

EFFECTOS DEL FLORECIMIENTO DEL ARBUSTO *CHUSQUEA QUILA* KUNTH (POACEAE) SOBRE LA DEMOGRAFIA DE POBLACIONES DE ROEDORES DE LOS BOSQUES TEMPLADOS FRIOS DEL SUR CHILENO

Flowering effects of the shrub *Chusquea quila* Kunth (Poaceae) on demography of rodent populations of the temperate rain forest in Southern Chile

R. MURUA,* L. A. GONZALEZ', M. GONZALEZ** Y C. JOFRE'

RESUMEN

El florecimiento y posterior semillación del arbusto *Chusquea quila* es un fenómeno recurrente y cíclico en periodos supraanuales. La producción estival de semillas de *Ch. quila* en 1994, medida en el bosque nativo, alcanzó la cifra de 51.3 millones/ha con una viabilidad entre el 76-89%. La enorme cantidad de recursos alimentarios disponibles ha permitido sostener la hipótesis que los aumentos en densidad de roedores (ratadas) estarían compuestas principalmente por especies granívoras del bosque que tendrían una respuesta instantánea a la cantidad de recurso.

En dos áreas con *Ch. quila* florecida, en 1994 en el Bosque Experimental San Martín y en 1995 en Peulla (Parque Nacional Vicente Pérez Rosales) se establecieron retículos de 12 x 12m y 10 x 10m respectivamente, con una trampa Sherman por estación durante el otoño-invierno. Se utilizó el método de Captura Marcaje y Recaptura. La densidad se calculó con el índice de Lincoln.

En ambas áreas se detectó una explosión poblacional. Esta fue 14 veces más elevada en el mes de abril que en el mismo mes de años previos en San Martín, alcanzando en invierno a 172 animales/ha. En Peulla alcanzó 255 animales/ha en el mes de julio. En San Martín el incremento se produjo por aumento de la especie granívora *Oryzomys longicaudatus* (85%-90% de la población total). En Peulla la especie omnívora *Abrothrix olivaceus* fue un 93% del total colectado. Los individuos adultos de *O. longicaudatus* de la población de San Martín fueron más grandes y pesados (10-50g machos y 13-43g hembras) en cambio *A. olivaceus* de la población de Peulla los individuos adultos mantienen sus pesos (14g-23.5g en machos y 13.5g - 26.5g en hembras). Hay diferencias también en la proporción de sexos. En San Martín dominan inicialmente (abril) los machos (74,63%) para finalizar sin diferencias (julio); en cambio en la población de Peulla dominan la hembras con un 60,23%.

ABSTRACT

Flowering and seeding of a Chilean shrub (*Chusquea quila*) occur in long interannual cycle. The enormous amount of seeds produced (51.3 millions/ha in 1994) provided abundant food resources for granivorous rodent species inhabiting temperate rain forests. This would explain the outbreak of rodents, named locally "ratadas", that are associated with this cyclic phenomenon.

Two areas with flowering of *Ch. quila*, in 1994 in San Martín Experimental forest and in 1995 in Peulla sector of Vicente Pérez Rosales National Park were studied.

Two grids of 12x12 and 10x10 traps, one Sherman trap per station were established in San Martín and Peulla, respectively. Abundance was estimated with Capture and Recapture Method. The Lincoln indice was utilized.

In San Martín a population increase of 14 times greater was detected than figures found in the month of the peak in previous years. The total of animals collected in winter was 172 animals/ha in San Martín, whereas in Peulla in one month (july) were collected 255 animals/ha. Ninety percent of the total population collected in San Martín was formed by the granivorous species *Oryzomys longicaudatus* but in Peulla 93% of the population was the omnivorous species *Abrothrix olivaceus* both species codominant in these forests. There were also found differences on demographic features in both populations. Animals from San Martín were bigger and heavier with a sex proportion skewed to males (76,63%). In Peulla no changes in weight or sizes were detected in *A. olivaceus* and sex proportion was skewed to females with a 60,23%.

KEYWORDS: Rodents outbreaks. Plant-animal interactions. Small mammals populations. Chile. *Chusquea quila*.

*Instituto de Ecología y Evolución, Fac. de Ciencias,

**Instituto de Silvicultura, Fac. Cs. Forestales, Universidad Austral de Chile, casilla 567, Valdivia, Chile, S.A.

INTRODUCCION

En la zona centro-sur de Chile, extensas superficies con bosques nativos son y han sido alteradas y destruidas por causas antrópicas tales como incendios y explotación forestal, y en menor grado, por catástrofes naturales.

