

VCH-FC
MAO-0
S657
C.1

FENOLOGIA DE PLANTAS LEÑOSAS DEL BOSQUE DE CHILOE:
RELACION CON FACTORES BIOTICOS Y ABIOTICOS

Tesis presentada a la Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas, mención Botánica.

FACULTAD DE CIENCIAS

CECILIA SMITH RAMIREZ

Enero 1992

Director de Tesis : Dr. Juan Armesto Zamudio



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que
la Tesis de Magister presentada por el Candidato

CECILIA SMITH RAMIREZ

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito
de Tesis para el Grado de Magister en ciencias Biológicas con
mención en Botánica.

Director de Tesis
Dr. Juan Armesto Zamudio

Juan J. Armesto

Comisión informante de Tesis

Dra. Carolina Villagrán

Dra. Mary Kalin de Arroyo

Dra. Alicia Hoffmann

Dr. Italo Serey

Carolina Villagrán
Mary Kalin de Arroyo
Alicia Hoffmann
Italo Serey



A MIS PADRES



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que colaboraron en la elaboración de esta tesis: Dr. Juan Armesto, Dr. Lafayette Eaton, y Dr. Francisco Squeo.

En forma muy especial agradezco la gran y desinteresada ayuda proporcionada en terreno por " la familia Aguila" de Chiloé: Don Carmelo y doña Emilia, Juan y la María, Carlos, "Chon", "Canco" y la Juana, el Pedrito, la Cristina, el Emilio, y por supuesto agradezco a mi pequeña guía Ximena Aguila.

Para la elaboración de ésta tesis se recibieron aportes en dinero de los proyectos D.T.I. B 2210 - 8945 y Fondecyt 860.



INDICE

DEDICATORIA.	i
AGRADECIMIENTOS	ii
INDICE	iii
LISTA DE TABLAS	vi
LISTA DE FIGURAS	vii
RESUMEN	1
INTRODUCCION	4
OBJETIVOS	9
AREA DE ESTUDIO	10
1. Localidad, geomorfología y suelos	10
2. Vegetación y flora	12
3. Clima	13
METODOS	17
1. Registro fenológico	17
2. Registro de clima	19
3. Análisis de los datos	20
3.1 Comparación entre la fenología de distintos grupos de especies (factores bióticos).	20
3.2 Pruebas estadísticas usadas	24
3.2.1. Prueba exacta de independencia de datos de Fisher	24
2. Sobreposición	25
3.3 Relación entre fenología y factores abióticos	26
RESULTADOS	27
1. Patrones fenológicos	27
1.1. Floración	27
1.1.a. Patrón comunitario	27
1.1.b. Duración de la fenofase	39
1.1.c. Sincronía interanual	41
1.2. Fructificación	44
1.2.a. Patrón comunitario	44
1.2.b. Duración de la fenofase	50
1.2.c. Sincronía interanual	51
2. Relación entre fenología y factores bióticos y abióticos	53
2.1. Factores bióticos	53
	iii

2.1.a. Forma de vida	53
2.1.b. Síndrome de polinización	58
2.1.c. Síndrome de dispersión de semillas	61
2.1.d. Formación vegetacional	64
2.1.e. Carácter sucesional de las especies	66
2.1.f. Afinidades taxonómicas	68
2.1.g. Relación entre el tamaño del fruto y la época de floración y fructificación	73
2.2. Relación entre la fenología y factores abióticos	75
2.2.a. Temperatura	75
2.2.b. Humedad relativa del aire	76
2.2.c. Precipitación	79
2.2.d. Análisis de regresión múltiple	80
DISCUSION	83
CONCLUSIONES	100
BIBLIOGRAFIA	102
APENDICE	107

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Matriz de correlaciones de pares de especies (N = 1326).....	21
Tabla 2. Variación en las fechas de inicio de la floración y fructificación de las especies, con respecto a 1987.....	43
Tabla 3. Variación en las fechas de los máximos de floración y fructificación de las especies con respecto a 1987.....	43
Tabla 4. Largo de los estados de floración y fructificación (fruto inmaduro y maduro) para todas las especies, y para las distintas formas de vida, en el bosque de Chiloé.....	55
Tabla 5. La mediana de la sobreposición (50%) de la floración y fructificación, y de los grupos bióticos analizados.....	56
Tabla 6. Máximos de floración y fructificación de las especies de las familias representadas por más de una especie en el bosque de Chiloé.....	69
Tabla 7. Coeficientes de correlación de temperatura, humedad, precipitación y regresión múltiple, para floración y fructificación.....	78

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. El área de estudio se localizó en la Isla Grande de Chiloé	11
FIGURA 2. Diagrama de temperatura media máxima y mínima y de precipitación en el año 1987 para la ciudad de Castro	14
FIGURA 3. Diagrama de temperatura media máxima y mínima, y humedad relativa del aire, para el año 1987, para el sector alto del sitio de estudio.....	16
FIGURA 4. Períodos de floración y fructificación de las especies del bosque de Chiloé en los dos años de estudio.....	28
FIGURA 5. Número de especies en yemación y anthesis, en los dos años de estudio.....	31
FIGURA 6. Frecuencias acumulativas de similitud de floración y de fructificación.....	34
FIGURA 7. Número de especies que iniciaron su floración en cada mes, y número de especies que alcanzaron su máximo de actividad (medido en rangos) en cada mes, en un año de datos.....	35
FIGURA 8. Número de especies en floración, número de individuos en floración y cantidad de flores (medido en rangos, para cada individuo), en los dos años de estudio.....	37
FIGURA 9. Porcentaje de individuos (independiente de las especies) que fueron encontrados en cada rango de abundancia de flores y frutos.....	38
FIGURA 10. Distribución de los meses de duración de la floración y de fructificación.....	40
FIGURA 11. Variación en el número de especies en floración en los dos años de estudio.....	42
FIGURA 12. Número de especies en fruto inmaduro y fruto maduro, en los dos años de estudio.....	46
FIGURA 13. Relación entre las especies en estado de fruto maduro de la comunidad en comparación con las especies en estado de frutos maduro, correspondientes a las temporadas de floración del año 1987 y 1988.....	47

FIGURA 14. Número de especies en el estado de fruto maduro, porcentaje de individuos en fruto maduro por especie, y porcentaje de frutos maduros por individuo, en los dos años de estudio.....	48
FIGURA 15. Número de especies que iniciaron su maduración de fruto en cada mes, y número de especies que alcanzaron su máximo de abundancia (medido en rangos) en cada mes, para un año de estudio.....	49
FIGURA 16. Variación en el número de especies en fruto maduro en los dos años de estudio.....	52
FIGURA 17. Número de especies en floración y en fructificación, según las tres formas de vida estudiadas, en los dos años.....	54
FIGURA 18. Patrón de floración de las especies ornitófilas y no-ornitófilas.....	59
FIGURA 19. Número de especies en floración, y fructificación, según los síndromes de dispersión de las especies.....	62
FIGURA 20. Número de especies en floración y fructificación para las especies de las formaciones vegetacionales de bosque y tundra.....	65
FIGURA 21. Número de especies en floración y de fructificación, para las especies de bosque primario y bosque secundario.....	67
FIGURA 22. Número de especies en floración y fructificación de las especies de la familia Myrtaceae, comparadas con el resto de las especies de la comunidad.....	72
FIGURA 23. Correlación entre el tamaño promedio del fruto y el mes de inicio de la floración y el tiempo de maduración de los frutos.....	74
FIGURA 24. Correlación entre la temperatura media máxima en la ciudad de Castro y el número de especies en floración y fructificación. Correlación entre la humedad relativa del aire y el número de especies en floración y fructificación.....	77
FIGURA 25. Correlación entre la precipitación mensual registrada en la ciudad de Castro en 1987 y el número de especies en actividad en cada mes.....	82

Fenología de plantas leñosas del bosque de Chiloé:
Relación con factores bióticos y abióticos.

Cecilia Smith Ramírez

RESUMEN

El objetivo de este estudio fue determinar los patrones estacionales de floración y fructificación de las especies del bosque de Chiloé, diferenciando las etapas de inducción floral (yemas), anthesis, fruto inmaduro y fruto maduro. Una vez establecidos los eventos de floración y fructificación anual, se buscaron las correspondencias que existirían entre las tendencias fenológicas encontradas y las variables climáticas y bióticas.

El estudio se efectuó durante dos años (diciembre de 1986 a noviembre de 1988), con el fin de tener una estimación de la variación interanual de las tendencias fenológicas encontradas. Se estudiaron en todas las especies leñosas del sitio de estudio, 63 en total. El muestreo fenológico se llevó a cabo a un nivel individual, poblacional y comunitario. Las visitas al lugar de estudio se efectuaron mensualmente durante el primer año de estudio, y cada dos meses durante el segundo año de estudio, excepto en verano, en que las visitas fueron mensuales. El sitio de estudio se ubicó en la vertiente oriental de la cordillera de Piuchué, 12 km al noroeste de la ciudad de Castro (42.5°S , 73.7°O). Se estableció un transecto longitudinal de 7 km cuya altitud iba

desde los 150 m a los 450 m. La vegetación de las zonas más bajas ha sido intervenida por el hombre, la parte media del transecto atraviesa un bosque primario y la vegetación de la zona más alta consiste de una vegetación de matorral de transición, con especies principalmente del bosque nordpatagónico.

Se encontraron patrones anuales unimodales para la floración y fructificación de la comunidad. En algunas especies se detectaron tendencias bimodales a nivel poblacional y/o individual. Durante todo el año se pueden encontrar especies con yemas florales y flores. El mayor número de especies en flor se encuentra en noviembre y diciembre, reduciéndose en julio a una sola especie: Tristerix corymbosus. También durante todo el año se pueden encontrar especies que presentan frutos inmaduros y maduros, siendo esta fenofase menos estacional que la floración. En enero y febrero se encontró el mayor número de especies en el estado de fruto inmaduro y en fruto maduro, respectivamente. La duración promedio de los estados de inducción floral y de la antesis fue 3.8 y 3.5 meses (considerando la segunda floración de algunas especies), respectivamente. La duración media del estado de fruto inmaduro y fruto maduro fué 4.3 y 3.6 meses, respectivamente.

Se encontró una fuerte correlación positiva entre número de especies en floración y fructificación cada mes con la temperatura media mensual, y negativa con la humedad y la precipitación.

Los patrones estacionales de floración de los árboles, arbustos y enredaderas mostraron diferencias significativas. En cambio, la fructificación de estas formas de vida fue

estadísticamente similar. Las especies polinizadas por picaflores mostraron una tendencia estadísticamente significativa a tener una floración más prolongada y segregada en el tiempo. Las especies con frutos carnosos dispersados por animales tendían a madurar en cualquier época del año. En cambio, las especies con frutos secos dispersados por viento, tendían a madurar en la época menos lluviosa del año. En general, la floración de las especies de matorral de altura tiende a ocurrir después que la floración de las especies de bosque. En cambio, la fructificación de las especies de matorral de altura no difirió significativamente de la de las especies de bosque. La floración de las especies propias de bosque secundario tiende a ocurrir en los meses de primavera y principios de verano, un mes antes que la mayor parte de la floración de las especies asociadas al bosque primario. La fructificación de las especies de bosque secundario no presenta diferencia de ocurrencia con la fructificación de las especies de bosque primario. La floración de las especies pertenecientes a una misma familia o género presentaron una inercia filogenética, es decir, una tendencia a florecer a un mismo tiempo. Esto no se refleja en la fructificación. La duración del período de maduración de los frutos no estuvo correlacionada con el mes en que florece la especie ni con el tamaño de sus frutos.

De las variables bióticas y abióticas estudiadas en esta comunidad, las correspondencia más claras con la fenología son: las variables climáticas, los síndromes de polinización, dispersión y las afinidades taxonómicas entre las especies.

INTRODUCCION

"Fenología" deriva de la palabra griega "phaino", que significa mostrar o aparecer. En términos biológicos es definida como el tiempo en que ocurren los eventos biológicos, las causas de su estacionalidad con respecto a factores bióticos y abióticos y la interrelación entre las fases de la misma o distintas especies (Lieth, 1974). Ratchke y Lacey (1985), definieron fenología como: "el estudio de la secuencia de eventos del ciclo de vida, a través de las estaciones anuales".

Los primeros estudios de fenología de plantas se realizaron en especies cultivadas, relacionando la actividad de las plantas con los factores climáticos. Este análisis es simplista ya que ignora las interacciones con los organismos, la historia evolutiva y la variabilidad de las especies (Lieth, 1974). El interés en la ecología y evolución de los eventos fenológicos en diferentes tipos de comunidades de plantas ha ido en aumento (Primack 1980; Arroyo et al. 1981; Yumoto 1986, 1987, 1988; Ratchke & Lacey 1985). En las últimas dos décadas se ha acumulado una gran cantidad de información, especialmente en plantas de los bosques tropicales, sobre la periodicidad de producción de hojas, floración y fructificación a nivel comunitario e individual (Bawa, Asthon y Nor, 1991). Sin embargo, a pesar de esta gran cantidad de

información acumulada, aún permanecen oscuros los factores que regulan la iniciación, periodicidad y frecuencia de la floración (Bawa, 1991).

Los patrones de reproducción tienen considerable importancia en la estructura temporal de las comunidades (Bawa 1983, Stiles 1977, 1987; Herrera 1986). La actividad de los animales polinizadores, dispersantes de frutos y semillas, los predadores de flores y frutos, la germinación, etc., dependen directamente de la temporada y abundancia de la floración y/o fructificación.

Una de las preguntas más centrales de los estudios de fenología reproductiva de plantas y animales es si ésta es simplemente una consecuencia de la selección natural en relación al clima. Sin embargo, los procesos reproductivos en las plantas son generalmente más sincrónicos de lo que se esperaría si dependieran exclusivamente de la estacionalidad ambiental (Ims, 1990). Esto ha llevado a algunos biólogos a proponer otras explicaciones, además de la estacionalidad ambiental (clima) para explicar el patrón temporal de reproducción en animales y plantas, siendo ahora conocido que el patrón temporal de reproducción puede estar determinado por varios procesos sociobiológicos (en animales) y ecológicos (en animales y plantas), Ims, 1990.

Se ha propuesto que, a través del tiempo evolutivo, muchas especies de plantas han concentrado sus períodos de floración y fructificación en la estación climática más favorable para la actividad biológica, maximizando la capacidad competitiva de los individuos, como también el uso de agentes polinizadores y

dispersantes (Janzen 1966). Varios autores (Rathcke & Lacey 1985, Janzen 1966, Koptur et al 1988, Gautier-Hion 1991) han expresado la necesidad de considerar tanto las causas fisiológicas, que determinan los períodos de floración y fructificación como una respuesta a las condiciones climáticas imperantes, como, las causas ecológicas, que especifican las ventajas o desventajas ecológicas de un determinado patrón de floración o fructificación dentro de un período en particular.

Los factores físicos más frecuentemente citados que influirían sobre los patrones fenológicos son: el fotoperíodo (Heinrich 1976) y la temperatura (Arroyo et al. 1981), especialmente en las zonas templadas (Borchert 1983); y la precipitación (Opler et al. 1980) y la humedad del suelo (Bullock & Solis-Magallanes 1990), en los estudios en bosques tropicales (Janzen 1967).

Además de los factores ambientales físicos existirían factores bióticos que influirían sobre la iniciación, duración, frecuencia y actividad de los períodos de inducción floral y antesis y el desarrollo y maduración del fruto en diferentes comunidades. Entre estos factores, los más citados son: -la competencia por agentes polinizadores (Waser, 1978) y dispersantes (Snow 1966), la selección contra el flujo interespecífico de polen (Rathcke & Lacey 1985), ya sea concentrando la floración y/o fructificación para aumentar la atracción, o segregando estas para disminuir la competencia por el recurso flores o frutos; - el tipo de sistema reproductivo (Bawa 1983); - la predación de flores y/o frutos (Gautier-Hion 1991); - las relaciones filogenéticas de cada

especie (Kochmer & Handel 1986, Hilty 1980); - los requerimientos de germinación (Smythe 1970), en que el período de maduración del fruto estaría determinado por la cubierta de hojarasca y humedad adecuada en el piso del bosque; - la forma de vida (Lieberman 1982, Frankie 1974); - el tamaño del fruto (Primack 1987); - el período de crecimiento vegetativo (Taylor, 1974, Reich & Borchert 1984); - y la relación entre el período de floración y el período de fructificación (Primack 1987).

La mayor dificultad en los estudios fenológicos, consiste en poner a prueba experimentalmente la mayoría de las hipótesis respecto a los factores que estarían dando cuenta de un patrón particular de floración o fructificación. Además, esto se complica en los bosque templados (como el de este estudio) en que los ciclos de floración y a veces de fructificación coinciden con los ciclos de actividad de los polinizadores y dispersantes. Surge entonces la pregunta -¿la floración o fructificación determina la temporada de ocurrencia de los polinizadores y dispersantes o viceversa?. Frente a esta pregunta se ha recurrido casi únicamente al análisis estadístico para trabajar en fenología (Estabrook et al. 1982, Ratchke & Lacey, 1984, Schirone et al 1990, Heideman, 1990).

El bosque templado de Chiloé (41° - 43° S) es un lugar propicio para llevar a cabo un estudio de la influencia de los factores bióticos y abióticos en los patrones fenológicos. Esto se debe a que la diversidad de su flora es reconocida y que la mayoría de las especies han sido identificadas y caracterizadas con

respecto a sus síndromes de dispersión (Villagrán et al. 1986), polinización y modos de reproducción (Riveros 1991). Además existen antecedentes sobre la importancia de la trama de interacciones entre plantas y animales, particularmente el rol de las aves en la dispersión de frutos y semillas (Armesto et al., 1987, Armesto & Rozzi, 1989), y el papel de los polinizadores bióticos, insectos y picaflores, en el bosque templado húmedo del sur de Chile (Riveros 1991, Smith-Ramírez, datos no publicados). El bosque de Chiloé ha sido poco intervenido por el hombre, por lo cual es posible sostener que los patrones fenológicos encontrados están asociados a la trama evolutiva a largo plazo dentro de estas comunidades y no a factores de modificación ambiental reciente.

En este trabajo se propone caracterizar la secuencia temporal de los eventos reproductivos de floración (inducción floral y antesis) y la fructificación (fruto inmaduro y maduro) a nivel de la comunidad, población e individuo, durante dos años. El propósito central del estudio fue realizar un registro exhaustivo de los cambios fenológicos, estableciendo las relaciones estadísticas con un número de factores abióticos y bióticos, con el fin de identificar y ponderar la importancia de los factores que estarían influenciando los patrones fenológicos de esta comunidad.

OBJETIVOS

Los objetivos específicos de este estudio son:

- 1- Determinar la secuencia temporal y el patrón de actividad de las especies leñosas del bosque de Chiloé, para las fenofases de floración y fructificación.
- 2- Analizar la relación entre estos patrones de actividad y los factores climáticos 1) temperatura, 2) humedad atmosférica y 3) precipitación.
- 3- Comparar los patrones de floración y fructificación de las especies agrupadas de acuerdo a diferencias en: - formas de vida, - síndromes de polinización, - síndromes de dispersión, - formación vegetacional, - estatus sucesional, - afinidades taxonómicas y - tamaño de los frutos.
- 4- Obtener una estimación del grado de variación interanual de los ciclos fenológicos.
- 5- Discutir cómo los patrones de floración y fructificación influirían sobre los patrones de actividad de los organismos asociados mutualísticamente con las plantas, como los agentes dispersantes de semillas o vectores de polen.

AREA DE ESTUDIO

1. Localidad, geomorfología y suelos:

El estudio se realizó en la Isla Grande de Chiloé, en el sector de Piruquina ($42^{\circ}50'S - 74^{\circ}10'W$), 12 km al norte de la ciudad de Castro (Fig. 1). El sitio de estudio se ubicó en la vertiente oriental de la Cordillera de la Costa, que en Chiloé es llamada cordillera de Piuchué, abarcando entre los 150 y 450 m. El sustrato de la Cordillera de la Costa son mica-esquistos cuarzo feldespáticos de origen Precámbrico. Esta formación montañosa posee pendientes suaves a moderadas ($5 - 20^{\circ}$), y alturas que alcanzan un máximo de 800 m sobre el mar. En las zonas más altas sobre los 500 m se encuentran áreas planas con acumulación de humedad y suelos muy delgados o inexistentes. En las laderas se encuentran suelos de tipo gley húmicos (FAO & UNESCO, 1970) con gran acumulación de hojarasca y materia orgánica (Pérez et al., en prensa).

La humedad del suelo y el pH en el horizonte orgánico del piso del bosque fué 53.5% y 6.02. respectivamente, medidos en el mes de diciembre (Armesto & Fuentes 1988).

