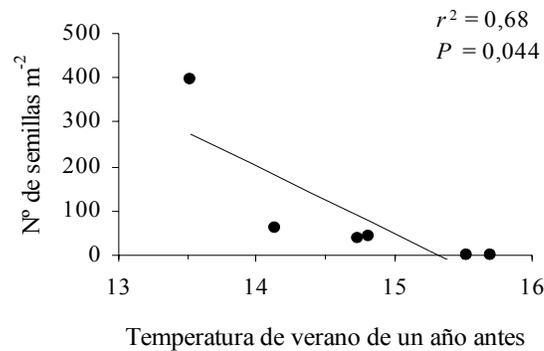


FIGURA 6. Valores de producción de semillas de *Drimys winteri* con la temperatura de verano (°C) de un año antes, en el tipo forestal Alerce.

#### SINCRONÍA EN FRUCTIFICACIÓN

No se encontró una sincronía significativa dentro del ensamble de especies en ninguno de los dos sitios. No obstante, las especies del sitio ocupado por el tipo forestal Alerce mostraron una mayor tendencia a la sincronía ( $P = 0,09$ ), posiblemente debido a su mayor altitud, que implica condiciones medioambientales más restrictivas para el desarrollo de las plantas y el consiguiente efecto sobre la capacidad reproductiva de las especies (Donoso 1993; Houle 1999; Cavieres 2000). Sin embargo, se encontró sincronía entre la producción interanual de semillas de las dos poblaciones de *Drimys winteri* (Fig. 3). Similares resultados encontraron Kelly *et al.* (2000) dentro de especies del género *Chionochloa*, creciendo en sitios diferentes, en Nueva Zelanda. Herrera *et al.* (1998) sostienen que debido a similitudes biológicas en especies del mismo género, probablemente entre éstas existirán correlaciones en cuanto a su producción de semillas. La proximidad física entre los dos sitios en estudio (10 km) explicaría el similar comportamiento de altas o bajas producciones de semillas en ambas poblaciones de *Drimys winteri*, compartiendo factores que afectan la producción de semillas, como por ejemplo el clima o las mismas poblaciones de

insectos polinizadores, afectando de igual forma a ambas poblaciones.

#### VARIACIÓN INTERANUAL

Kelly *et al.* (2001) determinaron que en ausencia de cualquier beneficio selectivo o desventaja debido a una producción de semillas altamente variable, se esperaría tener plantas con coeficientes de variación en el rango 0,85-1,35; especies con CVs menores que 0,85 o mayores a 1,35 serían ejemplos de efectos permanentes o algún tipo de presión selectiva, respectivamente. En este estudio tanto las angiospermas (75% de las especies estudiadas) como las gimnospermas mostraron alta variabilidad en la producción de semillas, típico de especies que presentan “mast seeding” (Kelly *et al.* 2000). No obstante, los valores registrados son inferiores a aquellos obtenidos con especies del género *Chionochloa* en Nueva Zelanda, que presentan los más altos valores de CV publicados en el mundo, y a otras especies de géneros altamente estudiados como *Picea*, *Pinus* y *Quercus* (Kelly *et al.* 2000).

De las dos poblaciones de *Drimys winteri* estudiadas, aquella que se desarrolla a mayor altitud (tipo forestal Alerce) muestra una mayor variación en producción interanual de semillas que la del tipo

forestal Siempreverde (Fig. 4). Este resultado concuerda con lo encontrado por Kelly *et al.* (2001) en bosques naturales de Nueva Zelanda, con la especie anemófila *Nothofagus solandrii*, quienes registraron mayor variación en producción interanual de semillas a medida que se ascendía en altitud, con valores de coeficiente de variación de 1,5, 1,75 y 2,25 a 1.050, 1.190 y 1.340 m, respectivamente. Futuros estudios deberían realizarse para comprobar en *Drimys winteri* esta tendencia a una mayor variación en producción de semillas con la altitud.

Se encontró una diferencia significativa en la variación en producción de semillas entre los dos sitios analizados. La mayor variación mostrada por las especies en el sitio con tipo forestal Alerce concuerda con lo señalado por Webb & Kelly (1993), quienes sostienen que la variación interanual en fructificación es más pronunciada a mayor altitud, tanto dentro como entre especies. Kelly *et al.* (2001) señalaron que las plantas con altos coeficientes de variación son preferentemente aquellas con polinización anemófila. Además, Smith *et al.* (1990) mencionan que coníferas anemófilas y específicamente algunas especies de la familia Cupressaceae presentarían una producción interanual de semillas altamente variable. Aunque nuestro análisis no arrojó diferencia significativa entre los CV promedio de especies anemófilas y entomófilas, el número de especies estudiadas es probablemente insuficiente para evaluar esta propuesta.

De acuerdo a los resultados obtenidos en este estudio, características como el síndrome o tipo de polinización, entendido bajo la hipótesis de eficiencia en polinización, encuentra sólo apoyo parcial. Por otro lado, el efecto del sitio parece ser un elemento de importancia para clarificar tanto aquellas condiciones bajo las cuales poblaciones de plantas presentan sincronía en lo que respecta a su producción interanual de semillas, como también en la variación en producción de semillas que cada una de las especies analizadas presenta en los dos sitios estudiados.

#### ANÁLISIS DE CORRELACIÓN

En el tipo forestal Siempreverde, varias especies mostraron una producción de semillas negativamente correlacionada con parámetros climáticos de dos años antes (Fig. 5). En el tipo forestal Alerce, en

cambio, la especie *Drimys winteri* mostró una correlación con la temperatura de verano un año antes (Fig. 6). Lo expuesto indicaría que en estas especies una buena producción de semilla rara vez ocurre por dos años consecutivos. Similares resultados obtuvieron Selas *et al.* (2002) en *Picea abies* en el sur de Noruega, bajo condiciones climáticas más rigurosas que las de este estudio. En general, la precipitación acumulada de verano y especialmente la temperatura de verano y de invierno, parecen ser importantes factores que controlan la producción de semillas de las especies analizadas.