Entre las especies arbustivas que profusamente colonizan estas áreas se encuentran principalmente quila (*Chusquea quila* Kunth) y coligüe (*Chusquea coleou* Desvaux), dependiendo de la altitud en la cual se hayan producido estas alteraciones.

La bambúcea *Chusquea quila* en Chile, se distribuye entre las provincias de Cautín y Chiloé, bajo los 600 msnm aproximadamente (Muñoz, 1980; Hoffmann, 1982). Cuando crece en áreas despejadas, forma matorrales monoespecíficos impenetrables que son comúnmente llamados "quilantales" o "quilantos" (Veblen *et al.*, 1979; Hoffmann, 1982). Su crecimiento vigoroso y exuberante presentando incluso una condición de trepadora facultativa alcanzando hasta más de 20 m de altura (Donoso, 1993; Schlegel, 1993) determina que la regeneración de especies arbóreas, principalmente intolerantes a la sombra, como son las especies de *Nothofagus*, sean inhibidas en su crecimiento o presenten serias dificultades para establecer su regeneración, lo que complica notoriamente las operaciones de manejo del bosque nativo (Medina y Ojeda, 1972).

Uno de los rasgos peculiares de esta especie, como de muchas bambúceas, es su prolongado ciclo vital. Ella presenta una floración periódica y gregaria (sincrónica) y posteriormente muere. Esto significa que un 70 a 90 % de su población florece en una misma temporada en un área relativamente extensa (Schlegel, 1993).

No existe un consenso claro en la literatura sobre la periodicidad en que ocurriría cada ciclo y se habla de que las floraciones se presentarían a intervalos de 10 a 30 años aproximadamente (Muñoz, 1980; Schlegel, 1993).

Asociados a esos florecimientos cíclicos de la quila, se tienen informaciones anecdóticas y aisladas, de aumentos incontrolados de especies de roedores, asociados a los hábitats de matorral y bosque higrófilo templado, ocurrida después de una floración masiva y fructificación de *Chusquea*, llegando en algunos casos a constituir plagas en cultivos y sitios de almacenaje. Un caso es el descrito para la especie *Oryzomys longicaudatus* que multiplica su población en exceso como respuesta a la rica alimentación que le brindan las semillas de *Ch. quila*

(Mann, 1978). Este mismo autor señala también, que bajo la influencia de esta alimentación (probablemente rica en vitamina E) aumenta la reproducción de esta especie, agudizando la problemática de sobrevida de enormes masas poblacionales.

Otras "ratadas" con grandes números de roedores, han sido descritas en Chile, Perú y en el lado este de los Andes, pero éstas parecen estar relacionadas con sucesos extrínsecos, no predecibles, tales como precipitaciones y consecuentes cambios en la producción de biomasa vegetal en zonas áridas (Hershkovitz, 1962; Pearson, 1975; Pefaur *et al.*, 1979).

En los bosques nativos dominados por *Nothofagus* de tierras bajas, las especies de cricétidos más abundantes son *Abrothrix olivaceus*, *Oryzomys longicaudatus* y *Abrothrix longipilis* (González *et al.*, 1982; Murúa y González, 1985; Murúa *et al.*, 1986). Las dos primeras especies muestran predecibles aumentos durante otoño e invierno y fuertes declinaciones a fines de éste. Es importante destacar que *O. longicaudatus* presenta fluctuaciones interanuales relacionadas con la disponibilidad de semillas por ser una especie esencialmente granívora (González *et al.*, 1989).

Por las características señaladas, la floración acaecida en la primavera y verano del año 1992-1993 de una de las bambúceas (*Ch. quila*) constituye un hecho muy especial y de significativa importancia. Esto permite estudiar, por un lado, la dinámica regenerativa de los bosques nativos de las tierras bajas del sur de Chile dominados por especies arbóreas de *Nothofagus*, y por otro el efecto de la semillación sobre la dinámica poblacional de los roedores cricétidos habitantes de estos bosques.

En el presente trabajo se analiza la influencia de la abundancia de semillas sobre las poblaciones de roedores. Se postula que la mayor cantidad de recurso alimentario disponible en el bosque produciría una respuesta instantánea de las especies esencialmente granívoras de los ensambles de roedores, con aumentos en sus tamaños poblacionales y cambios demográficos ya sea en su estructura etaria, proporción de sexos y peso corporal.