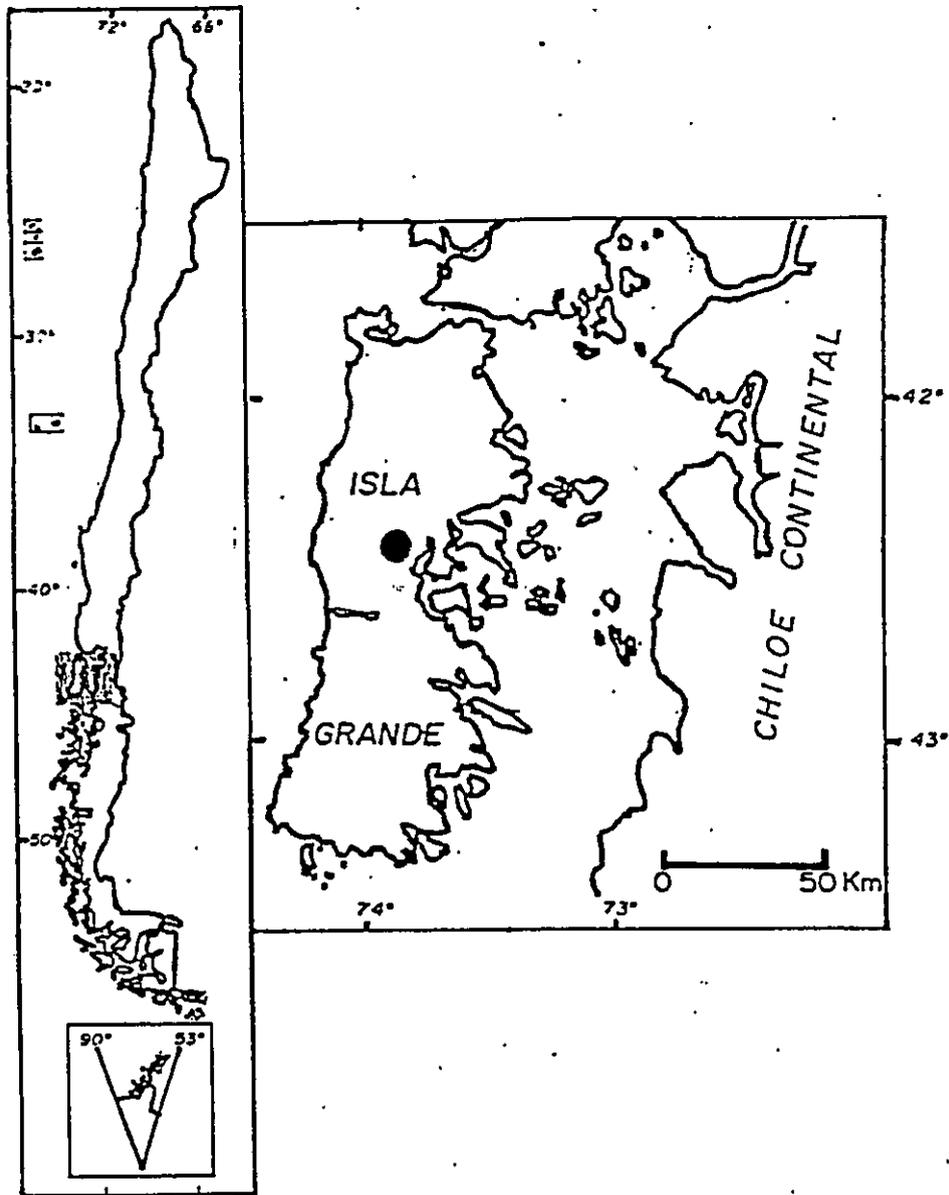


Fig. 1. El sitio de estudio se indica con un punto oscuro.

2. Vegetación y flora:

La vegetación del Archipiélago de Chiloé constituye una combinación de la vegetación de tipo Valdiviano y la vegetación del bosque Nordpatagónico (Villagrán, 1985). Los sectores bajos de la cordillera de Piuchué han sufrido una intensa perturbación humana, debido a la ocupación de terrenos para uso agrícola y de leña. La degradación del bosque disminuye a medida que aumenta la altura y la distancia a los sitios poblados que están cerca del mar interior.

En el área de estudio se encuentran sectores de bosque secundario, bajo los 250 m, los cuales constituyen "parches" aislados en áreas predominantemente agrícolas o de pastoreo. En estas áreas de bosque secundario predominan las siguientes especies: Embothrium coccineum, Lomatia hirsuta, Myrceugenia ovata var. ovata, Myrceugenia parvifolia, Drimys winteri, Rhaphithamnus spinosus, Ovidia pillo-pillo, y especies arbustivas. Sobre los 300 m, se encuentra un bosque primario, de dosel continuo. Las especies más comunes de este bosque son: Laurelia philippiana, Nothofagus dombeyi, Cadcluvia paniculata, Amomyrtus luma, Amomyrtus meli, Drimys winteri. Sobre los 500 m se encuentra un área relativamente abierta de suelo muy húmedo, con un matorral arbustivo, integrado principalmente por especies del Bosque Nordpatagónico, llamada campaña por los lugareños. Es una vegetación baja (menos de 3 m) con especies como Nothofagus nitida, Gaultheria antarctica, Myrteola nummularia, Lomatia ferruginea y Philesia magellanica.

3. Clima:

El clima del área estudiada, como de todo el Archipiélago de Chiloé, es templado-húmedo con una fuerte influencia oceánica. Por su localización en la vertiente oriental de la cordillera de la Costa, el área de estudio tiene una influencia climática de tipo mediterráneo, con menos precipitación en verano (Di Castri & Hajek 1976).

La temperatura y la precipitación del sector más bajo de Piruquina (150 m), son comparables a las temperaturas medidas en la estación climatológica, más cercana, esto es la ciudad de Castro (Fig. 2). La temperatura promedio máxima más alta para la ciudad de Castro ocurrió en el mes de febrero y fué de 20.7 °C en 1987 y 21.6 °C en 1988. La temperatura promedio mínima más baja en estos mismos años fué de 3.0 y 2.8 °C, en los meses de agosto y junio, respectivamente.

La precipitación fué registrada en el año 1987 por el Servicio Meteorológico de Castro. El agua caída en la ciudad de Castro en 1987 fue 1559.1 mm, concentrados principalmente en los meses de invierno. En el año 1986 cayeron 1888.9 mm, concentrados principalmente en los meses de mayo y junio. Hajek & di Castri, (1975), para 7 años de registro, indicaron un promedio de precipitación anual en la ciudad de Castro de 1.598 mm. Según el diagrama ombrométrico (Hajek & di Castri, 1975) la ciudad de Castro presentaría superavit de lluvia en los meses de abril a octubre. Según este mismo diagrama no habría temporada de sequía, sino una disminución de las lluvias en los meses de noviembre, diciembre y

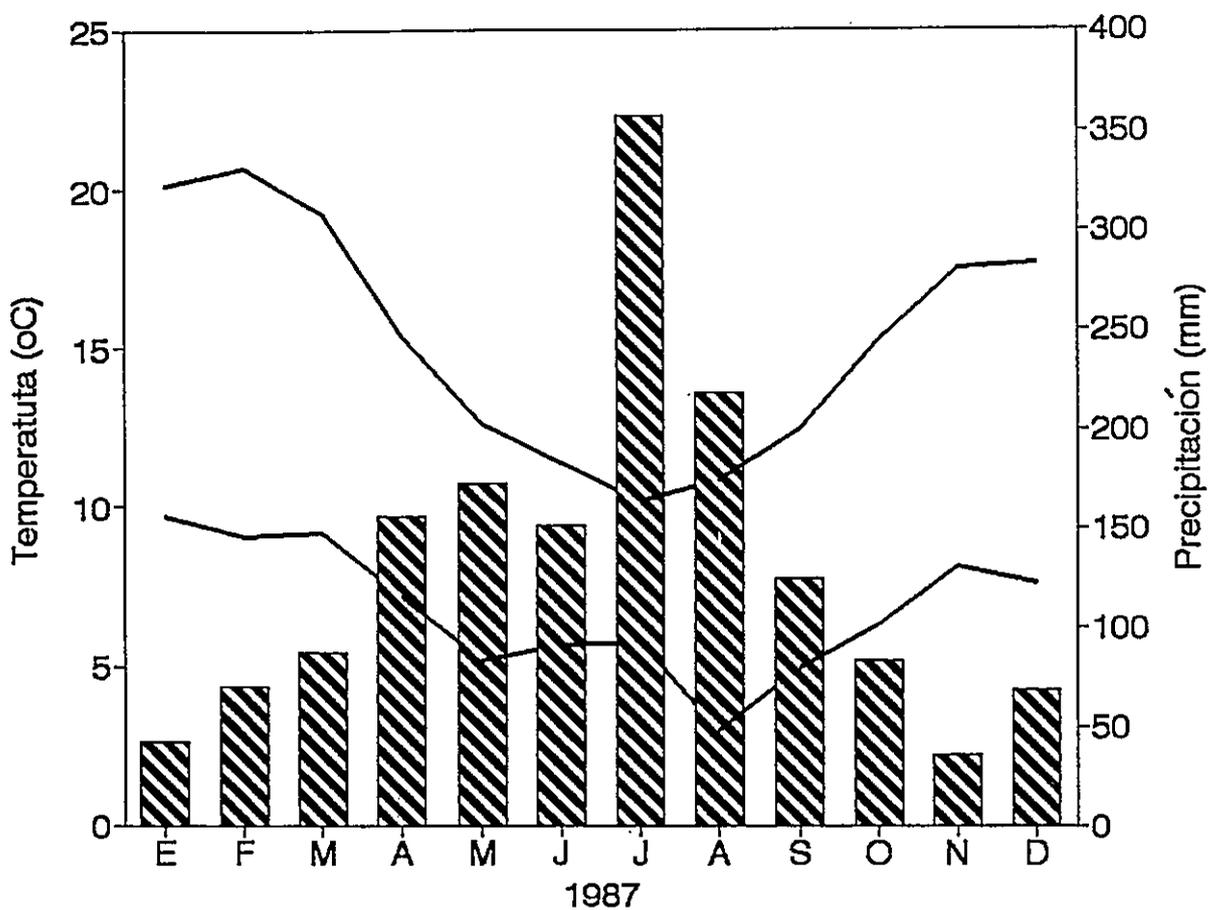


Fig. 2. Diagrama de temperatura media, máxima y mínima, y de precipitación media, en el año 1987, para la ciudad de Castro.

febrero.

Las temperaturas media máxima más alta del sitio de estudio a los 450 m fue para ambos años 17.6 °C en el mes de febrero. Las temperaturas medias mínimas más baja para estos años fueron 1.4 °C (1987) y 0.2 °C (1988), en los meses de julio y junio, respectivamente.

Las temperaturas fueron siempre mayores en Castro que en el sector alto del área de estudio. La diferencia en temperatura máxima media entre Castro y el sector alto del área de estudio fue de 4 °C, y la diferencia en temperatura mínima media fue de 1.7 °C.

Los valores anuales de precipitación en la zona de la laguna de Pastahué, próximo al lugar de estudio, es de 2500 mm. A mayor altitud en la cordillera de Piuchué estos valores se estiman cercanos a 3000 mm (Almeyda y Sáez 1958).

La humedad relativa del aire a los 450 m fluctuó entre un 82% y un 95% para los dos años de estudio, con un máximo de humedad en los meses de junio, julio y agosto, y un mínimo de humedad en los meses de verano (Fig. 3).

En los meses de invierno pueden ocurrir nevadas ocasionales en las cimas sobre 400 m de la cordillera de Piuchué. En 1988 nevó en el mes de agosto en el sitio de estudio y la nieve perduró dos días, con una altura de 30 cm durante el primer día. En 1987 no nevó. En invierno las heladas son frecuentes, y también una cubierta de nubes constante.

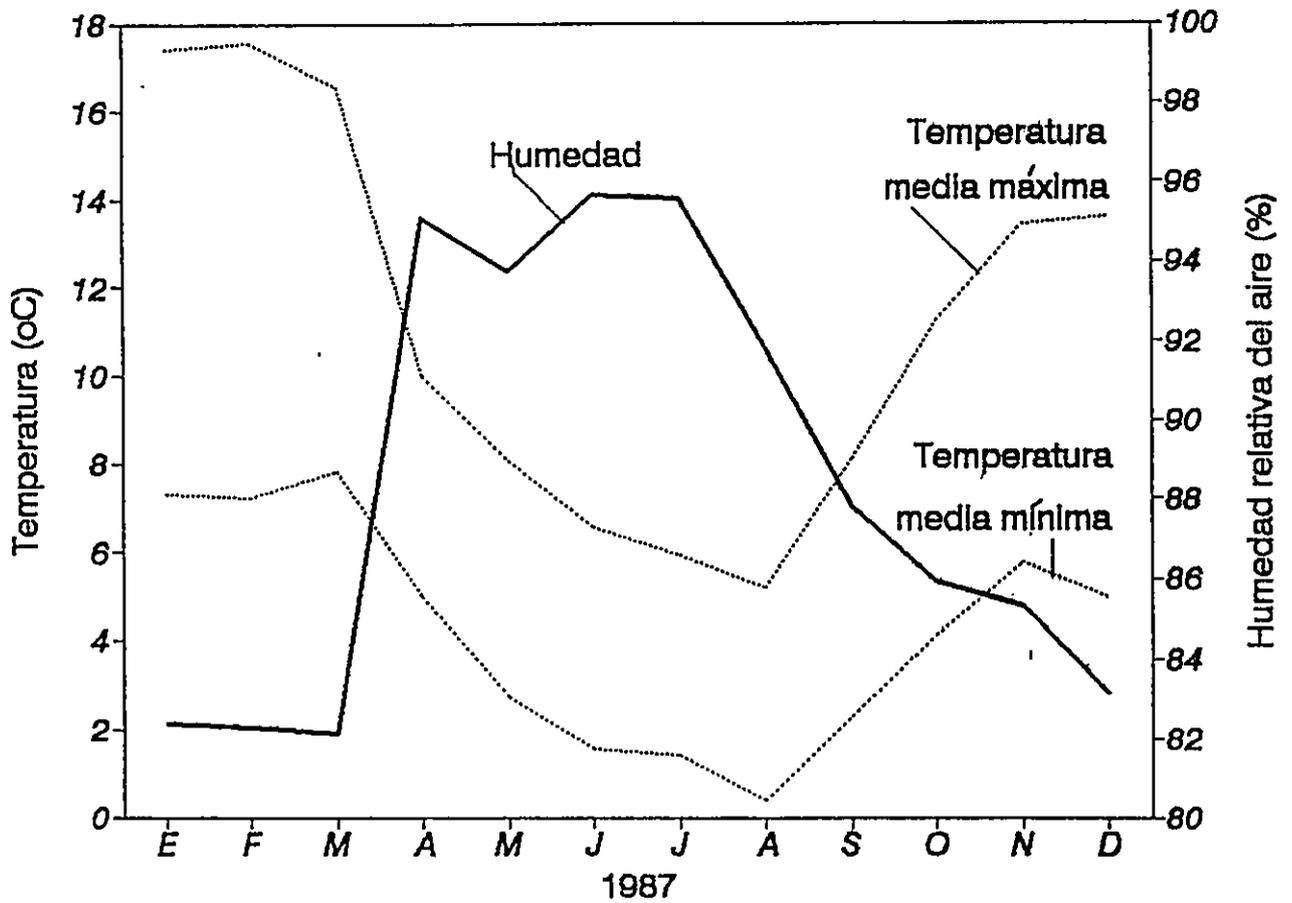


Fig. 3. Diagrama de temperatura media, máxima y mínima, y humedad relativa del aire, para el año 1987, para el sector alto del sitio de estudio.

MÉTODOS

1. Registro fenológico:

Entre diciembre de 1986 y noviembre de 1988 se registró la fenología de floración, considerando los estados de yema floral y flor; y la fenología de fructificación, con los estados de fruto inmaduro y maduro. Un total de 63 especies fueron estudiadas, 56 de ellas durante los dos años y 7 especies fueron agregadas al registro durante el segundo año (ver Apéndice). Se consideraron en este estudio todas las especies de árboles, arbustos, epífitas, enredaderas y hemiparásitas del lugar.

Se consideró que una especie estaba en flor o fruto cuando al menos una flor o fruto era observado en al menos un individuo marcado. Este criterio que puede ser muy fino para considerar una especie en flor y/o fruto, puede ser corregido con los datos colectados sobre el número de individuos en flor y/o fruto, y abundancia de flores y/o fruto por individuo.

Los individuos fueron marcados con cintas de colores y un número para su posterior ubicación. Se usaron binoculares para visualizar las flores y frutos de árboles de mayor altura (hasta 30 m). También se usaron como referencia los restos de flores o frutos del suelo bajo los árboles cuando la visualización no fue posible. Se seleccionaron individuos adultos y aparentemente sanos. El

número de individuos marcados por especie varió entre 4 individuos para la enredadera Elytropus chilensis y 14 individuos para el árbol Luma apiculata, con un promedio de 7-8 individuos para el resto de las especies. Este número de individuos por especies es intermedio entre los máximos y mínimos considerados en otros estudios de bosques. Por ejemplo, Herrera (1986) y Frankie et al. (1980), consideraron 10 individuos por especie y Hilty, (1980), consideró en promedio 3.8 individuos por especie. Frankie et al. (1974) recomienda para estudios fenológicos en el bosque tropical estudiar 5 individuos por especie.

El transecto altitudinal en que se concentró el estudio, tenía un largo de 7 km entre los 150 y los 450 m. Por su extensión se definieron 2 estaciones altitudinales, en que se marcaron las plantas en una dirección perpendicular al transecto.

Las observaciones de las fenofases reproductivas se realizaron una vez al mes. Durante el segundo año de estudio, las observaciones en los meses de otoño e invierno fueron cada dos meses.

Para cada fecha de muestreo se obtuvieron tres tipos de información:

- 1) número de especies en cada fenofase (actividad a nivel comunitario),
- 2) número de individuos por especie en cada fenofase (actividad a nivel poblacional),
- 3) abundancia de flores y/o frutos por individuo (actividad a nivel individual).

La actividad a nivel poblacional se registró en forma binaria, de 0 (individuos sin flores o frutos), y 1 (presencia de flores y/o frutos).

Para estimar la actividad a nivel individual, se definieron cinco rangos arbitrarios de abundancia, debido a la dificultad de realizar un muestreo más cuantitativo, especialmente en las especies emergentes (árboles, algunas enredaderas y hemiparásitas). Las categorías definidas fueron: 1) 0; 2) 1-25; 3) 26-50; 4) 51-75; 5) 76-100%. La adjudicación de un individuo a un rango se basó en la estimación visual del número de ramas en actividad en todo el individuo. Una forma similar de estimación ha sido usada por otros autores (Koptur et al, 1988, Hilty, 1980).

Estas categorías de actividad individual fueron consideradas equivalentes a los respectivos promedios de 0, 12.5, 37.5, 62.5, 87.5. Con estos valores por individuo se calcularon promedios y desviaciones estandar de la actividad de una especie para cada fenofase y para la comunidad. En los casos en que habían muchos números bajos (0 y 12.5), aproximándose a una distribución de Poisson, se usó una transformación de raíz cuadrada (Steel & Torrie 1980).

2. Registro de clima:

Se ubicó en terreno una caseta microclimática a los 450 m, que contaba con un hidrotermógrafo (Whil-Lambrecht), para registrar la temperatura y humedad relativa del aire cada dos horas, durante los dos años de estudio.

Estos datos se correlacionaron con la información del Servicio Meteorológico de la ciudad de Castro, el cual aportó información sobre temperatura y precipitación durante los dos años de estudio en el sector más bajo.

3. Análisis de los datos:

Se analizaron los datos de los estados de antesis y fruto maduro por tener un mayor significado ecológico y por existir además una alta correlación entre yemación floral y flor, y fruto inmaduro y maduro (Tabla 1).

3.1) Comparación entre la fenología de distintos grupos de especies. Los criterios para agrupar las especies de esta comunidad fueron:

3.1.a. Forma de vida. Las especies se agruparon en árboles (24 especies), arbustos (17 especies) y enredaderas, epífitas y hemiparásitas (20 especies). Las únicas dos especies herbáceas de este estudio no se incluyen en este análisis.

3.1.b. Síndrome de polinización. Se definieron dos grandes grupos de especies según los síndromes de polinización: las especies entomófilas (52 especies) y las ornitófilas (11 especies). El síndrome de anemofilia la presentan escasas especies de este estudio. Se hace énfasis en el análisis de las especies ornitófilas, la información acerca del síndrome fue complementada con observaciones directas de colibríes (Sephanoides galeritus) en

Tabla 1. Matriz de correlaciones de pares de especies (N = 1326).
 Las correlaciones significativas se indican con un
 asterisco, para $P \leq 0.05$ y g. l. = 1000.

	Yfl.in.	Yfl.pr.	Fl.in.	Fl.pr.	Fi.in.	Fi.pr.	Fm.in.	Fm.pr.
Yfl.in.	1.00	0.82*	0.58	0.49	0.38	0.34	0.03	0.02
Yfl. pr.		1.00	0.52	0.47	0.37	0.34	0.01	0.01
Fl. in.			1.00	0.83*	0.49	0.41	0.06	0.09
Fl. pr.				1.00	0.46	0.41	0.05	0.09
Fi. in.					1.00	0.87*	0.48	0.38
Fi. pr.						1.00	0.37	0.34
Fm. in.							1.00	0.76*

Yfl = Yema floral, Fl = Flor, Fi = Fruto inmaduro, Fm = fruto maduro,
 in = % de individuos en la fenofase correspondiente, pr = % de flores o
 frutos por individuo.

flores y por recolección de polen de sus cuerpos.

3.1.c. Síndromes de dispersión. Los síndromes de las especies fueron obtenidos de la literatura (Villagrán et al., 1986). Se distinguieron dos síndromes entre las especies: endozoocoría (50 especies) y anemocoría (14 especies).

3.1.d. Carácter sucesional de las especies. Entre las especies del sitio de estudio, se distinguieron dos grupos de acuerdo a su carácter sucesional (J. Armesto, datos no publicados; Armesto & Figueroa, 1987; Villagrán et al., 1986): 1) Las especies del bosque primario son aquellas asociadas a los estados tardíos de sucesión, restringidas principalmente al bosque no intervenido (Apéndice). 2) Las especies del bosque secundario y margen de bosque, son aquellas que son más abundantes en áreas donde el bosque ha sido talado o donde ha habido áreas de cultivo o de pastoreo abandonados, y en las zonas de margen entre bosque y cultivos. Estas especies crecen en sitios expuestos a la luz, y son más comunes en el sector bajo del área de estudio. Entre ellas se encuentran la mayoría de los arbustos (Apéndice). Las especies que no fue posible clasificar en ninguno de estos dos grupos fueron descartadas de este análisis.