Futuras investigaciones que consideren periodos de registros de producción de semillas más extensos y en diferentes sitios geográficos que cubran las principales condiciones de hábitat de las especies en estudio podrán determinar si los resultados presentados en este trabajo requieren de alguna reconsideración. Esto requeriría de una base de datos climáticos más amplia, que incluya variables como temperaturas mínimas y máximas de invierno y verano y registro de heladas, las cuales se ha encontrado afectan la producción de semillas (Luomajoki 1993; Owens 1995; Westin *et al.* 1995; Piovesan & Adams 2001; Selas *et al.* 2002),

#### AGRADECIMIENTOS

Se agradece a los revisores anónimos por sus valiosas sugerencias en las versiones iniciales de este manuscrito. Al Dr. Christopher Lusk, por su constante apoyo para la realización de este estudio.

#### BIBLIOGRAFIA

- CAVIERES, L.A. 2000. Variación morfológica de *Phacelia segunda* J.F. GMEL. (Hydrophyllaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en Chile central. *Gayana Botanica* 57: 89-96.
- DONOSO, C. 1993. Producción de semillas y hojarasca de las especies del tipo forestal Alerce (*Fitzroya cupressoides*) de la Cordillera de la Costa de Valdivia, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 53-64.
- DONOSO, C., M. HERNÁNDEZ & C. NAVARRO 1993. Valores de producción de semillas y hojarasca de diferentes especies del tipo forestal Siem-preverde de la Cordillera de la Costa de Valdivia obtenidos durante un período de 10 años. *Bosque* 14: 65-84.
- DONOSO, C. 1994. Bosques templados de Chile y

- Argentina. Variación, estructura y dinámica. Segunda Edición. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 484 pp.
- GALLARDO, M. & C. MERCADO. 1999. Mast seeding of bamboo shrubs and mouse outbreaks in Southern Chile. *Mastozoología Neotropical* 6: 103-111.
- HERRERA, C.M., P. JORDANO, J. GUITIAN & A. TRAVESSET. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: Reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist* 152: 576-594.
- HOFFMANN, A. 1982. Flora Silvestre de Chile; Zona Araucana. Ediciones Fundación Claudio Gay, Santiago, Chile. 258 pp.
- HOSHIZAKI, K. & P.E. HULME. 2002. Mast seeding and predator-mediated indirect interactions in a forest community: evidence from post-dispersal fate of rodent-generated caches. In: *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (Eds. D.J., Levey, W.R. Silva & M. Galleti), pp. 227-239. CAB International, New York.
- HOULE, G. 1999. Mast seeding in *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in an old growth, cold temperate forest of north eastern North America. *Journal of Ecology* 87: 413-422.
- KELLY, D., A.L. HARRISON, W.G. LEE, J. PAYTON, P.R. WILSON & E.M. SCHAUER. 2000. Predator satiation and extreme mast seeding in 11 species of *Chionochloa* (Poaceae). *Oikos* 90: 477-488.
- KELLY, D., D.E. HART & R.B. ALLEN. 2001. Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding. *Ecology* 138: 117-126.
- LUOMAJOKI, A.J. 1993. Phenological measurements of microsporogenesis in trees. *Tree Physiology* 15: 499-505.
- MCKONE, M.J., D. KELLY & W.G. LEE. 1998. Effect of climate change on mast seeding frequency of mass flowering and escapes from specialist insect seed predators. *Global Change Biology* 4: 591-596.
- MURÚA, R. & L. GONZÁLEZ. 1985. Producción de semillas de especies arbóreas en la pluviselva valdiviana. *Bosque* 6: 15-23.
- OWENS, J.N. 1995. Constraints to seed production: temperate and tropical trees. *Tree Physiology* 15: 477-484.
- PIOVESAN, G. & M. BERNABEI. 1997. L'influenza delle precipitazioni estive sulla crescita e la riproduzione del faggio (*Fagus sylvatica* L.) in una stazione meridionale dell'areale. *Italia Forestale e Montana* 6: 444-459.
- PIOVESAN, G. & J.M. ADAMS. 2001. Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Canadian Journal of Botany* 79: 1039-1047.
- REES, M., D. KELLY & O.N. BJORNSTAD. 2002. Snow tussocks, chaos, and the evolution of mast seeding. *American Naturalist* 160: 44-59.
- SCHNURR, J.A., J.M. SHOCKEY, G.-J. DE BOER & J.A. BROWSE. 2002. Fatty acid export from the chloroplast. Molecular characterization of a major plastidial acyl-coenzyme A synthetase from *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 129: 1700-1709.
- SELAS, V. 2000. Seed production of a masting dwarf shrub, *Vaccinium myrtillus*, in relation to previous reproduction and weather. *Canadian Journal of Botany* 78: 423-429.
- SELAS, V., G. PIOVESAN, J. ADAMS & M. BERNABEI. 2002. Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 217-225.
- SMITH, C., J. HAMRICK, & C. KRAMER. 1990. The advantage of mast years for wind pollination. *American Naturalist* 136: 154-166.
- SORK, V.L. 1993. Evolutionary ecology of mast seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp). *Vegetatio* 107/108: 133-147.
- WEBB, C.J. & D. KELLY. 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 442-447.
- WESTIN, J., L.G. SUNDBLAD & J. E. HALLGREN. 1995. Seasonal variation in photochemical activity and hardness in clones of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology* 15: 685-689.

Fecha de recepción: 26.01.04  
Fecha de aceptación: 20.04.04