MATERIAL Y METODOS

En la región de los Lagos en el sur de Chile, se eligieron dos áreas, una en la zona de la cordillera de la costa, el Bosque Experimental San Martín (39° 38' Lat. S 73° 7' Long. O) y otra en la pre Cordillera de los Andes, el Parque Nacional Vicente Pérez

Rosales, sector Peulla (41° 15' Lat. S 72° 10' Long. O) que presentaban abundantes matorrales de *Chusquea* spp. con diferentes grados de florecimiento (Fig. 1).

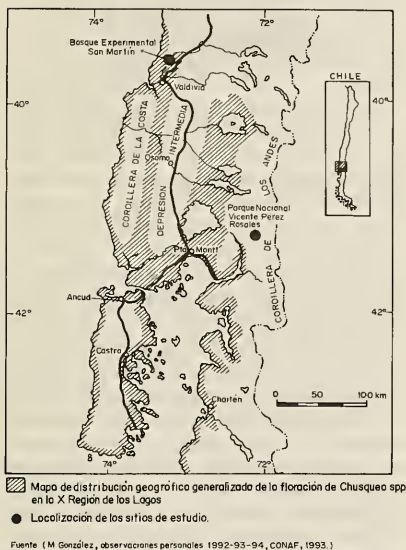


FIGURA 1. Distribución geográfica del florecimiento de la *Chusquea* spp. en la Décima Región Administrativa de Chile (Región de los Lagos) en 1993-94.

El Bosque Experimental San Martín, que ha venido siendo monitoreado desde hace 15 años, se encuentra a 60 msnm y se caracteriza por presentar las especies arbóreas dominantes como Roble (*Nothofagus obliqua*), Mañío (*Podocarpus saligna*), Olivillo (*Aextoxicon punctatum*) y Ulmo (*Eucryphia cordifolia*), en suelos de origen volcánico y con precipitaciones que superan los 2000 mm concentrados en un 80% en los meses de otoño e invierno.

El sector Peulla del Parque N. Vicente Pérez Rosales está ubicado a 500 msnm y se caracteriza por un bosque siempre verde con alta participación de especies como Ulmo (*E. cordifolia*), Tapa (*Laurelia philippiana*), Coigüe (*Nothofagus dombeyi*) y Olivillo (*A. punctatum*) con suelos volcánicos y precipitaciones que superan los 2500 mm anuales.

1. Estimación de la producción de semilla de *Chusquea* spp.

En el bosque San Martín se instalaron 21 cajones de 50 x 25 x 15 cm (0.125m²) cada uno para coleccionar semillas y hojarasca de *Chusquea* spp. que fueron dispuestos al azar en distintos sectores del bosque cubiertos por esta especie, en los meses de verano y otoño de 1993, los cuales fueron controlados semanalmente. Esta medición no se hizo en Peulla porque no se tenía un monitoreo continuo del área.

2. Estimación de la abundancia de los roedores cricétidos

En los sitios de muestreo se emplearon retículos de diferentes tamaños. En San Martín se mantuvo el retículo con el que se han monitoreado las especies de roedores cricétidos dominantes desde 1979 a la fecha. El retículo tiene una configuración de 12 x 12 trampas Sherman medianas, una por estación a 10 m de intervalo cubriendo un área de 1.21 has. Los censos se realizaron por 6 días mensualmente y los animales capturados fueron marcados con anillos numerados. En Peulla la configuración del retículo fue de 10 x 10 m, una trampa Sherman por estación a 10 m intervalo, cubriendo un área de 0.81 has. Los animales fueron también marcados con anillos y los censos se realizaron en julio y septiembre de 1995 durante 5 días.

Los individuos colectados fueron pesados, medidos y estimada su condición reproductiva por caracteres externos, testículos escrotales en machos y vaginas perforadas, evidencias de preñez o lactancia en las hembras. Todos los animales fueron liberados en el punto de captura.

La densidad para cada retículo se calculó mediante el índice de Lincoln modificado por Bailey (1951). Para efecto del método se consideró como primer censo a los animales capturados en los primeros 3 días y como segundo censo los capturados en los restantes días del período de muestreo. Se agregó un área de influencia correspondiente a una cinta cuya dimensión es la mitad de la distancia máxima entre dos capturas sucesivas. Se estimaron parámetros demográficos como el peso corporal, la proporción de sexos y edad según Krebs (1978) y Jensen (1982).