3.1.e. Formación vegetacional. Las especies estudiadas se distribuyen en dos niveles altitudinales. Se consideraron dos formaciones vegetacionales: el bosque con dosel constante (250-400 m), y la campaña o matorral de altura (400-450 m), descritos en la

sección Area de Estudio. Las especies de cada uno de estos sitios estan indicadas en el Apéndice. Las especies características de matorral o del bosque, son aquellas que están exclusivamente o en mayor abundancia en una de estas formaciones vegetacionales.

3.1.f. Afinidades taxonómicas. Ha sido sugerido (Kochmer & Handel, 1986) que la fenología tiene un importante componente filogenético. Se determinó si existía una relación o inercia filogenética en la floración y fructificación en las familias que tienen más de una especie (Tabla 7), determinando si existía coincidencia en los meses de comienzo y máximo de floración o fructificación de las especies.

3.1.g. Tamaño de fruto. Primack (1987) propone que "Las especies con frutos grandes requerirán un mayor período de tiempo para la maduración de su fruto que lo que requerirán las especies con frutos pequeños. En las zonas templadas, las especies con frutos grandes, se verán obligadas a florecer al principio de la primavera, para tener suficiente tiempo para madurar su fruto antes de la llegada del frío en otoño. Las especies con fruto pequeño pueden florecer en cualquier tiempo durante la estación de crecimiento pero tenderán a florecer y fructificar durante la época en que los niveles de los carbohidratos en las plantas sean mas altos".

Esta predicción se puede dividir en dos partes:

1. Las especies con frutos grandes requerirán mayor tiempo de

maduración que las especies con frutos pequeños.

2. Las especies con frutos grandes florecerán antes que las especies con frutos pequeños.

Los frutos de las especies estudiadas oscilan entre un tamaño de 1.5 a 17.5 mm. Considero arbitrariamente como frutos grandes a tamaños mayores de 6 mm y como frutos pequeños menos de 0.59 mm. Los tamaños de fruto fueron extraídos de los trabajos de Muñoz (1980), Armesto et al. (1987), Hoffmann (1982).

3.2. Las pruebas estadísticas usadas para estos análisis son:

3.2.1) Prueba exacta de Fischer para independencia.

La prueba de contingencia de Fischer (Sokal & Rohlf, 1969) fue utilizada para verificar si existía independencia de los patrones de floración o fructificación, en cada mes del año entre distintos grupos de especies afines o entre cada grupo y el resto de la comunidad. Es convencional usar para esto pruebas no-paramétricas del tipo Kolmogorov-Smirnov, a pesar de que es sabido de que el muestreo fenológico no cumple con el requisito de independencia de datos, que exige esta prueba (Heideman, 1990).

Al usar la prueba de contingencia de Fischer se evitó el problema de independencia de datos (L. Eaton, comn. pers.), además de entregar información mes a mes (o muestreo a muestreo) sobre las dos curvas que se están comparando, lo que ofrece la posibilidad de una mejor interpretación biológica de los datos.

Para esta prueba se utilizó como variable el número de

especies en actividad en cada mes.

3.2.2) Sobreposición.

Se estimó la sobreposición en los meses de floración y fructificación para parejas de especies a través de el índice de Similitud de Colwell y Futuyma (1971) (I):

$$I = 1 - \frac{1}{2} \sum (p_{1j} - p_{1k})$$

donde p_j es la proporción de individuos en flor o la proporción de flores por individuo por especie; j , es la identificación de la especie. j , es el mes de muestreo.

En índice es igual a 0 cuando no hay sobreposición y es igual a 1 cuando las dos especies tienen curvas de floración o fructificación idénticas.

Los programas computacionales para este análisis fueron realizados por Francisco Squeo, en la Universidad de La Serena.

Se calcularon dos índices de sobreposición, que resultan de los dos tipos de información por individuo con que se cuenta:

- a) una basada en la proporción de individuos en fenofase, llamada Sobreposición Tipo 1;
- b) otra que considera la abundancia de flores y/o frutos por individuo por especie, llamada Sobreposición Tipo 2.

No se estimó una tercera sobreposición para el número de especies en flor y/o fruto, debido a que dado el criterio de al menos una flor y/o fruto por individuo, se tendería a sobreestimar la sobreposición de la parejas de especies.

Se usó una prueba G, para verificar si la sobreposición de

determinadas parejas de especies eran significativas estadísticamente.

Para comparar los niveles de sobreposición entre grupos de especies o entre grupos de especies y el resto de la comunidad se usó la curva de frecuencias acumulativas, de donde se obtuvo la mediana de la sobreposición para el 50% de los pares de especies de un grupo de especies en particular. A través de este sistema de sobreposiciones se puede averiguar si la comunidad tiene una distribución agrupada o segregada, sin necesidad de recurrir a la aleatorización, Ratchke, (1979) (F. Squeo, comn. pers.).

3.3. Relación entre fenología y factores abióticos:

- a. temperatura.
- b. humedad relativa del aire.
- c. precipitación.

Se realizaron correlaciones y un análisis de regresión múltiple, entre estas tres variables climáticas y para el número máximo de especies en actividad (flor o fruto) y el número máximo de especies en inicio de actividad.

En los análisis sobre las relaciones bióticas y abióticas se dió especial importancia a la información sobre floración (flores abiertas o antesis) y a la fructificación entendida como fruto maduro; a pesar de que se cuenta con una base de datos similar para los estados de yema floral y fruto inmaduro. Esto se debe a que se espera que las relaciones bióticas y abióticas a analizar estén influenciando mayormente las etapas de polinización y dispersión.

RESULTADOS

1. Patrones fenológicos:

En la figura 4 se muestra la duración de cada fenofase para todas las especies estudiadas.

En base a esta tabla fenológica se confeccionó una figura general (Fig. 5 y 12) que describe el patrón de actividad a nivel de toda la comunidad.

1.1 Floración.

1.1.a. Patrón comunitario:

La fenofase de yemación se presentó durante todo el año. La temporada de yemación comenzó a principios de otoño en que se apreciaron las abultadas yemas florales de Laurelia philippiana, las cuales se abrieron en flor en septiembre. La última especie de la temporada que se encontró en yemación es Aextoxicon punctatum (que mantuvo sus yemas florales durante el verano y otoño, entrando en antesis en invierno). La gran mayoría de las especies presentaron una yemación corta de un mes o menos, antes de la antesis. La Loranthacea Tristerix corymbosus se encontró en abundante yemación durante todo el año.

Figura 4.

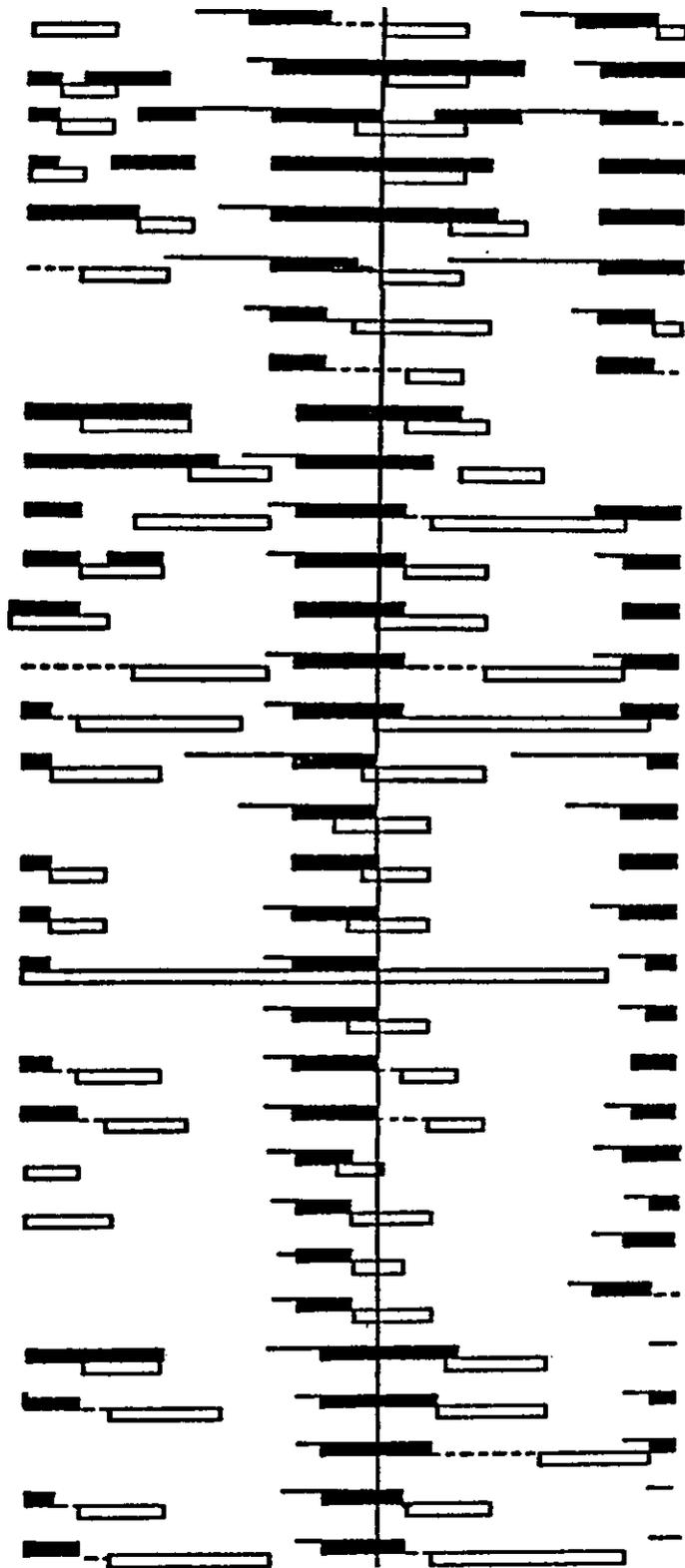
Diagrama que muestra los períodos de floración y fructificación de las especies del bosque de Chiloé en los dos años de estudio. La etapa de inducción floral se representa por una línea continua, la etapa de antesis por un rectángulo oscuro, la etapa de fruto inmaduro por una línea discontinua, y la etapa de fruto maduro por un rectángulo abierto. Las especies de las cuales sólo se tiene registros del último año de estudio están nombradas en el Apéndice. Para dos especies: Acaena ovalifolia y Ercilla syncarpellata, sólo se registró la fenofase de floración. El registro fenológico de cuatro especies: Nothofagus dombeyi, Lepidoceras kingii, Tristerix corymbosus y Gaultheria phillyreifolia, comenzó en junio de 1987.

1986

1987

1988

DE FMAMJJASONDEFMAMJJASON

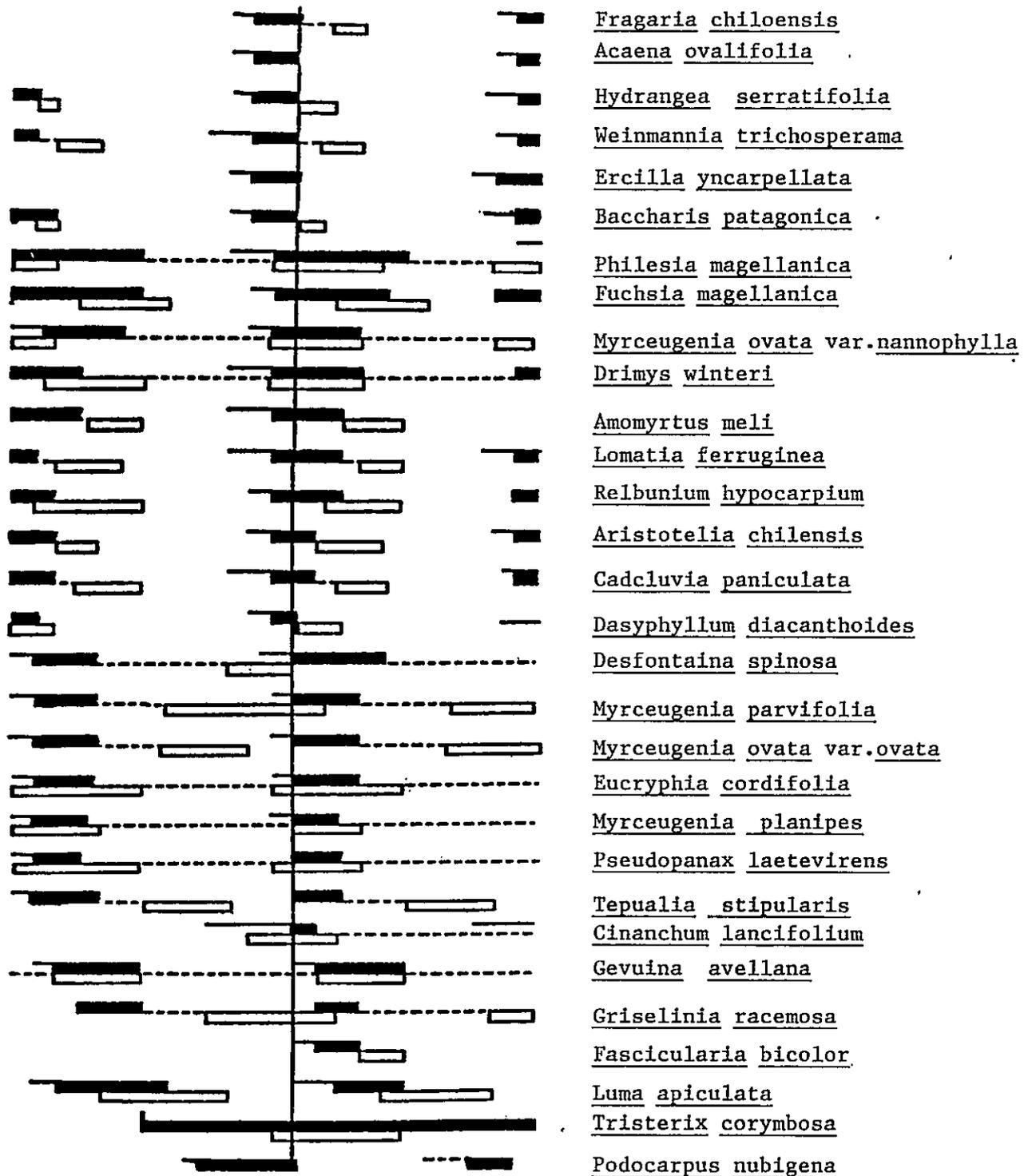
Campsidium valdivianumOvidia pillopilloBerberis darwiniBerberis buxifoliaSarmienta repensLaurelia philippianaLepidoceras kingiiMaytenus boariaMitraria coccineaAsteranthera ovataLuzuriaga polyphyllaEmbothrium coccineumBerberis buxifolia 2Rhaphithamnus spinosusLuzuriaga radicansAmomyrtus lumaGaultheria phillyreifoliaRibes magellanicumPernettya insanaNertera gradensisNothofagus dombeyiGricelinia ruscifoliavar. ruscifoliaBoquila trifoliolataAzara lanceolataElytropus chilensisMyochilos oblongaSolamun valdivienseGaultheria antarcticaMyrteola numulariaNothanthera heterophyllaLomatia hirsutaPernettya mucronata

1986

1987

1988

DE FMAMJJASONDEFMAMJJASON



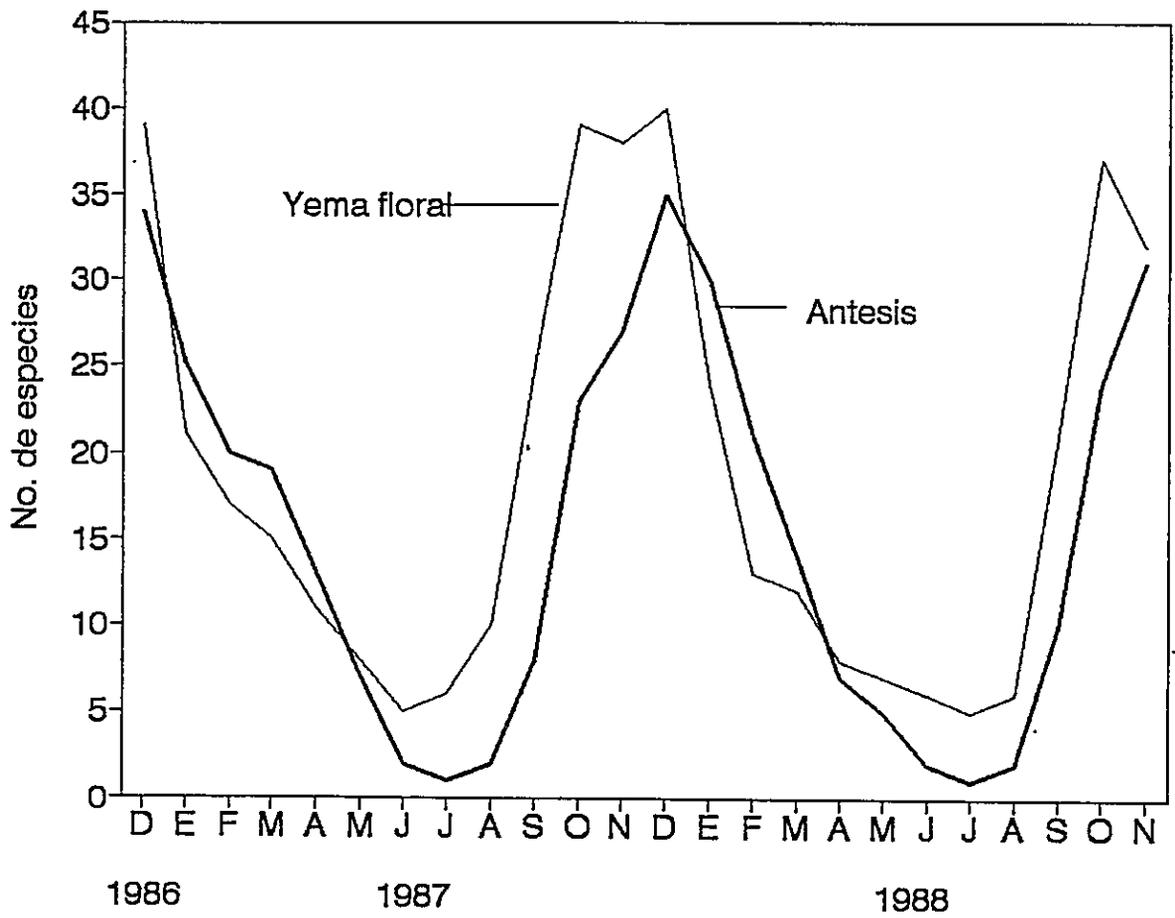


Fig. 5. Número de especies en yemación floral y antesis, en los dos años de estudio.

La mayor parte de las especies se encontraban en la fenofase de yemación en los meses de primavera (Figs. 4 y 5). En octubre y diciembre de 1987 había un 75% (N = 52) de especies en yemación, correspondientes a 39 especies. En diciembre de 1988 (N = 62), había un 72.6% de especies en yemación, correspondientes a 45 especies.

La floración (entendida en adelante como antesis, a menos que se haga referencia específica de que se habla de yema floral) comenzó a fines de invierno (Fig. 5). En el mes de agosto, la primera especie en florecer fue la enredadera Campsidium valdivianum. El número máximo de especies en flor ocurrió en el mes de diciembre, con 34 especies en flor (65.4%) en el año 1987 (N = 52 especies). En 1988 (N = 62 especies) hubo un porcentaje semejante de especies en flor en diciembre (64.5%), correspondiente a 40 especies en flor. En julio el número de especies en flor disminuye a una, la hemiparásita Tristerix corymbosus (quintral). Esta especie, además, es la única especie que presentó una floración continua a lo largo de todo el año. La floración de la temporada concluyó en el mes de junio, con la floración de Aextoxicon punctatum (olivillo).

El mayor número de especies en floración está concentrada en los meses de primavera y verano, y a pesar de esto, la sobreposición tipo 1 fue baja. El 50% de las especies tienen un índice de sobreposición de sus períodos de floración ≤ 0.29 . Sólo 350 pares de especies (26.4%), de un total de 1326 tienen sobreposiciones mayores que 0.5. El índice de similitud tipo 2 es

aún más bajo que el anterior, pues el 50% de los pares de especies tienen índices de similitud inferior a 0.16. Estos bajos valores de los índices de similitud (Fig. 6) no son evidentes al observar la tabla fenológica (Fig. 4), existe una gran sobreposición entre las líneas que representan los períodos de floración de las especies. Esto se debe a que el largo del período en que una especie está en flor sobreestima la sobreposición. La sobreposición de los períodos de floración de dos especie basada en los dos índices de sobreposición (tipo 1 y 2), es menor porque se calcula como el área sobrepuesta de las curvas de cada especie (datos de floración por individuo y por número de flores por individuo) y porque las curvas de floración son muy leptocúrticas.

La mayoría de las especies estudiadas comenzaron a formar yemas florales en los meses de primavera. En septiembre de 1987, con 18 especies, y en octubre de 1988, con 19 especies. A pesar que hubo mayor número de especies en floración en el mes de diciembre el mayor número de especies que iniciaron su floración en la comunidad se presentó en el mes de octubre (Fig. 7). Trece especies comenzaron su floración en este mes, en tanto que en noviembre y diciembre 10 especies cada mes se sumaron al ciclo de floración de la temporada. A partir de marzo y resto del otoño e invierno la floración es la continuación de las especies que habían comenzado su ciclo en los meses anteriores (excepto Aextoxicon punctatum).