RESULTADOS Y DISCUSION

En la Fig. 2 se muestran los resultados de la producción de semillas colectada semanalmente en el verano 1993-94 para la especie *Chusquea quila*. Para una mayor claridad se hace presente que en años anteriores desde que se inició el monitoreo no ha habido producción de semillas de *quila*. La mayor caída de semillas se observa en la segunda semana de enero, donde alcanza su valor máximo de 51,3 millones de semillas /ha. A partir de este punto se inicia la declinación de la caída de semillas, que se hace gradual en las semanas siguientes, hasta fines de febrero, donde los valores de semillas son bajos y se mantienen sin grandes variaciones hasta marzo.

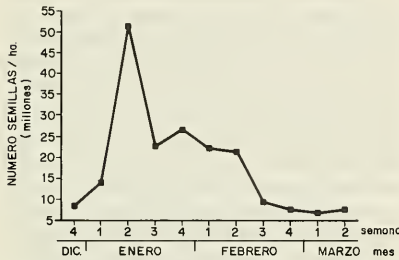


FIGURA 2. Número de semillas de *Chusquea quila* colectadas durante el verano 1993-94 en la localidad de San Martín, Valdivia.

La Fig. 3 muestra la producción de materia seca total desglosada en semillas y hojarasca. La tendencia de la curva del peso seco en las primeras 6 semanas, sigue el patrón observado en la producción de semillas. De hecho el peso seco de las semillas es el componente que aporta más biomasa en esa fase. Sin embargo, el peso seco de la hojarasca es más abundante al inicio y al final del verano, lo que eleva la curva cambiando su patrón. Los períodos de mayor cantidad de hojarasca corresponden a la caída de hoja y desecamiento de las plantas de *quila*.

Otro aspecto de interés es la viabilidad de las semillas. Se observó durante el verano 93-94 que las semillas colectadas en las cajas trampas presentaron una alta viabilidad, con un rango entre 76 al 89% de semillas viables. Sería esperable que los depredadores de semillas prefieran las que son

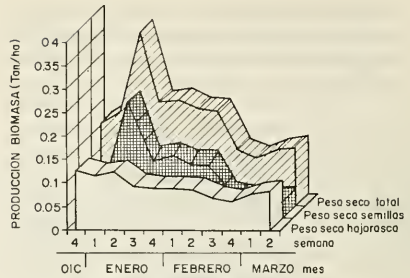


FIGURA 3. Cantidad de materia seca estimada durante el verano 1993-94 en la localidad de San Martín.

viables pues contienen la energía y nutrientes en niveles apropiados comparadas con las semillas vanas que presentan solo cáscara.

Los roedores cricétidos que habitan el bosque templado frío presentan un ciclo anual que se caracteriza por un incremento del número de individuos en los meses de otoño e invierno en las especies *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, y en verano en *A. longipilis* (Murúa y González, 1986, en revisión). En el año de florecimiento de la *quila* en el Bosque Experimental San Martín (93-94) en abril de 1994 se observó un incremento en el número de individuos de *O. longicaudatus* de 14 veces sobre los valores de animales supuestos vivos registrados para ese mes en años anteriores y en el siguiente (Tabla 1).

Pero no sólo se presenta un cambio en los números totales de individuos, sino también hay un cambio en la proporción de las especies presentes durante el otoño. En San Martín, en 1994 predomina claramente *O. longicaudatus* representando entre el 83 al 91% de los animales colectados. Este mayor aumento en número y en la importancia relativa en el ensamble, puede interpretarse como una respuesta instantánea de *O. longicaudatus* al aumento importante de semillas de *quila* en el piso del bosque que alcanza su punto máximo en el verano previo.

TABLA 1. Número de animales colectados en el mes de abril en el retículo de Bosque en el Fundo San Martín.

Año	<i>Abrothrix olivaceus</i>	<i>Oryzomys longicaudatus</i>
1989	12	10
1993	3	7
1994	13	140
1995	8	2

Este hallazgo es coincidente con la conducta de esta especie con otras semillas arbóreas del bosque, que lo han definido como un seguidor de las condiciones del ambiente "environmental tracker", fluctuando sus números según la abundancia del recurso semilla (González *et al.*, 1989).