Noviembre es el mes en que se encuentra un mayor número de especies (18) con su máximo de actividad individual de floración,

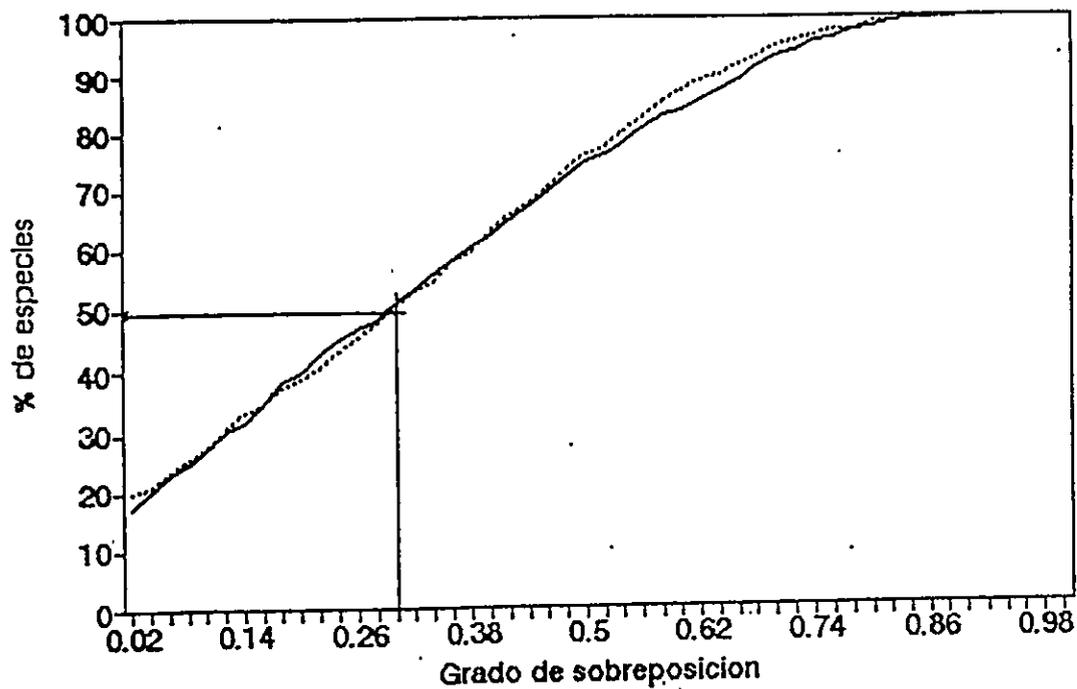


Fig. 6. Frecuencias acumulativas de índices de sobreposición entre pares de especies para la floración (línea continua) y de la fructificación (línea punteada), para la sobreposición tipo 1.

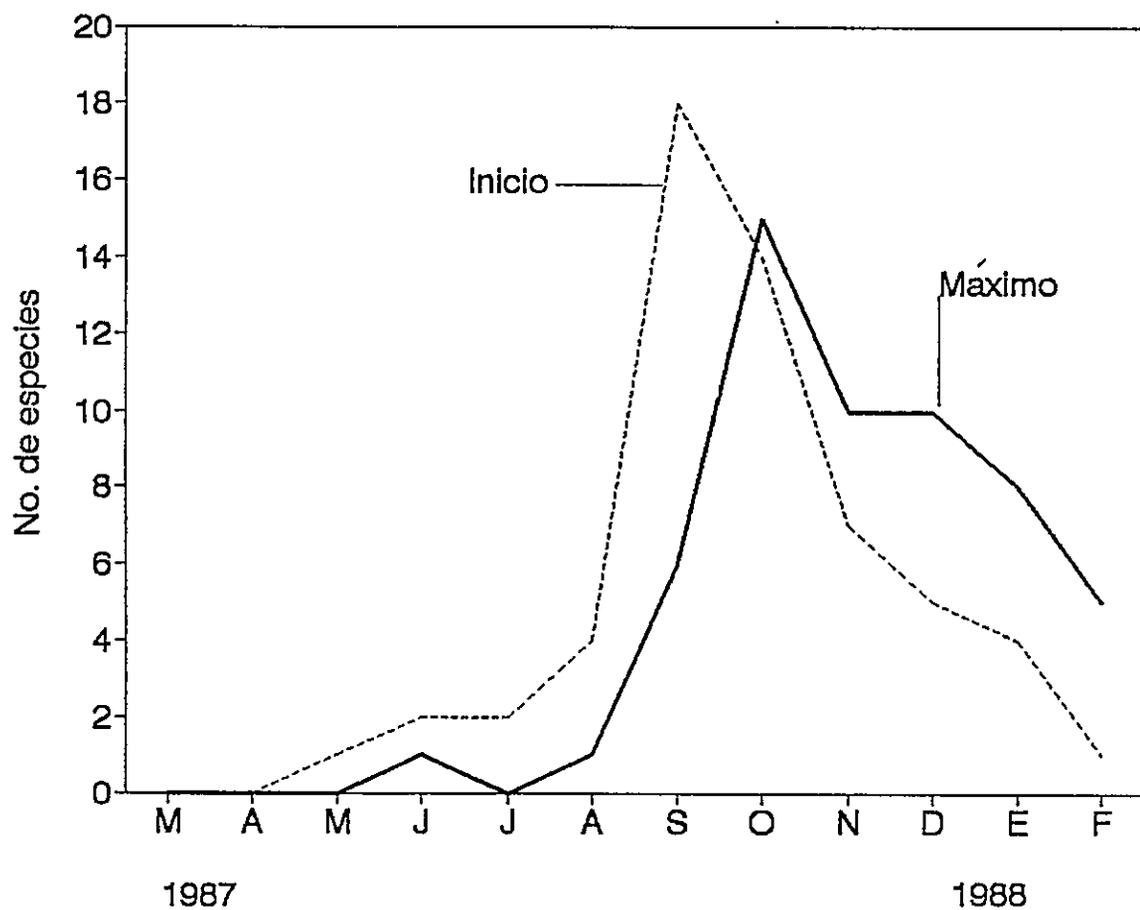


Fig. 7. Número de especies que iniciaron su floración (línea discontinua) en cada mes, y número de especies que alcanzaron su máximo de actividad (medido en rangos) en cada mes, en un año de datos.

decir, en el punto en que el nivel de actividad (medido en rangos) es mayor. En otras palabras, noviembre es el mes en que hay una mayor abundancia de flores por especie. Le sigue el mes de diciembre con 13 especies en máximo de actividad (Fig. 7).

Las curvas de número de especies en floración, porcentaje de individuos en floración y porcentaje de flores por individuo son semejantes en tendencia (Fig. 8). Dada la forma de muestreo, necesariamente la curva de porcentaje de flores por individuo es menor o a lo más igual que la de porcentaje de individuos en floración, debido a que el cálculo de porcentaje de flores esta referido a la cantidad de individuos que estaban en ese momento en floración.

El coeficiente de variación, calculado a partir de la desviación estandar del número de individuos en actividad por especie, es inversamente proporcional a la cantidad de individuos en actividad. Así, la mayor variación en el número de individuos en floración y fructificación se registró en los meses de invierno.

La producción o abundancia de flores y frutos, medida a través de rangos, muestra que la gran mayoría de los individuos (sin considerar a las especies a las cuales pertenecen), presentan una producción de flores y frutos principalmente en los dos rangos menores (Fig. 9). Es decir, en Chiloé, durante el máximo de floración, que ocurre en diciembre, no se verá una gran exhibición floral, más bien se puede decir que la floración es modesta y en algunas especies de flores pequeñas hasta críptica.

De las figuras 5 y 8 se desprende que el patrón de floración

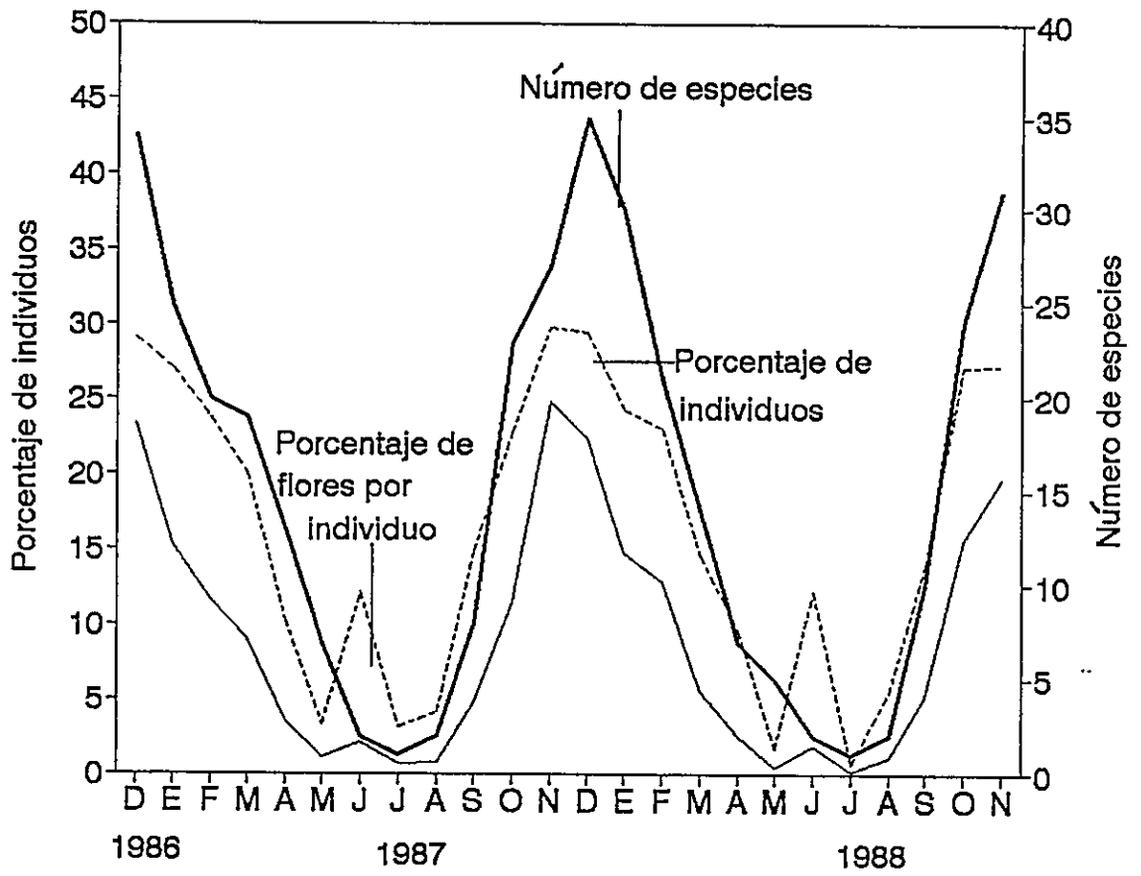


Fig.8. Número de especies en floración, porcentaje de individuos en floración por especie, y porcentaje de flores por individuo, en los dos años de estudio.

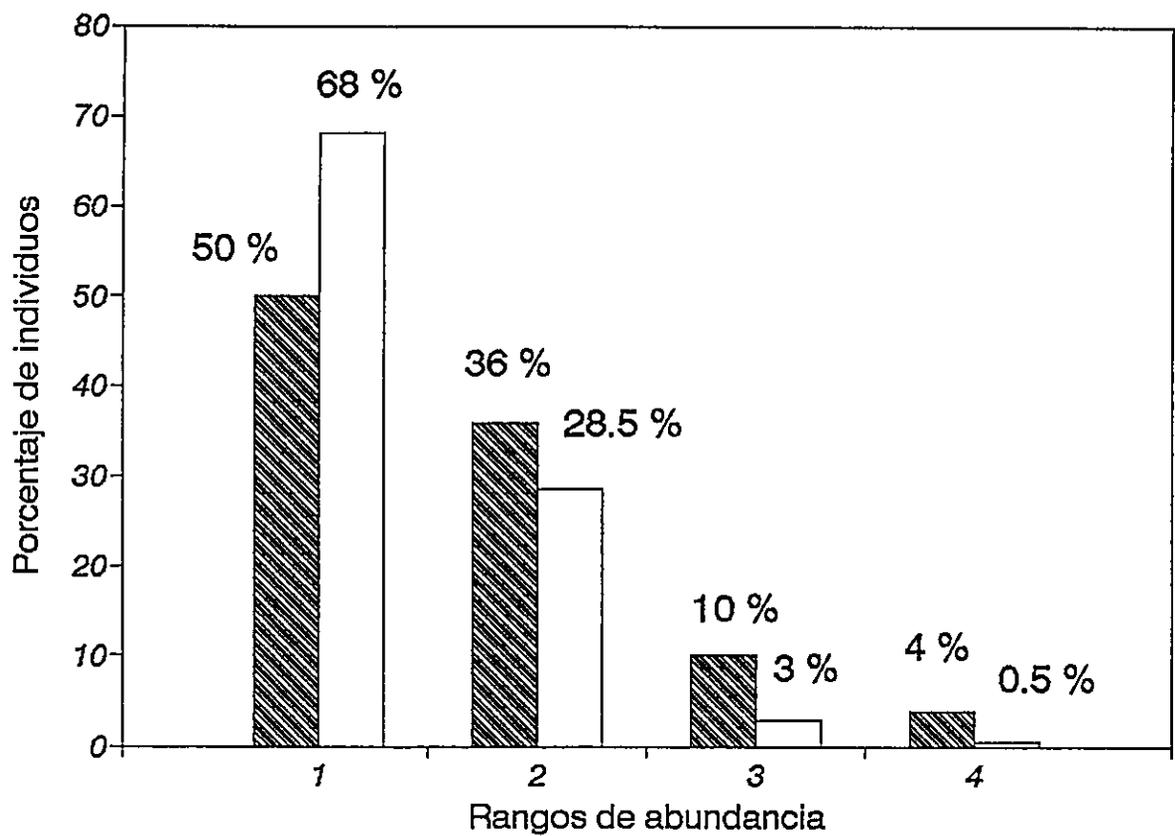


Fig. 9. Porcentaje de individuos (independiente de las especies) que fueron encontrados en cada rango de abundancia de floración (barras achuradas) y fructificación (barras abiertas).

Rango: 1 = 1 - 25%
 2 = 26 - 50%
 3 = 51 - 75%
 4 = 76 - 100%

de la comunidad es unimodal, con sólo un ciclo de floración al año. Sin embargo, analizando los registros a nivel de especie, se aprecia que algunas de ellas tienen floraciones bimodales. Estas especies eran: Berberis darwini, Sarmienta repens, Ovidia pillo-pillo y Embothrium coccineum. Asimismo, se observaron en algunas de las especies estudiadas flores aisladas fuera de la temporada general de floración de la especie. Estas especies eran Sarmienta repens, Asteranthera ovata, Drimys winteri, Luma apiculata, Berberis buxifolia 1 y Rhaphithamnus spinosus.

1.1.b Duración de las fenofases:

El tiempo promedio en que las especies están en la fenofase de yemación fue 3.77 ± 1.68 meses (promedio \pm SD). La floración tuvo un largo en promedio de 3.5 ± 1.9 meses, considerando las segundas floraciones de algunas especies. El promedio de la duración de la floración sin considerar la segunda floración de algunas especies, fue 2.9 ± 1.8 meses. Sólo 21 especies fueron comparables en el largo promedio de la floración en los dos años de datos, debido a que el muestreo se inició en diciembre de 1986 y se terminó en noviembre de 1988. De estas especies 76.2% muestran igual cantidad de meses en floración en los dos años, cuatro especies muestran diferencias de un mes de floración, una especie muestra diferencias de dos meses en el largo de su floración.

En la Fig. 10 se muestran las distribuciones de las duraciones (en meses) de la floración y fruto maduro.

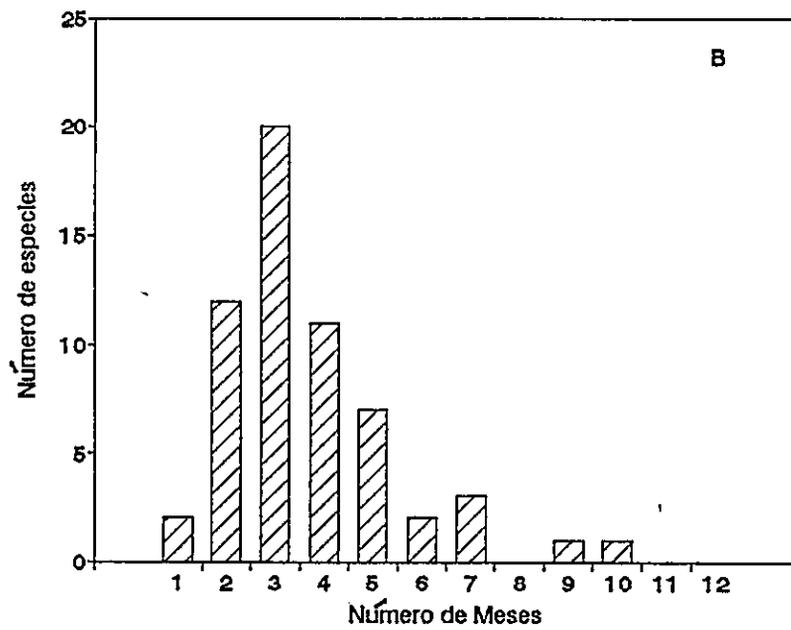
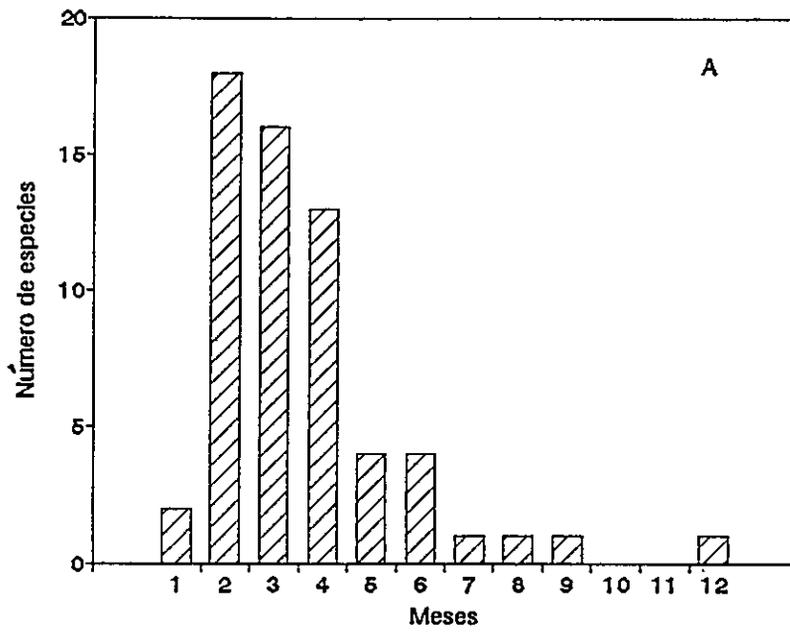


Fig. 10. Distribución de los meses de duración de la floración (A) y de fructificación (B).

1.1.c Sincronía interanual:

Las tendencias de ocurrencia de la floración o sincronía interanual fue similar en los dos años. (Fig. 11).

Los inicios del período floración tienen una alta sincronía interanual, un 74% de las especies iniciaron su floración en el mismo mes. Del resto de las especies que variaron en el mes de inicio de la floración, nueve especies florecieron uno o dos meses antes en 1988 que en 1987, y 4 especies florecieron un mes después en 1988 que en 1987 (Tabla 2).

Los máximos de floración tienen una alta sincronía (reconociendo que un mes es un período largo entre observaciones) en los dos años, con un 75% de las especies en su máximo floral en el mismo mes (Tabla 3). La mayoría de las especies que no coincidieron en su máximo de floración en el mismo mes lo hicieron antes (22.2%). Sólo 2.3% de las especies tuvieron un máximo floral más tarde que en el año anterior. Así la variación interanual de la mayoría de las especies presentó la misma tendencia, por lo que se podría pensar que un mismo factor ambiental estaría determinando este cambio en todas las especies.

Como se ve en las Tablas 2 y 3, un importante número de especies tuvieron variaciones en los inicios o máximos en los dos años, pero no en ambos parámetros a la vez. Sólo cuatro especies (Fuchsia magellanica, Luzuriaga polyphylla, Luzuriaga radicans y Relbunium hypocarpium) mostraron la tendencia de inicio y máximo de floración antes en 1988 que en 1987. Ninguna especie tuvo el inicio

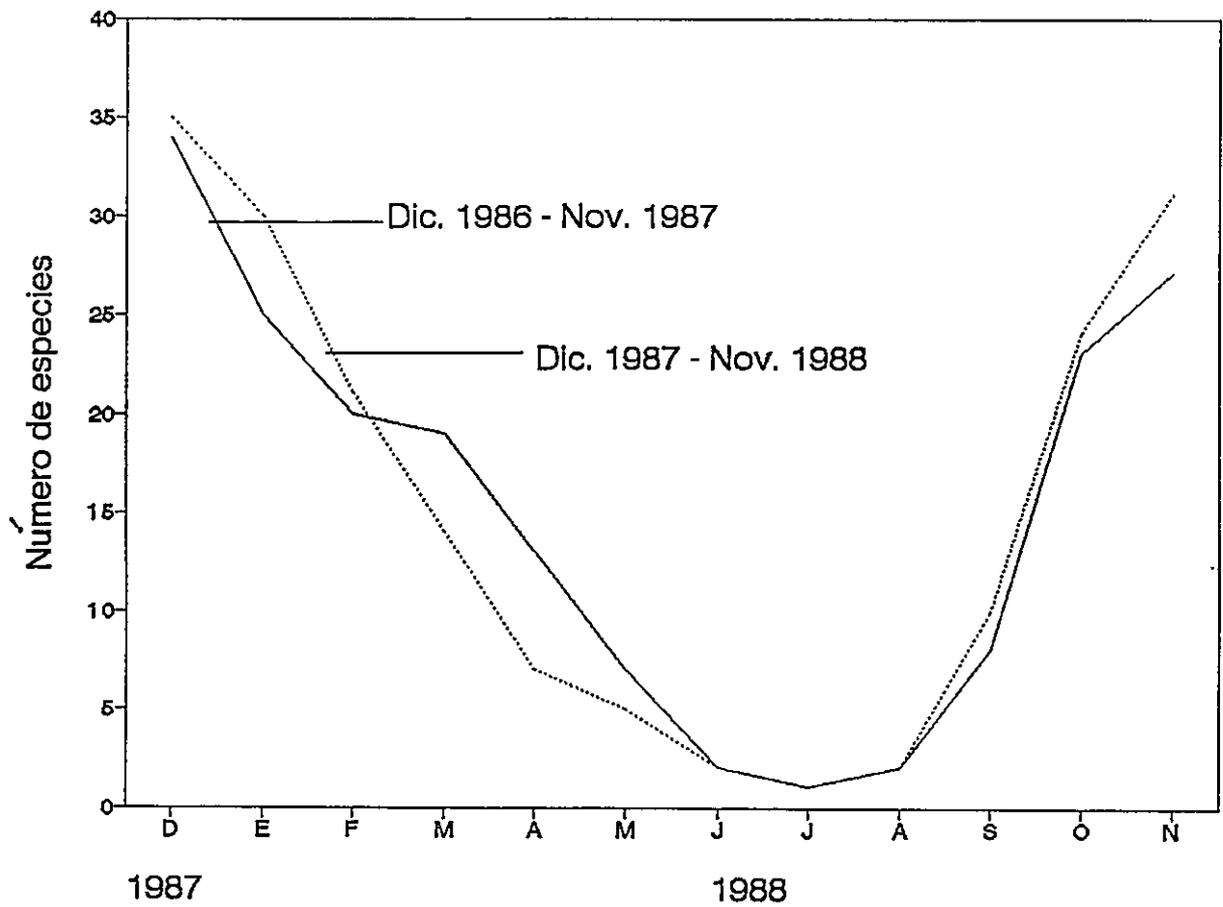


Fig.11. Variación en el número de especies en anthesis en los dos años de estudios.

Tabla 2. Variación en las fechas de inicio de la floración y fructificación de las especies con respecto a 1987.

Fenofase	No. de especies con:					
	Inicios en el mismo mes en 1988.		Inicios en meses distintos en 1988.			
	N	(%)	antes		después	
		N	(%)	N	(%)	
Floración:						
Yemación	50	(54.0)	10	(20.0)	13	(26.0)
Antesis	42	(74.0)	9	(24.6)	4	(7.04)
Fructificación						
Fruto inmaduro	21	(40.8)	14	(35.0)	1	(2.5)
Fruto maduro	21	(41.4)	15	(39.5)	6	(15.8)

Tabla 3. Variación en las fechas de los máximos de floración y fructificación de las especies con respecto a 1987.

Fenofases	No. de especies con:					
	Máximos en el mismo mes en 1988.		Máximos en meses distintos en 1988.			
	N	(%)	N	antes (%)	N	después (%)
Floración:						
Yemación	28	(76.5)	9	(24.6)	0	
Antesis	27	(75.0)	8	(14)	1	(2.8)
Fructificación:						
Fruto inmaduro	25	(62.5)	14	(35.0)	1	(2.5)
Fruto maduro	17	(44.7)	15	(39.5)	6	(15.8)

de su fenofase antes, y el máximo después.

1.2 Fructificación.

1.2.a Patrón comunitario:

El estado de fruto inmaduro fue el menos estacional de las cuatro fenofases estudiadas. A través de todo el año se encontraron especies con frutos inmaduros. La mayor cantidad de especies se encontró en enero y febrero. Estos frutos corresponden en su mayoría a los frutos formados después de la floración de primavera-verano. Muchos de los frutos permanecieron hasta 12 meses en la planta antes de madurar y ser dispersados. Es por esto que en otoño e invierno se encontraron también 14 especies con frutos inmaduros. Estas especies maduraron sus frutos en la temporada de primavera-verano siguiente y en un caso, a principios del siguiente otoño (Gevuina avellana).

La mayoría de las especies comenzaron la etapa de formación de fruto en los meses de diciembre y enero (15 y 14 especies, respectivamente). A pesar de que no hubo una correlación significativa entre floración y fruto inmaduro (Tabla 1), sería esperable que el inicio de la formación de fruto inmaduro siguiera inmediatamente a la de inicio de la floración. Sin embargo, esto no siempre es así (Janzen, 1967; Ratchke 1981), lo que se constata en algunas de las especies estudiadas, especialmente aquellas que maduran sus frutos en la temporada anual siguiente a la antesis.

También se encontraron especies con frutos maduros a lo largo de todo el año (Fig.12). El número de especies con frutos maduros disminuyó en los meses de primavera (5 a 7 especies). En los meses de verano la mayoría de las especies estudiadas se encuentran en fruto maduro (Fig. 12).

La curva de fruto maduro que corresponde a los frutos formados a partir de la floración de una temporada, se extiende hasta un año después del término de la floración de esa temporada. Los últimos frutos en madurar corresponden a especies que florecían a fines de la temporada anterior, como es el caso del avellano (Gevuina avellana), cuyo fruto tarda de 12 a 13 meses en madurar (Fig. 13). Durante los meses de verano, un importante porcentaje de los frutos provienen de la temporada de floración del año anterior.

Las curvas de número de especies en fruto maduro y porcentaje de individuos y de frutos por individuo son semejantes en tendencia (Fig. 14).

La gran mayoría de las especies comenzaron a madurar sus frutos en los meses de diciembre, enero y febrero (12, 15 y 7 especies respectivamente), a continuación del inicio de la formación de frutos (Fig. 15). Solo cuatro especies comenzaron la maduración de sus frutos en los meses de invierno. El comienzo de la fenofase de fruto maduro fue marcadamente estacional, no así la distribución del número de especies en fruto maduro a lo largo del año, ni el número de especies en sus máximos de fructificación a lo largo del año (Fig. 15).

La mayoría de las especies presentaron sus máximos de fruto

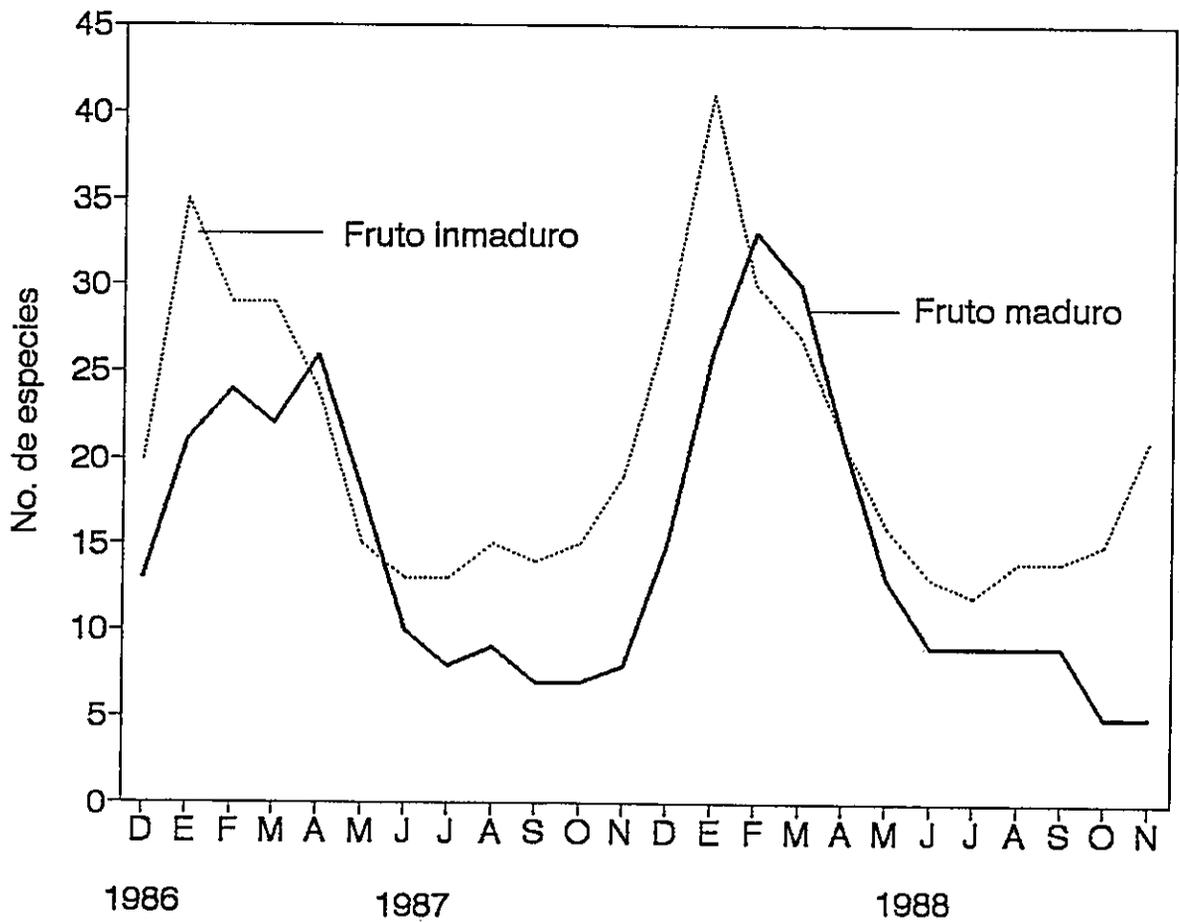


Fig. 12. Número de especies en fruto inmaduro y fruto maduro en los dos años de estudio.

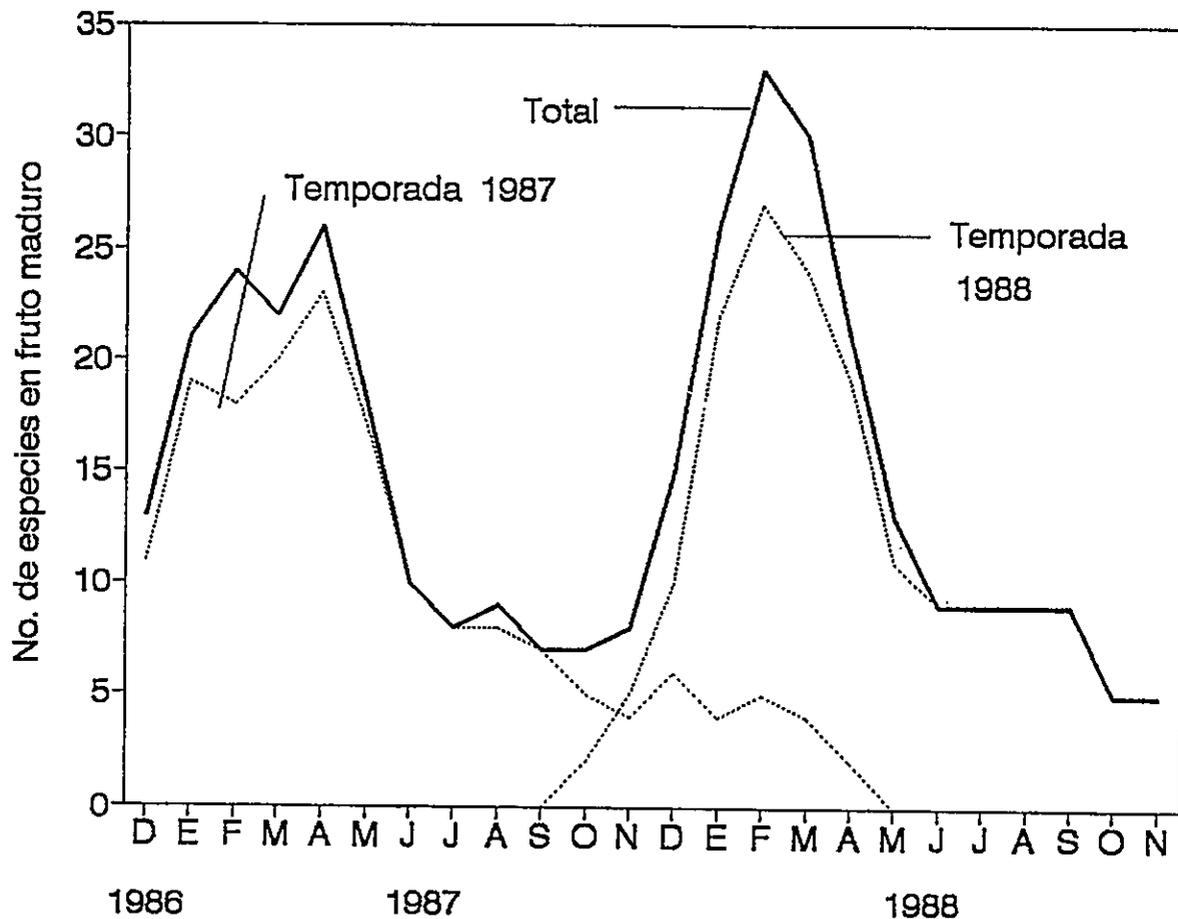


Fig 13. Relación entre las especies en estado de fruto maduro de la comunidad en los dos años (línea continua), comparada con las especies en estado de fruto maduro, correspondientes a la temporada de floración del año 1987 y 1988 (líneas punteadas).

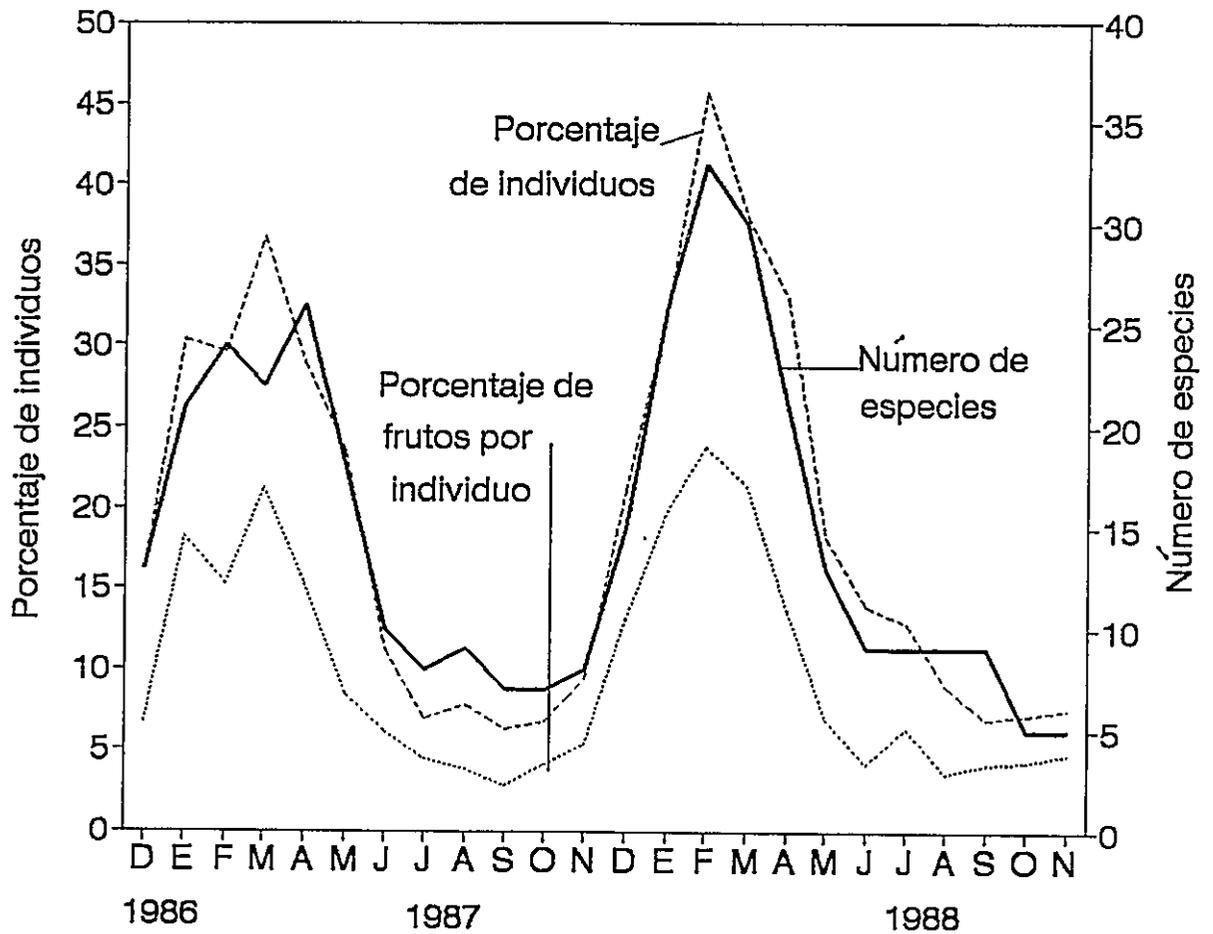


Fig. 14. Número de especies en el estado de fruto maduro, porcentaje de individuos en fruto maduro por especie, y porcentaje de frutos maduros por individuo, en los dos años de estudio.

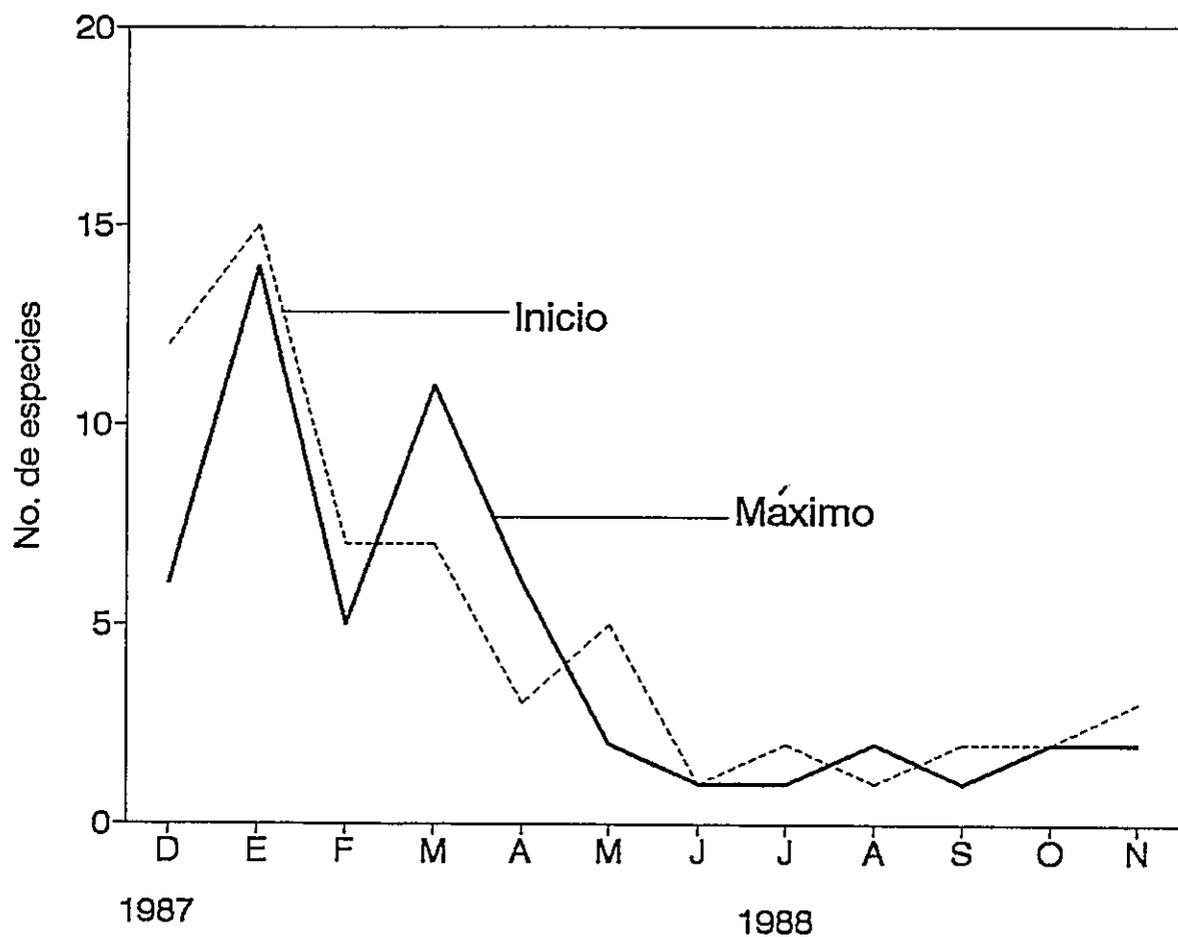


Fig. 15. Número de especies que iniciaron la maduración de su fruto en cada mes, y número de especies que alcanzaron su máxima producción (medida en rangos) en cada mes, para un año de estudio.

maduro en los meses de diciembre a abril, 9 a 12 especie (Fig. 15). Cuatro especies tuvieron máximos de fructificación en los meses de invierno (Pernettya mucronata, Luma apiculata, Asteranthera ovata, Luzuriaga poliphylla).