La ratada registrada en Peulla en julio de 1995, es diferente a la registrada en San Martín. En primer lugar la especie de roedor cricétido que domina ampliamente en el sitio de muestreo fue *A. olivaceus*, constituyendo el 93% del total de los animales colectados que incluyó también a *O. longicaudatus*. *A. olivaceus* no es granívoro estricto sino más bien omnívoro ya que incluye en su dieta componente animal (insectos), componente vegetal, plantas verdes, hongos, además de semillas (Murúa y González, 1981). En segundo lugar los animales eran pequeños, livianos y de la muestra sacrificada para estudios de laboratorio se constató que el 88% correspondían a animales jóvenes. El muestreo realizado en julio en el retículo entregó un valor de 255 animales /ha. Esta cifra cae violentamente en septiembre donde un solo animal fue colectado con el mismo esfuerzo de captura, es decir en dos meses la población desapareció en forma completa.

Se observaron otras diferencias demográficas como fueron los pesos corporales y la proporción de sexos de los animales en las especies que produjeron la ratada en San Martín y Peulla.

En cuanto al peso de los animales no se observaron diferencias significativas entre machos y hembras en las dos localidades, por lo cual los datos se agruparon y se compararon los totales entre ellas. Los *A. olivaceus* colectados en San Martín fueron significativamente más pesados que los animales de Peulla ($Z=6.20922$, prueba para términos no pareados, $P < 0,05$) (Tabla.2).

Los *O. longicaudatus* capturados en San Martín son también grandes y pesados observándose una disminución gradual de los pesos promedios a lo largo del otoño-invierno (abril=32.3 g; mayo=29.64

g; junio=28.73 g y julio=26.22 g), lo que se puede asociar con la disminución de la cantidad de recursos alimentarios, que determina una caída gradual de los pesos y números. En Peulla los pesos de los animales son menores y la población se caracteriza por estar conformada por animales jóvenes.

En cuanto a la proporción de sexos de *O. longicaudatus* se observó en San Martín un mayor número de machos en el mes con el punto máximo de la ratada (abril) con un 74.6 %, y luego una disminución en los meses siguientes para alcanzar en julio una proporción de 1:1. En cambio, en Peulla *A. olivaceus* presentó una mayor proporción de hembras en el mes máximo (julio) de la ratada con un 60.2%.

La situación descrita en el Bosque Experimental San Martín se ajusta a la hipótesis planteada inicialmente, en que la mayor abundancia de recursos alimentarios (semillas de *quila*) produce un aumento en el tamaño de la población de los roedores granívoros como es el caso de *O. longicaudatus*. Esta abundancia de recursos hace las veces de un "dispersal sink" (*sensu* Lidicker, 1975) que atrae hacia el área a individuos de zonas periféricas, que pueden establecerse por la mayor cantidad de alimento disponible y explica la respuesta instantánea de la población que en la misma estación aumenta sus números. El claro sesgo observado hacia una mayor proporción de machos característico de esta especie (Murúa *et al.* 1986), apoya las condiciones de elevada vagilidad que presenta la especie.

En Peulla la colecta realizada en julio, que corresponde al final del período de reclutamiento dentro del ciclo anual descrito (Murúa y González, 1986), muestra una población constituida por animales jóvenes nacidos en la estación y que sobrevivirían en el área por la cantidad de recurso disponible. La ratada estuvo formada por los animales nacidos y reclutados en la estación. Por otra parte, se ha detectado en *A. olivaceus* hembras muy precoces de 13g de peso preñadas y con varias preñeces y grandes camadas en la estación (González *et al.*, 1988). Una elevada fecundidad y sobrevivencia podría dar cuenta de los números de animales encontrados en el área en el punto máximo de la ratada. Este hecho estaría de acuerdo con la idea de un aumento de la fecundidad debido a la presencia de algún compuesto químico, en la semilla de *quila* como ha sido sugerido por Mann (1978), que afecta positivamente la fecundidad de las hembras. Los animales emigran del lugar una vez que los recursos escasean, con fuertes mortalidades en la población que la lleva a una extinción local. La extinción casi

TABLA.2. Pesos de ejemplares *Abrothrix olivaceus* colectados en las localidades de Peulla y San Martín en el mes de Julio de 1995.

<i>Abrothrix olivaceus</i>	Peulla	San Martín
Total animales	132,0	30,0
Peso promedio	17,4 g	21,8 g
Desviación estándar	2,70	3,07
Peso máximo	26,5 g	28,0 g
Peso mínimo	13,5 g	17,0 g

(Test Unpaired, $Z=5.3466$, $P < 0,001$)

completa fue observada en las colectas de septiem-
bre dos meses más tarde de la ratada.