1.2.b Duración de la fenofase:

El período de fructificación de las especies estimado desde el inicio de la formación del fruto hasta su dispersión como fruto maduro tarda en promedio 6.1 ± 3.1 meses (promedio \pm DS). La fenofase de fruto maduro por sí sola, dura en promedio 3.6 ± 1.8 meses. La etapa de fruto inmaduro dura 4.3 ± 2.7 meses.

El mínimo de duración de la fructificación (fruto inmaduro y maduro) fue un mes, y el máximo de duración de 12 meses (Fig. 10).

Sólo 27 especies, pueden ser comparadas, en cuanto a la amplitud del período en los dos años de datos. De estas, un 44.4% de las especies muestran igual cantidad de meses en fruto inmaduro en los dos años. Un 37% de las especies muestran diferencias de \pm un mes en el largo de fruto inmaduro entre los dos años. Para fruto maduro, sólo 39 especies son comparables en los dos años de estudio. Un 51.3% de las especies mostraron igual cantidad de meses en fruto maduro en los dos años, en tanto un 33.3% de las especies tenían diferencias de 1 mes y 12.8% de las especies, diferencias de hasta dos meses.

La fenofase de fructificación, ya sea considerando el fruto

inmaduro o el fruto maduro, presentaron una distribución unimodal en el año (Fig. 12). Las flores formadas en la segunda floración de algunas especies, no llegaron a formar frutos, por lo que no hay una segunda fructificación. Sin embargo, fue posible encontrar frutos maduros fuera de temporada debido a que se mantenían largo tiempo en las plantas sin ser dispersados.

1.2.c. Sincronía interanual

Las fenofases de fruto inmaduro y fruto maduro tuvieron una sincronía interanual más baja comparada con la floración y la yemación (Fig. 16 y Tablas 2 y 3).

Sólo un 40.8% de las especies iniciaron la etapa de fruto verde en el mismo mes en los dos años. En el caso de fruto maduro 41.3% de las especies iniciaron esta fenofase en el mismo mes. Al igual que para la floración, la fructificación inicio su ciclo antes en el año 1988 que en 1987. Estos desfases fueron de menos de dos meses para las siguientes especies con fruto inmaduro: Mitraria coccinea, Sarmienta repens, Lomatia ferruginea y Berberis darwini; y para las siguientes especies con fruto maduro: Asteranthera ovata y Lepidoceras kingii. Sólo en Myrceugenia nannophylla hubo un desfase de tres meses en la etapa de fruto maduro.

Los máximos de fruto maduro presentaron menor sincronía entre años (44.7%), frente al 66.5% de sincronía de fruto inmaduro. En estas dos fenofases hubo también más especies con máximos de fructificación antes en 1988 que en 1987. Muchas de las especies

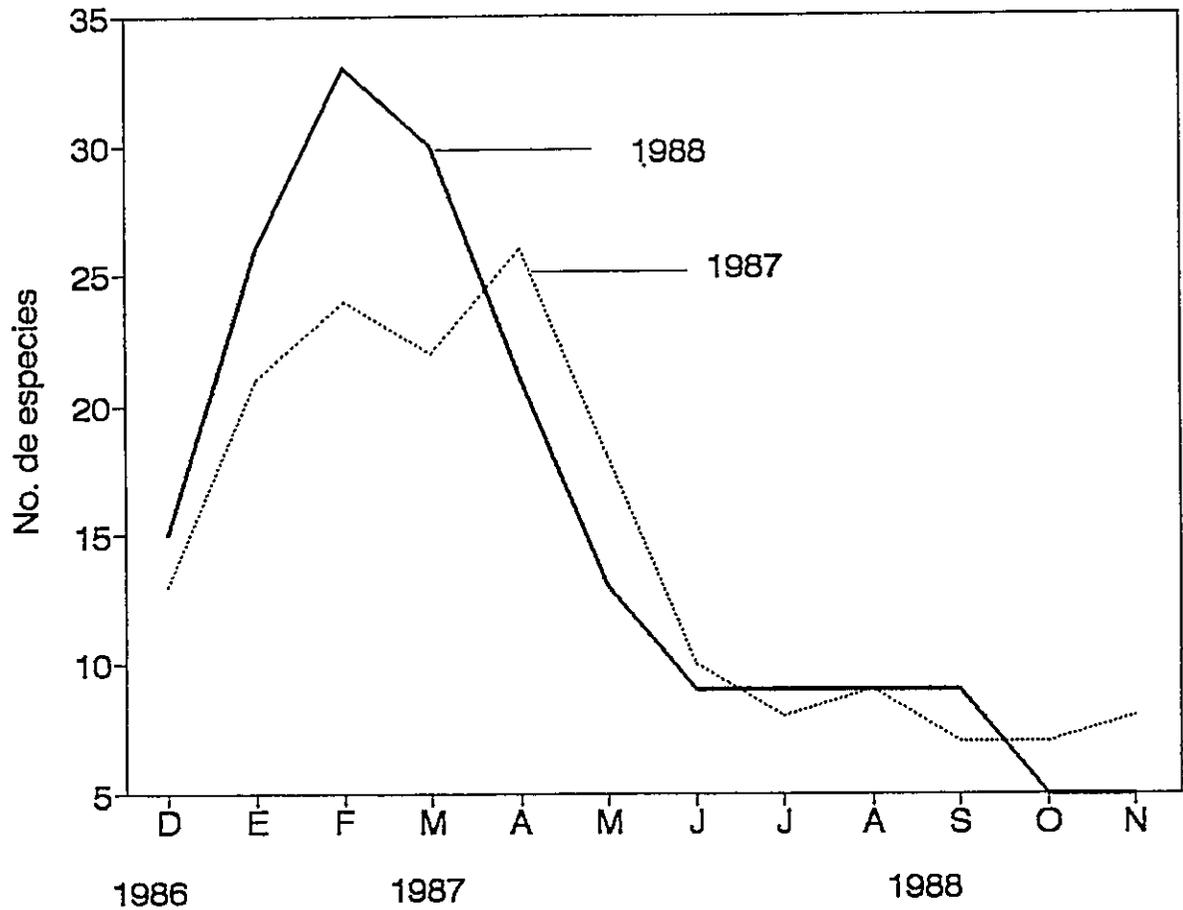


Fig. 16. Variación en el número de especies en fruto maduro en los dos años de estudio.

que se desfasaron en los máximos de fruto inmaduro, también estaban desfasados en sus máximos de fruto maduro (Tabla 3). Más de la mitad de las especies que presentaron desfases en los inicios de fruto inmaduro, también presentaron desfases en los máximos de fruto inmaduro. Lo mismo se puede decir para fruto maduro.

2. Relación entre fenología y factores bióticos y abióticos

2.1. Comparación entre grupos de especies.

2.1.a. Forma de vida.

Floración:

Al comparar el número de especies en floración de árboles, arbustos y enredaderas se aprecian desplazamientos fenológicos de un mes entre formas de vida (Fig. 17). El máximo de floración de los arbustos fue en octubre y noviembre, el de las enredaderas en diciembre, y el de los árboles en enero.

La duración de la floración para las distintas formas de vida se muestra en la Tabla 4. Las enredaderas son la forma de vida que presentó una duración de la floración más prolongada, seguida por los arbustos y árboles.

La sobreposición de las epífitas (tipo 1 y 2), y la mediana de la sobreposición tipo 2 de los árboles, resultaron ser estadísticamente diferentes de la mediana de la sobreposición del resto de la comunidad (Tabla 5).

El patrón de actividad de los árboles difirió estadísticamente del resto de la comunidad en los meses de octubre de 1987 y marzo

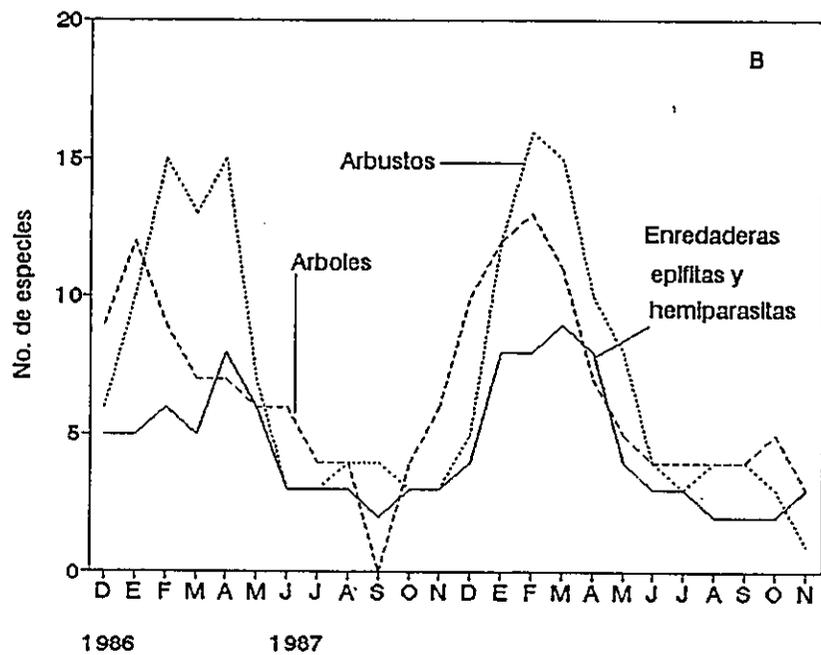
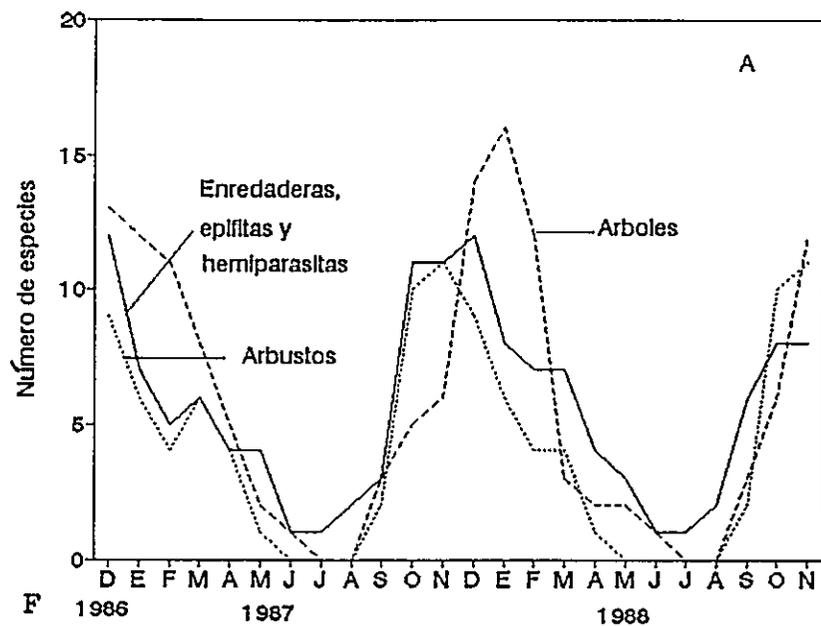


Fig.17. Número de especies en floración (A), y en fructificación (B), según las tres formas de vida estudiadas.

Tabla 4. Duración de las fenofases de floración y fructificación (fruto inmaduro y maduro) para especies de distintas formas de vida en el bosque de Chiloé.

	Floración Promedio \pm DS	Fructificación (meses)
Enredaderas, epífitas y hemiparásitas (N = 16)	4.3 \pm 2.5	6.7 \pm 2.6
Arbustos (N = 19)	3.6 \pm 1.6	5.1 \pm 2.8
Arboles (N = 23)	3.1 \pm 1.6	6.6 \pm 3.4
Todas las especies	3.5 \pm 1.9*	6.1 \pm 3.1

* En el cálculo del largo de la estación de floración, se incluye la segunda floración de algunas especies.

Tabla 5. Medianas de las sobreposiciones tipo 1 y tipo 2, para el 50% de los pares de especies, de la floración y fructificación, y de las agrupaciones bióticas estudiadas.

Características bióticas	Mediana de la sobreposición			
	Floración		Fructificación	
	Sobreposición tipo 1	Sobreposición tipo 2	Sobreposición tipo 1	Sobreposición tipo 2
Arboles	0.23	0.08	0.35	0.23
Arbustos	0.30	0.21	0.17	0.13
Epífitas	0.33	0.20	0.24	0.09
Especies ornitófilas	0.41	0.24		
Especies anemócoras	0.32	0.11	0.27	0.22
Especies endozoócoras			0.28	0.16
Especies de matorral	0.30	0.08	0.05	0.04
Especies de bosque	0.31	0.17	0.41	0.27
Especies de bosque primario	0.28	0.09	0.19	0.09
Especies de bosque secundario	0.34	0.17	0.26	0.12
Mirtáceas	0.36	0.31	0.1	0.05
Total de especies	0.29	0.22	0.28	0.18

de 1988 (en ambos casos, con $P = 0.044$, prueba de Fisher). El patrón de actividad de los arbustos difirió estadísticamente del resto de la comunidad en los meses de octubre y noviembre de 1987 ($P = 0.021$ y $P = 0.014$), y en enero, octubre y noviembre de 1988 ($P = 0.019$, $P = 0.012$, $P = 0.001$). En el caso de las epífitas sólo hubieron diferencias estadísticamente significativas con resto de la comunidad en octubre ($P = 0.014$) y noviembre de 1987 ($P = 0.019$).

En cuanto a las diferencias en los patrones de floración entre las tres formas de vida, podemos apreciar que entre las epífitas y los árboles existen diferencias estadísticamente significativas en los meses de octubre y noviembre de 1987 ($P = 0.023$ y $P = 0.027$). La floración de las epífitas y arbustos sólo difieren en mayo ($P = 0.049$). El número de especies en floración de los árboles y arbustos son distintos estadísticamente en los meses de octubre y noviembre de 1987 ($P = 0.021$, $P = 0.023$).

Fructificación:

La distribución de los máximos de las curvas de fruto maduro fueron diferentes para estas formas de vida, en los dos años de estudio (Fig. 17). No hay una tendencia marcada de que una forma de vida madure antes o después en los dos años de datos. Sin embargo, la mayoría de los arbustos tienden a madurar sus frutos en verano, con una duración promedio del estado de fruto maduro más corta que el resto de las formas de vida (Tabla 2), siendo por lo tanto, su fructificación más agrupada.

La sobreposición tipo 1 de los árboles, epífitas y arbustos, y la sobreposición tipo 2 de los arbustos es estadísticamente diferente del resto de la comunidad.

La prueba exacta de Fisher para la fructificación de las distintas formas de vida con respecto al resto de la comunidad a lo largo del año nos muestra que los árboles y las epífitas no son estadísticamente diferentes del resto de la comunidad. Los arbustos en cambio difirieron en varios meses del año: diciembre de 1986 ($P = 0.004$), enero ($P = 0.004$), septiembre ($P = 0.041$), noviembre ($P = 0.0075$) y diciembre ($P = 0.0015$) de 1987; y en enero ($P = 0.045$) y octubre ($P = 0.0012$) de 1988.

La etapa de fruto maduro fue muy semejante entre las formas de vida comparadas. No hubieron diferencias estadísticas detectadas a través de la prueba exacta de Fischer, entre enredaderas y árboles. Entre enredaderas y arbustos sólo hubo diferencias en enero y diciembre de 1987 ($P = 0.027$ y $P = 0.014$) y enero de 1988 ($P = 0.04$). Entre árboles y arbustos sólo hubo diferencias en diciembre de 1987 ($P = 0.027$).

2.1.b. Síndrome de polinización

El mayor número de especies ornitófilas en flor se encontró en enero (Fig. 18); en el caso de las no-ornitófilas el mayor número de especies en floración ocurrió en diciembre, siendo la distribución de la floración de las especies ornitófilas menos pronunciada. Las diferencias más notable entre la floración de las

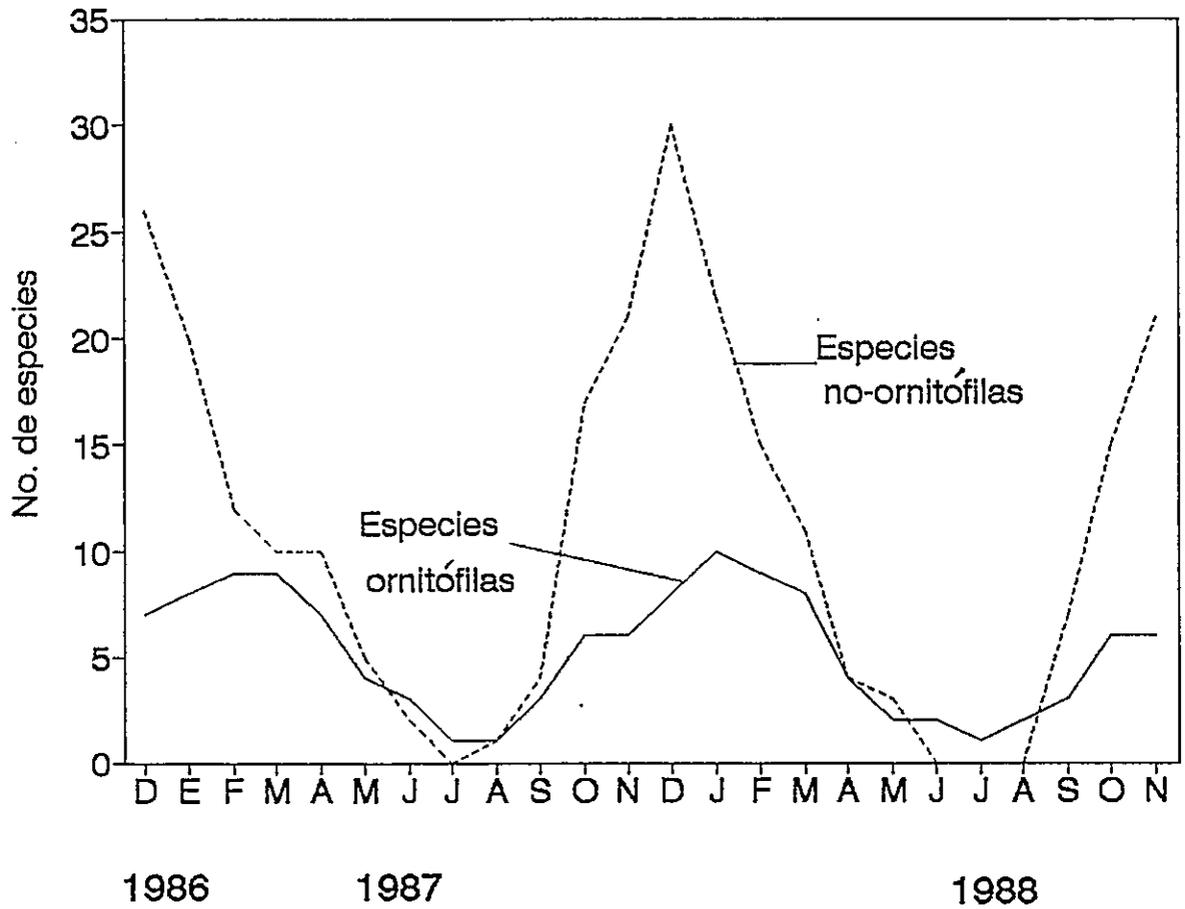


Fig. 18. Patrón de floración de las especies ornitófilas y no-ornitófilas.

especies ornitófilas y no-ornitófilas, fueron el largo de la duración de la floración (5.2 ± 2.5 meses, para las especies ornitófilas, y de 2.8 ± 1.0), para las especies no-ornitófilas, las cuales tienen floraciones notablemente mas cortas (Wilcoxon, $P = 0.002$). Además, la mayoría de las especies que presentaron doble floración en un año, son ornitófilas. La única especie con flores en invierno fue la especie ornitófila Tristerix, la primera especie en florecer en los dos años también fue una especie ornitófila Campsidium valdivianum, y la última en florecer, en el año 1987 fue Asteranthera ovata, también ornitófila. Por lo cual no sólo tienen estas especies una floración mas larga en promedio, sino que también en conjunto su floración abarca un período mayor de meses en comparación al resto de las especies de la comunidad.

Otra diferencia importante en los patrones de floración de las especies ornitófilas y el resto de la comunidad, es el grado de sobreposición. La sobreposición tipo 1, fue ≤ 0.41 (Tabla 5). La cual es significativamente diferente de la mediana de la sobreposición del resto de la comunidad ($G = 8.8$). Para la sobreposición tipo 2, fue ≤ 0.24 , la que no es estadísticamente diferente de la distribución de las sobreposiciones tipo 2 del resto de la comunidad ($G = 3.8$). Además esta sobreposición es mucho mayor que la calculada para toda la comunidad (Tabla 5).

Al comparar mes a mes el número de especies ornitófilas en flor contra las especies no-ornitófilas en flor, se encontraron diferencias significativas durante 5 meses de 1987: febrero (Prueba de Fisher, $P = 0.004$), marzo ($P = 0.0015$), abril ($P = 0.0028$), mayo

($P = 0.041$), y junio ($P = 0.05$); y 5 meses de 1988, comprendiendo los meses de febrero ($P = 0.0079$), marzo ($P = 0.0012$), abril ($P = 0.041$), junio ($P = 0.05$) y agosto ($P = 0.05$). Es decir, las principales diferencias entre la floración de las especies ornitófilas y la floración del resto de la comunidad se encuentran en parte de los meses de verano, otoño e invierno, no así en primavera.

1.2.c. Relación entre las fenofases y el síndrome de dispersión de semillas.

Floración:

La curva de floración de las especies anemócoras, tiene una menor duración que la curva de las especies endozoócoras, teniendo un sesgo, hacia la floración en primavera y principios de verano (Fig. 19).