De acuerdo a las hipótesis adelantadas para explicar la ratada, las dos especies de roedores cricétidos responderían de forma diferente a la mayor abundancia de recursos de semillas de *quila* en el área. Estas respuestas serían concordantes con el perfil demográfico de las poblaciones, el que se ajusta a las condiciones ambientales y a las restricciones internas (morfológicas, ecoetológicas, genéticas) de la especie.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Freddy Mondaca y Pedro Muñoz su colaboración en terreno. Se agradece además a la Corporación Nacional Forestal (CONAF) por la autorización para trabajar en el Parque Vicente Pérez Rosales. (Financiado por Proyectos DIUACH N° S-94 -21 y FONDECYT N° 1951206)

BIBLIOGRAFIA

- Bailey, J.A. 1951. In estimating the size of mobile populations from recapture data. *Biometrika* 38(3-4):293-306.
- Donoso, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. *Ecología Forestal*. Ed. Universitaria, Santiago, Chile, 487 págs.
- González, L.A., Murúa, R. y Feito, R. 1982. Densidad poblacional y padrones de actividad espacial de *Akodon olivaceus* (Rodentia, Cricetidae) en hábitats diferentes: 935-947. In: P.Salinas (Ed) *Zoología Neotropical*, Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología, Mérida, Venezuela. 1521 págs.
- González, L.A., Murúa, R., Meserve, P. y C. Jofré 1988. Consecuencias demográficas de la manipulación experimental en la composición de edades de *Akodon olivaceus* (Rodentia, Cricetidae). *Bol.Soc. Biol. Concepción*.58:57-67.
- González, L.A., Murúa, R y Jofré, C. 1989. The effect of seed availability on population density of *Oryzomys* in southern Chile. *Journal of Mammalogy*, 70(2): 401-403.
- Hershkovitz, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phylogeny group. *Fieldiana Zoology* 46: 1-254.
- Hoffmann, A. 1982. Flora silvestre de Chile. Zona Araucana. 2da Edición, Fundación Claudio Gay. Santiago. 258 págs.
- Jensen, J. 1982. Seed production and outbreaks of no-cyclic rodent populations in deciduous forest. *Oecologia* (Berlin), 54: 184-192.
- Krebs, C.J. 1978. *Ecology. The experimental Analysis of Distribution and Abundance*, 2nd edition, Harper and Row, London, 694 págs.
- Lidicker, W.Z. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals: 103-128. In: Golley F, Petruszewicz K, and L. Ryszkowski (eds.). *Small mammals: their productivity and population dynamic*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Mann, G. 1978. Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana, Zoología* (Concepción-Chile) 40:1-342.
- Medina, G. y Ojeda, J.F. 1972. Alcance sobre el comportamiento regenerativo del raulí (*Nothofagus alpina*) (Poep. et Endl. Oerst) y sus principales especies asociadas. Tesis, Fac. Ing. Forestal, U. Austral de Chile.
- Muñoz, M. 1980. Flora de Parque Nacional Puyehue. Santiago.
- Murúa, R., y González, L.A. 1981. Estudio de preferencias y hábitos alimentarios en dos especies de roedores cricétidos. *Medio Ambiente* (Valdivia-Chile) 5: 115-124.
- Murúa, R., y González, L.A. 1985. A cycling population of *Akodon olivaceus* (Cricetidae) in a temperate rain forest in Chile. *Acta Zoologica Fennica*, 173: 77-79.
- Murúa, R., González, L.A. y Meserve, P.L. 1986. Population ecology of *Oryzomys longicaudatus* Philippii (Rodentia: Cricetidae) in southern Chile. *Journal of Animal Ecology*, 55: 281-293.
- Murúa, R., y González, L.A. 1986. Regulation of numbers in two neotropical rodent species in southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 39 : 193-200.
- Pearson, O. 1975. An outbreak of mice in the coastal desert of Perú. *Mammalia*, 39:375-386.
- Pefaur, J., Yáñez, J & Jaksic, F. 1979. Biological and environmental aspects of a mouse outbreak in the semiarid region of Chile. *Mammalia*, 43: 313-322.
- Schlegel, F. 1993. El problema de la floración. *Revista Chile Forestal*, 206: 36-37.
- Veblen, T., Donoso, C., Schlegel, F. M. & Escobar, B. 1981. Forest dynamics in South-Central Chile. *Journal of Biogeography*, 8: 2111-2247.
- Veblen, T., Veblen, A. y Schlegel, F. 1979. Pattern in mixed evergreen- deciduous *Nothofagus* forest in the valdivian Andes, Chile. *Journal of Ecology* 67: 809-823.