La duración de la floración de las especies anemócoras fue menor, (2.54 ± 0.78 meses) que la de las especies endozoócoras (4.33 ± 6.23 meses; Wilcoxon $P = 0.002$).

La mediana de la sobreposición tipo 1 fue 0.32 (Tabla 5), valor estadísticamente mayor ($G = 9.7$), o sea, más agrupada, en el sentido de que tiene más parejas superpuestas que el resto de la comunidad. La sobreposición tipo 2, fue 0.11. Esta sobreposición es menor y no es estadísticamente diferente del resto de la comunidad ($G = 4.8$). La mediana de la sobreposición de las especies endozoócoras fue 0.24 (tipo 1) y 0.09 (tipo 2). Estos índices de sobreposición son menores (o sea, más dispersas) y estadísticamente

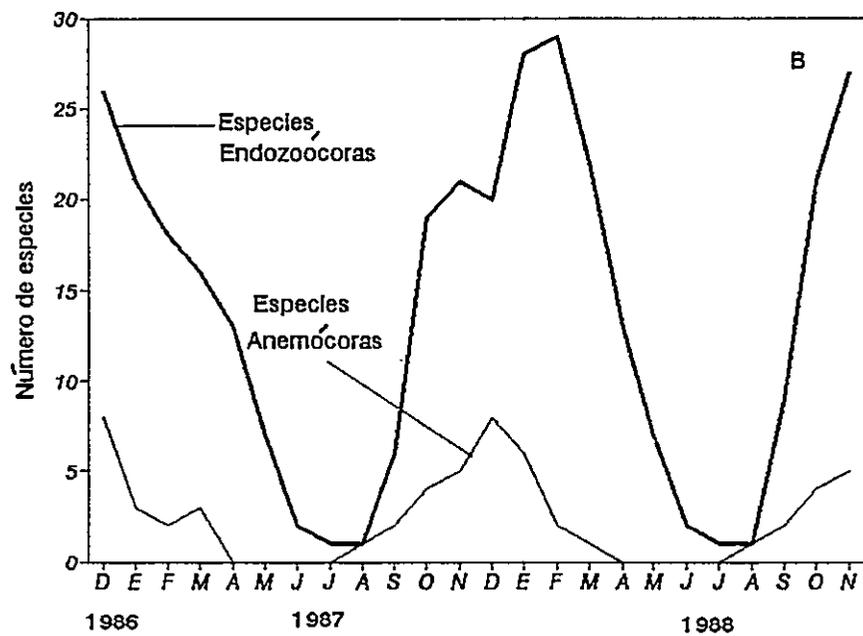
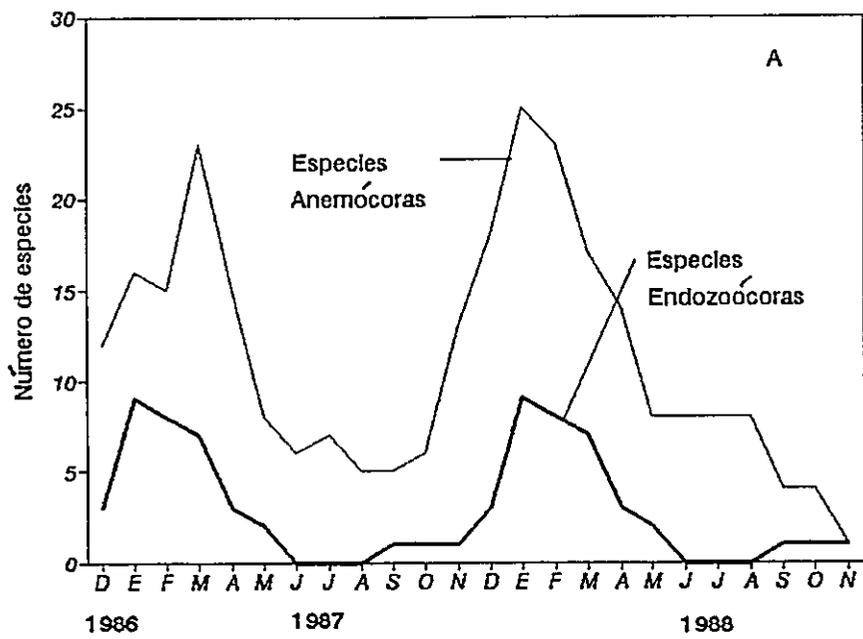


Fig. 19. Número de especies en floración (A), y en fructificación (B), según el síndrome de dispersión de las especies.

no significativos que los del resto de la comunidad.

La prueba exacta de Fischer indicó diferencias significativas solo en noviembre de 1988 en la floración de las especies anemócoras con respecto a las especies endozoócoras ($P = 0.0056$).

Fructificación:

El mayor número de especies en fruto maduro se encontró en el mismo mes (enero de 1988) para las especies anemócoras y endozoócoras (Fig. 19). La principal diferencia entre las curvas de fruto maduro la constituye el hecho de que sólo las especies endozoócoras presentaron frutos maduros en invierno.

La duración del período de fructificación (frutos maduros) para las especies anemócoras fue 3.8 ± 1.1 meses, y las especies endozoócoras fue mayor con 4.7 ± 2.3 meses (promedio \pm DS).

La mediana de la sobreposición tipo 1 y tipo 2, de las especies anemócoras, fué 0.27 y 0.22, respectivamente. Para las especies endozoócoras, la mediana de la sobreposición tipo 1 y 2 fué 0.28 y 0.16, respectivamente. La fructificación de las especies anemócoras y endozoócoras no difiere significativamente del resto de la comunidad ($G = 0.12$ (tipo 1) y $G = 1.67$ (tipo 2)). La prueba exacta de Fischer reveló diferencias significativas en los meses de enero y junio de 1987, entre las curvas de las especies anemócoras y endozoócoras ($P = 0.012$ y 0.005 , respectivamente). En verano, hubo proporcionalmente en fruto más especies anemócoras que endozoócoras y viceversa en invierno, sin embargo, esta diferencia

no fué tan pronunciada en el segundo año de estudio.

2.d. Relación entre fenofases y formación vegetacional.

Floración:

Las tendencias en las curvas de floración (Fig. 20) de las especies de matorral de altura y bosque fueron semejantes, sólo diferían en los meses de mayor floración, que en el caso de las especies de bosque fue en diciembre, y en el caso de las especies de matorral fue en enero y febrero.

La duración de la floración de las especies de matorral fue 2.54 ± 0.78 meses. La duración de la floración de las especies de bosque es mayor con 3.52 ± 1.94 meses (promedio \pm DS).

La mediana de la sobreposición tipo 1 y tipo 2, del matorral, da una sobreposición 0.3 y 0.08 respectivamente. No hubo diferencias significativas en la sobreposición tipo 1 y tipo 2 de estas especies con respecto al resto de la comunidad ($G = 0.45$). La mediana de la sobreposición tipo y tipo 2 da un valor 0.31 y 0.17, los cuales tampoco son estadísticamente diferentes al resto de la comunidad ($G = 1.14$ (tipo 1) y $G = 0.28$ (tipo 2), $P \leq 0.05$).

La prueba de Fisher no reveló diferencias significativas entre las especies de matorral y el resto de la comunidad. Las especies de bosque tienen diferencias significativas sólo en los meses de diciembre de 1986 y 1987 con el resto de la comunidad ($G = 0.025$ y 0.0022 respectivamente). En diciembre la floración de los arbustos (los que constituyen principalmente el resto de la comunidad) y los arboles y epífitas que no son del bosque es mucho menor que la

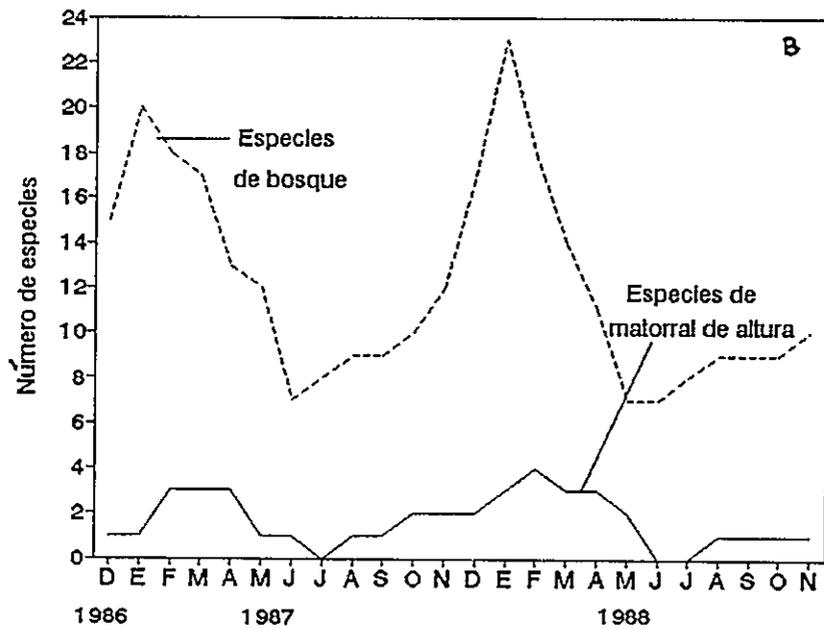
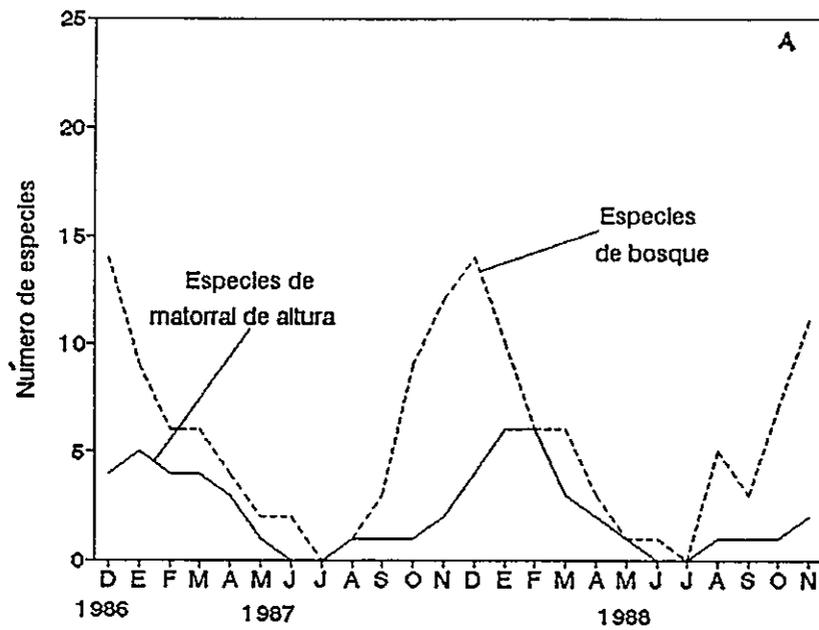


Fig. 20. Número de especies en floración (A), y de fructificación (B), según las formaciones vegetacionales de bosque y matorral de altura.

2.e. Caracter sucesional de las especies.

Floración:

La curva de floración de las especies de bosque secundario (Fig. 21) tuvo su máximo en noviembre, un mes antes que el máximos de floración de las especies de bosque primario.

La duración de la floración de las especies de bosque primario fue 2.98 ± 1.17 meses, y de las especies de bosque secundaria es 3.14 ± 0.9 meses (promedio \pm DS). No hubieron diferencias significativas entre los dos grupos de especies.

La mediana de la sobreposición tipo 1 y tipo 2, de las especies de sucesión primaria fue 0.36 y 0.19, no difirieron significativamente ($G = 4.91$ (tipo 1), $G = 4.03$ (tipo 2)) de la mediana de sobreposición tipo 1 y tipo 2, de las especies de sucesión secundaria, la cual fue 0.34 y 0.17.

La prueba de Fischer mostró que no hubo diferencias estadísticas en los patrones de floración de las especies de bosque primario y secundario, excepto en agosto de 1987 ($P = 0.08$), en que proporcionalmente se encontraron muy pocas flores de especies de bosque secundario.

Fructificación:

Las curvas de fruto maduro, de especies de bosque primario y secundario (Fig.21) son muy semejantes, teniendo los máximos en los mismo meses.

La duración de fruto maduro de las especies de bosque primario fue 5.79 ± 6.57 meses (promedio \pm DS). Las especies de bosque

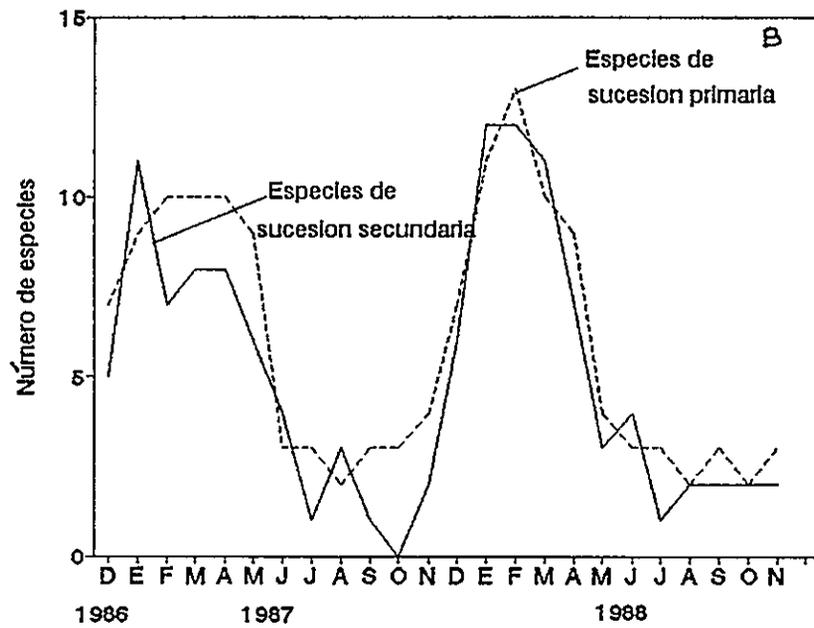
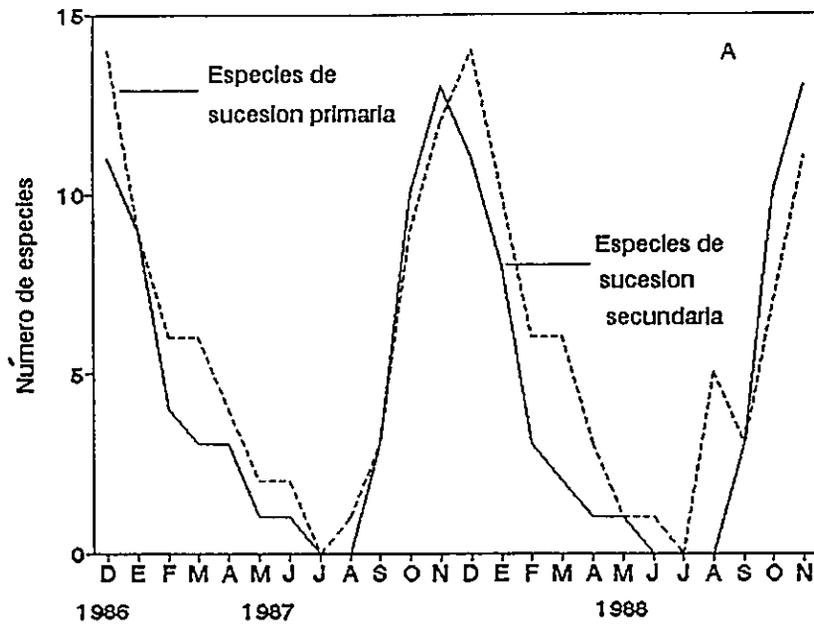


Fig. 21. Número de especies en floración (A), y de fructificación (B), según su estatus sucesional.

secundario tuvieron una duración de esta etapa menor, 3.6 ± 1.54 .

Las especies de bosque primario presentaron un índice de sobreposición con una mediana de 0.40 (tipo 1) y 0.3 (tipo 2), mayor y que no es estadísticamente diferente ($G = 3.2$ y $G = 4.4$, respectivamente) que el índice de sobreposición de las especies de bosque secundario, el cual fue ≤ 0.25 (tipo 1) y 0.10 (tipo 2).

La prueba exacta de Fisher no reveló diferencias significativas en el patrón de fructificación de las especies de bosque secundario y el resto de la comunidad, excepto para enero de 1987 ($P = 0.04$). No hubieron diferencias significativas entre las especies de bosque primario y secundario.

2.f. Afinidades taxonómicas

Floración:

De las especies estudiadas nueve pertenecen a una sola familia, las Mirtáceas. Hay cuatro especies de la familia Ericaceae y Proteaceae, tres de Berberidaceae, Gesneriaceae, Philesiaceae y Loranthaceae, dos Rubiaceae, Rosaceae, Cornaceae, Cunoniaceae y Asteraceae.

Existe una coincidencia en los meses de los máximos de floración en algunas familias (Tabla 6): Ericaceae, Gesneriaceae, Asteraceae, Rubiaceae, Cunoniaceae y Berberidaceae. En los casos en que hay más de una especie por género, como los géneros Myrceugenia, Pernettya, Gaultheria, Lomatia y Berberis, los máximos de floración del género ocurrieron en el mismo mes. Excepciones fueron los géneros: Amomyrtus y Griselinia.

Tabla 6. Maximos de floracion y fructificacion de las especies cuyas familias estan representadas por mas de na especies.

	Floración	Fructificación
Myrtaceae:	No. de especies	sus máximos de fenofase
<u>A. luma</u>	O/N	F
<u>A. meli</u>	E/D	Abr
<u>M. ovata var. ovata</u>	E/D	E
<u>Myrteola</u>	E	Abr
<u>M. planipes</u>	E	E/F
<u>M. parvifolia</u>	F/E	D/O
<u>M. ovata var. nannophylla</u>	F	S
<u>Tepualia</u>	F	S
<u>Luma</u>	May	May/Jun
Ericaceae:		
<u>G. Phillyreifolia</u>	N/O	D/E
<u>P. insana</u>	N	N
<u>P. mucronata</u>	D/N	Jun/Jul
<u>G. antartica</u>	D/N	M/F
Proteaceae:		
<u>Embothrium</u>	D/N	Mar
<u>L. hirsuta</u>	D	Mar
<u>L. ferruginea</u>	D	M/F
<u>Gevuina</u>	Mar	Mar
Berberidaceae:		
<u>B. darwini</u>	O	D
<u>B. buxifolia 1</u>	O	F
<u>B. buxifolia 2</u>	N	E/D
Gesneriaceae:		
<u>Sarmienta</u>	D/N	May
<u>Mitraria</u>	D	May
<u>Asteranthera</u>	D	Agt/Jul
Philesiaceae:		
<u>L. radicans</u>	N/O	Abr
<u>L. polyphylla</u>	D/N	Jul/Agt
<u>Philesia</u>	M/E	D
Loranthaceae:		
<u>Lepidoceras</u>	S	D/N
<u>Tristerix</u>	F	M
<u>Notanthera</u>	F	S
Cunoniaceae:		
<u>Weinmannia</u>	D	Mar/F
<u>Cadcluvia</u>	D	F
Cornaceae:		
<u>G. ruscifolia</u>	N	M
<u>G. racemosa</u>	D	O/N
Rubiaceae:		
<u>Nertera</u>	N	M
<u>Relbunium</u>	D/N	F

Se realizó un análisis más detallado para la familia Myrtaceae, la más representada en el área de estudio.

La floración de la familia Myrtaceae presentó una mediana de sobreposición 1 y 2 , de 0.36 y 0.31, respectivamente. Este valor no difirió del resto de la comunidad. Seis parejas de especies presentaron sobreposiciones menores a 0.1, que corresponden en general a las sobreposiciones de Amomyrtus luma con el resto de las mirtáceas, la cual es la primera especie en florecer, quién con Luma apiculata, la última en florecer son las especies de mirtáceas más desfasadas del grupo.

Las sobreposiciones de la floración de los taxos del género Myrceugenia (3 especies y 2 sub-especies), fueron las más altas dentro del grupo de las mirtáceas (en promedio 0.56 para la sobreposición tipo 1).

Al comparar el grupo de las mirtáceas con el resto de la comunidad, según la prueba de Fischer, podemos ver que en los meses de enero ($P = 0.05$) febrero de 1987 ($P = 0.05$) y octubre de 1988 ($P = 0.02$) hubo diferencias significativas. Los meses de enero y febrero corresponderían al número máximo de floración de las Myrtaceae, y el mes de octubre al número máximo de floración del resto de especies de la comunidad (Fig. 22).

Fructificación:

En la Tabla 6 se muestran los máximos de fructificación de las especies según su afinidad taxonómica. Aquí se aprecia que no hay

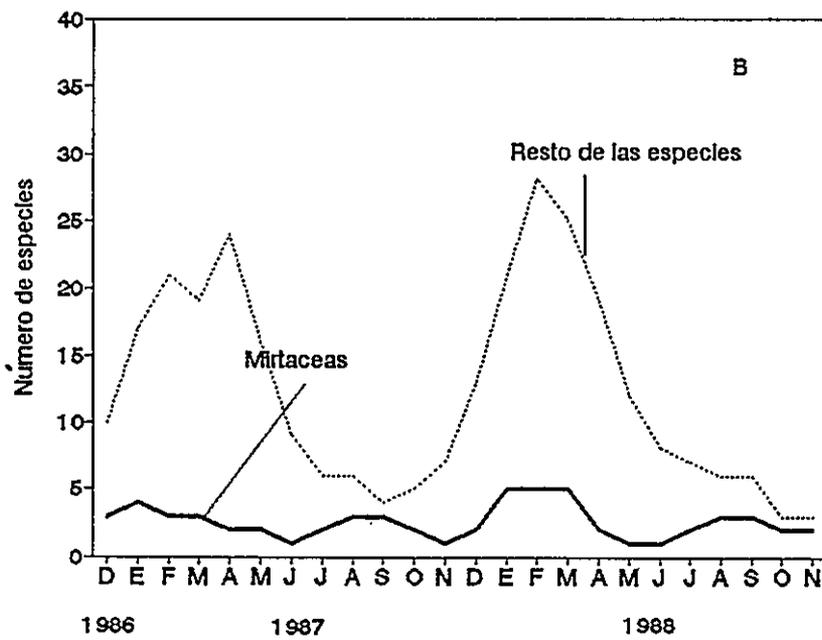
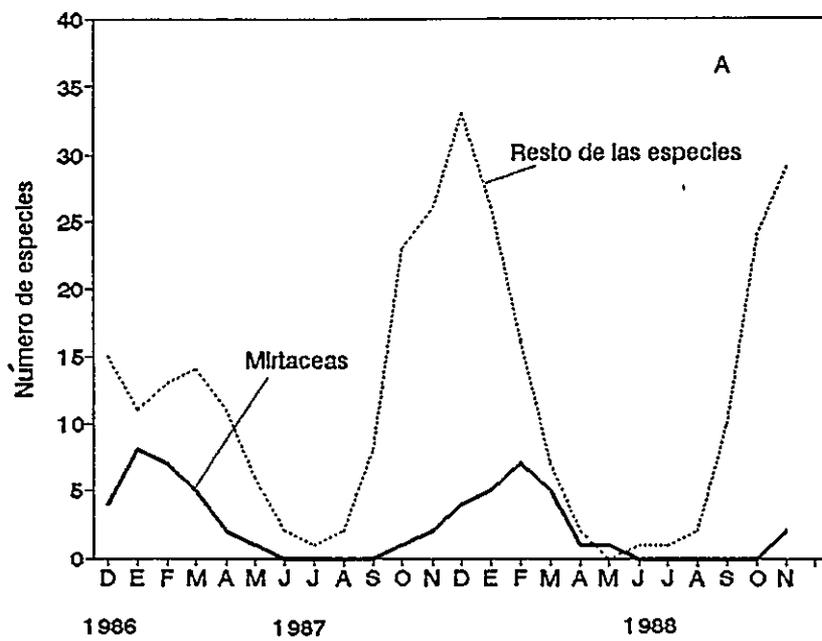


Fig. 22. Número de especies en floración (A) y fructificación (B) de la familia Myrtaceae.

una correspondencia entre las relaciones filogenéticas a nivel de familia y género en la fecha de los máximos de fructificación.

Las mirtáceas presentaron un período de maduración de sus frutos distinto a la del resto de la comunidad (Fig. 22). Se encontraron dos máximos de maduración de fruto, uno en verano que corresponde a la especie con fruto más pequeño; y otro en invierno-primavera que corresponde a las especies con frutos más grandes.

Se encontró escasa sobreposición en la fenofase de fruto maduro de las Myrtaceae. La mediana de las sobreposiciones tipo 1 y 2 de \leq a 0.1 y 0.05, respectivamente. Estas sobreposiciones son menores y estadísticamente no significativas con respecto al resto de la comunidad.

La prueba exacta de Fisher reveló que las diferencias de las mirtáceas con el resto de la comunidad se producen en los meses del primer y segundo máximo de fructificación. Es decir, en abril de 1987 ($P = 0.024$) y, en julio de 1987 ($G = 0.043$, $G = 0.023$), y agosto de 1988 ($P = 0.017$).

2.g. Relación entre el tamaño del fruto y la época de floración y fructificación.

Se correlacionó el tamaño de los frutos de una especie con el tiempo o mes de inicio de la floración (Fig.23). La correlación no fue significativa ($r = 0.0034$, $P > 0.05$) para las especies de la comunidad. Tampoco hubo correlación entre el tamaño de fruto y el largo del tiempo de maduración (etapa de fruto inmaduro de cada

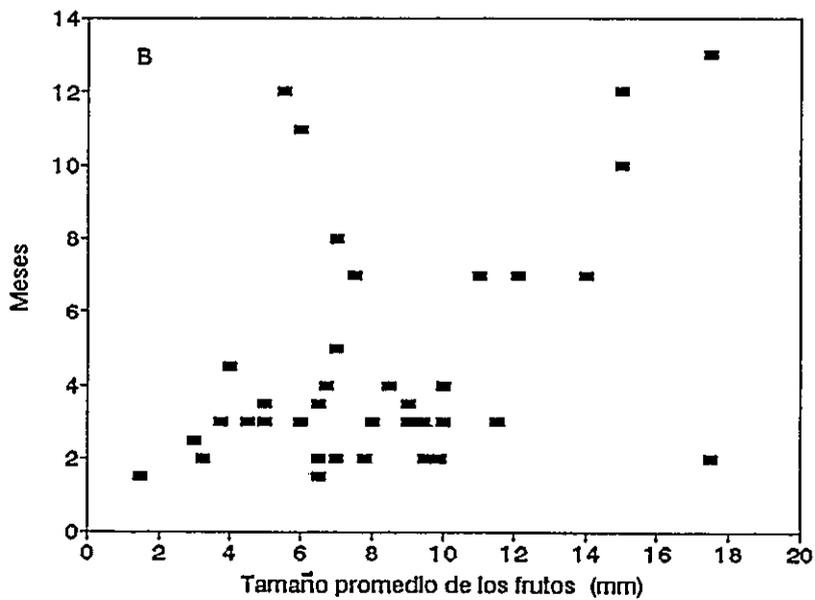
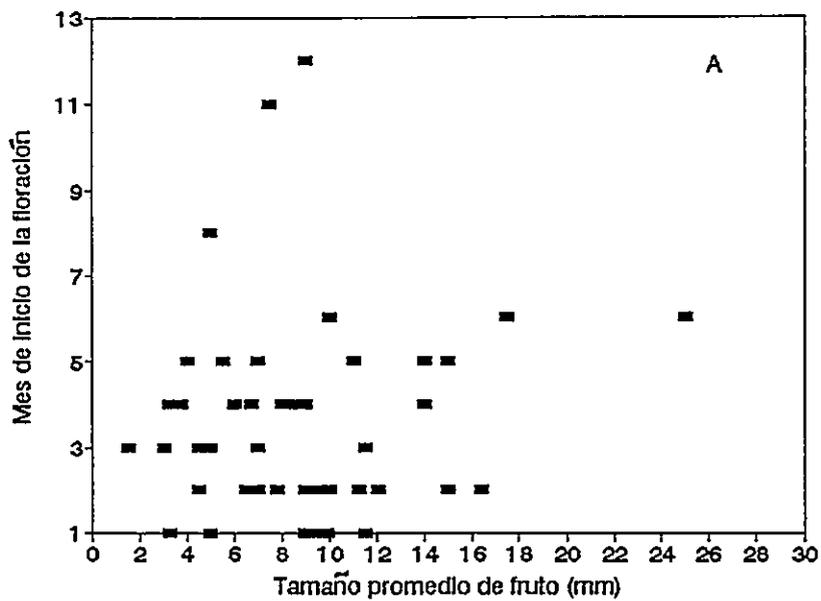


Fig. 23 A. Correlación entre el tamaño promedio del fruto y el mes de inicio de la floración ($r = 0.0034$. Se asignó a septiembre como el mes 1 y a agosto como el mes 12.
 B. Correlación entre el tamaño promedio del fruto y el tiempo de maduración de los frutos ($r = 0.27$).

especie), $r = 0.27$ (Fig. 23).

Se separaron las especies según síndrome de dispersión, debido a que los frutos de las especies anemócoras y las especies endozoócoras son notoriamente de distintos en tamaño y estructura, por lo que tendrían diferentes requerimientos en sus tiempos de maduración. En este caso la correlación entre el tamaño de fruto y el tiempo de maduración, de las especies anemócoras tuvo un coeficiente de correlación significativo, $r = 0.75$. Para las especies endozoócoras hubo un coeficiente de correlación de: $r = 0.13$, no significativo.

Al considerar sólo a las Myrtaceae, dentro del grupo de las especies endozoócoras, se ve que sí tienen un coeficiente de correlación significativo, $r = 0.64$ ($P = 0.05$).

2.2 Relación de las fenofases con factores abióticos

Los factores abióticos más importantes que determinan o influyen los ciclos fenológicos son: temperatura, humedad, precipitación y fotoperíodo. En este estudio se analizaron los efectos de los primeros tres factores y su efecto en la floración de las especies del bosque de Chiloé.

2.2.a. Temperatura

Floración:

Los datos de temperatura de la ciudad de Castro, y del sitio

de estudio en su parte más alta (400 m) se correlacionaron con la fenofase de floración. Las variables independientes usadas fueron temperatura promedio máxima (la cual está correlacionada con la temperatura promedio mínima), la variable dependiente fue el número de especies en floración cada mes.

En la Fig. 24 ,se aprecia claramente que a medida que aumenta la temperatura aumenta el número de especies en flor. Esta correlación entre temperatura media mensual y número de especies en flor, no es significativa cuando se analiza la correlación entre las fechas de inicio y máximos de estas fenofases (Tabla 7).

Fructificación:

A medida que aumenta la temperatura, aumenta el número de especies en fruto maduro, aunque este último con una pendiente menor que la floración (Fig. 24).

Esta tendencia entre temperatura y número de especies en fruto, no es tan marcada cuando se analiza la correlación de inicio y máximos de estas fenofases. Las correlaciones de temperatura para los datos de la ciudad de Castro y la parte más alta del sitio de estudio fueron significativas tanto para número de especies en fruto inmaduro como para número de especies en fruto maduro.

2.2.b. Humedad

Floración:

La correlación entre la humedad relativa del aire con el

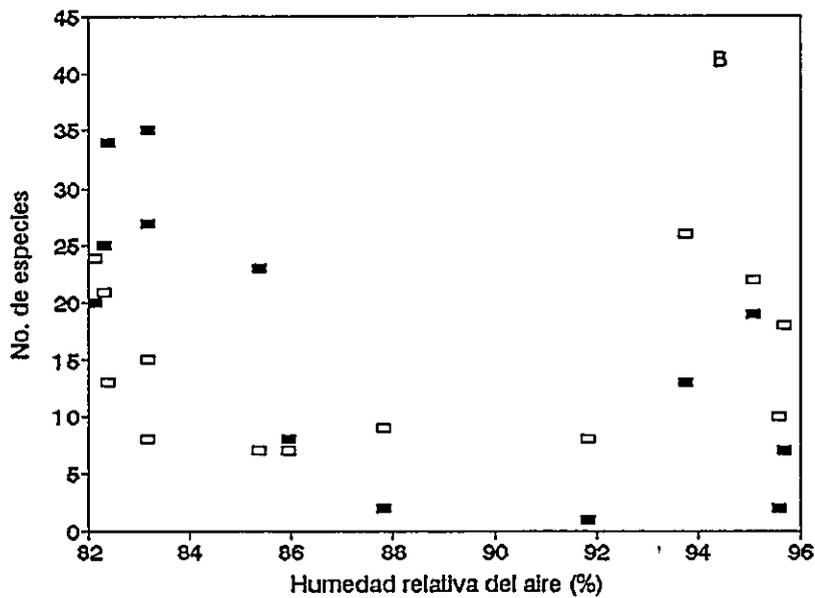
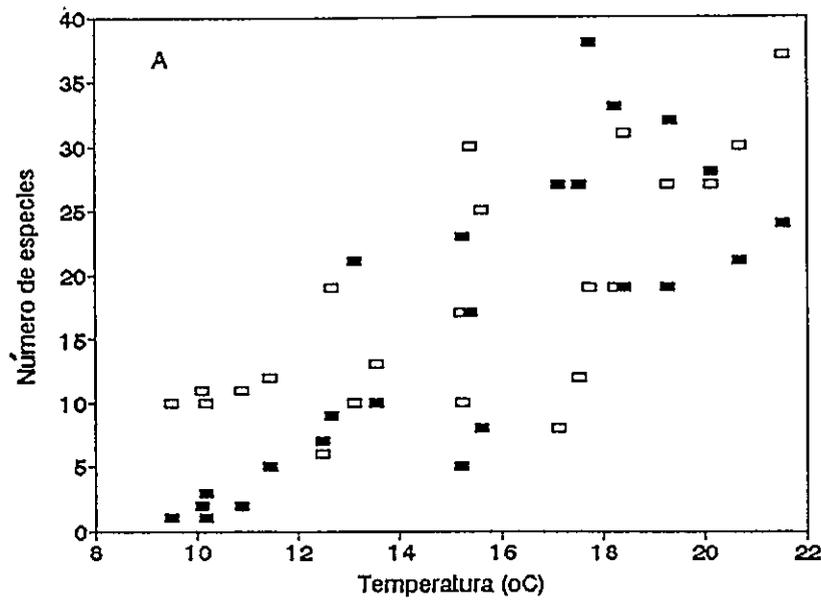


Fig. 24 A. Correlación entre la temperatura media máxima en la ciudad de Castro y el número de especies en floración (cuadrados cerrados), $r = 0.67$, y fructificación (cuadrados abiertos) $r = 0.56$. B. Correlación entre la humedad relativa del aire y el número de especies en floración (cuadrados cerrados), $r = -0.66$ y fructificación (cuadrados abiertos), $r = -0.09$.

Tabla 7. Coeficientes de correlación y de regresión múltiple, de las variables de temperatura, humedad relativa del aire y precipitación, con la floración y la fructificación.

	Temperatura	Humedad	Precipitación

No. de especies en:	coeficiente de correlación R		
-----	-----	-----	-----
Yema floral	0.62**	-0.66**	-0.63**
Flor	0.67**	-0.66**	-0.67**
Fruto inmaduro	0.64**	-0.40*	-0.42**
Fruto maduro	0.56**	-0.09	-0.13

No. de especies en inicio de :			
Flor	0.09	-0.61**	-0.52**
Fruto maduro	0.52**	-0.19	-0.18
No de especies su máximo de:			
Flor	0.01	-0.41*	-0.26
Fruto maduro	0.59**	-0.02	-0.06

Regresión múltiple (1987) Temperatura, humedad y precipitación.

	No. de especies:		
	total	inicio	maximos
Yema floral	0.79*		
Flor	0.85**	0.66*	0.45
Fruto inmaduro	0.67*		
Fruto maduro	0.38	0.67*	0.67*

* Significativo $P \leq 0.05$
 ** Significativo $P \leq 0.01$.

número de especies en floración fue negativa (Tabla 7). Las correlaciones fueron estadísticamente significativas para los números de especies de yema floral y flor.

En los casos de los inicios y los máximos de floración de las especies también hubo una correlación negativa estadísticamente significativa (Tabla 7).

Fructificación:

La correlación entre la humedad relativa del aire con el número de especies en fructificación fue también negativa (Tabla 7). Sólo el número de especies en fruto inmaduro se correlacionó con la humedad relativa del aire. El número de especies en fruto maduro, el número de especies en inicio y máximos de fruto maduro no tuvieron una correlación significativa ($P > 0.05$) con la humedad relativa del aire.

2.2.c Precipitación

Floración:

La correlación entre la precipitación mensual y el número de especies en floración fue negativa (Tabla 7 y Figura 25), indicando que la floración esta concentrada en los meses menos lluviosos.

También hubo una correlación estadísticamente significativa para los casos de número de especies en yema floral y número de especies en flor. Para el caso de los inicios de floración se encontró una correlación negativa estadísticamente significativa,

pero no para los máximos de floración de las especies (Tabla 7).

Fructificación:

Se correlacionaron los valores de precipitación con los datos de fenología de fructificación. La correlación fue negativa (Tabla 7). Sólo el número de especies en fruto inmaduro tiene una correlación significativa con la precipitación. El número de especies en fruto maduro y el número de especies en inicio y máximo de fruto maduro, no tuvieron una correlación significativa con la precipitación ($P > 0.05$).

2.2.d Análisis de regresión múltiple.

Floración:

Se consideraron en conjunto los tres factores abióticos: temperatura, humedad y precipitación (Tabla 7).

Para una probabilidad de 0.05, y g.l. = 8, estas variables mostraban una correlación estadísticamente significativa con el número de especies en yema floral y flor. En el caso de la floración también fueron estadísticamente significativas a las correlaciones con el número de especies en inicio y máximo de floración.

Fructificación:

Sólo hubo una correlación significativa para número de especies en fruto inmaduro y para número de especies en sus máximos de fructificación (fruto maduro). No hubo correlación significativa

para el número de especies en fruto maduro, ni para inicio de fructificación (fruto maduro).

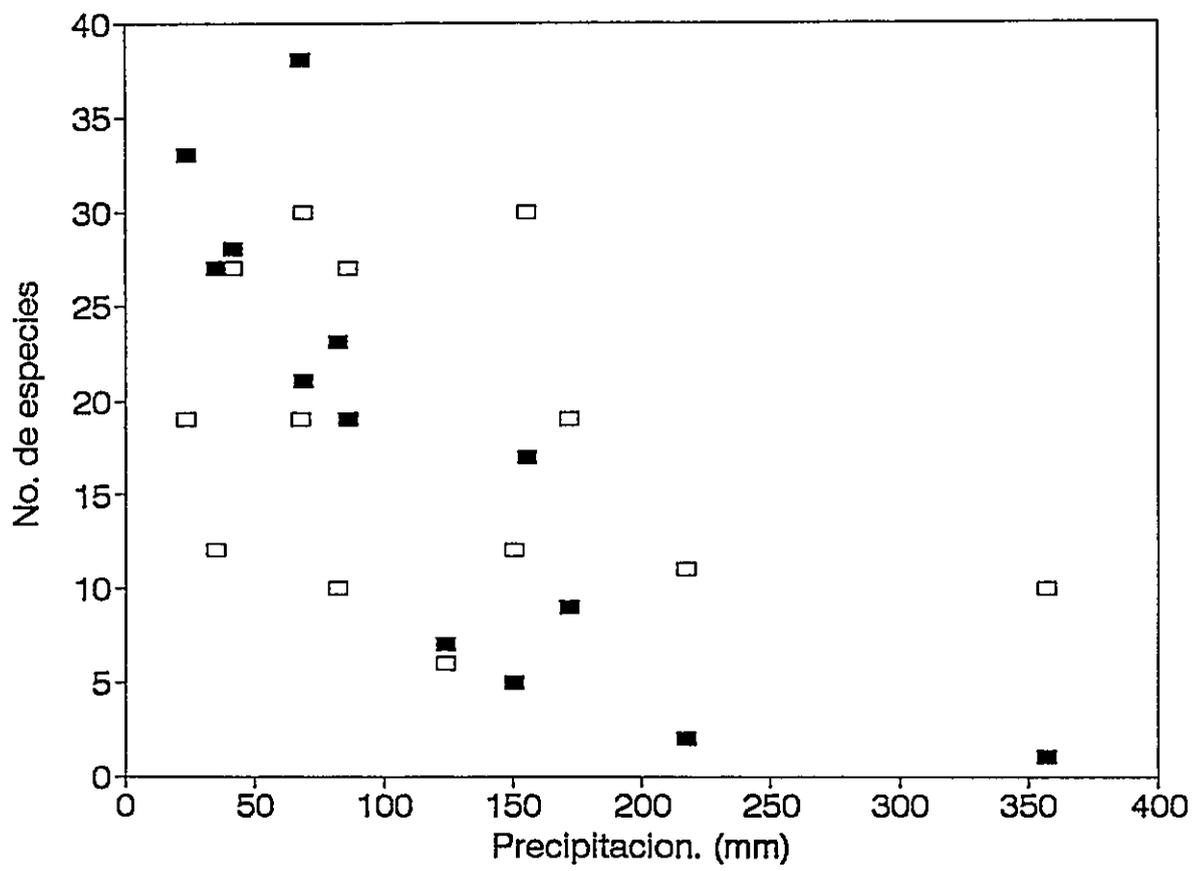


Fig. 25. Correlación entre la precipitación mensual registrada en la ciudad de Castro en 1987 y el número de especies en actividad en floración (cuadrados cerrados) y fructificación (cuadrados abiertos) en cada mes.

DISCUSION

1. Patrón comunitario

1.1. Floración

El mayor número de especies en antesis en Chiloé se encontró en diciembre, correspondiente a la temporada "seca" o menos lluviosa (noviembre - enero) y de mayor temperatura (Hajek & di Castri, 1975). Este resultado es coincidente con los datos fenológicos de Rivero (1991) para el bosque andino de Osorno (40° S). En Chiloé, el mayor número de especies en antesis se encontró un mes después que en la flora esclerófila-andina de la zona central de Chile, 33° S (Uslar 1982). Es de notar, que tanto en las condiciones climáticas templado húmedas como mediterráneas, el mayor número de especies en antesis se encontró en la temporada seca y en la interfase húmedo/seco. Al igual que en algunos de los bosques tropicales estacionales, la floración máxima ocurre en la temporada seca (Janzen 1967), o en la interface seco/húmedo (Koptur 1988, Opler et al. 1980, Putz & Windsor 1986, Jackson 1988). En Chiloé se observó una estacionalidad marcada en la floración a pesar de lo extendida de ésta fenofase (11 meses) y de la presencia de una especie que produjo flores durante todo el año (Tristerix corymbosus). Esta estacionalidad se revela por la antesis acumulada en primavera-verano. La mayoría de las especies iniciaron su antesis en octubre, un mes antes en el bosque de Chiloé que en el bosque andino de Osorno (Rivero, 1991). La mayoría de los

individuos presentó una única y sincrónica floración (respecto a un año con otro, y respecto a los demás individuos de la especie). Hubo un alto grado de coincidencia en la época de floración entre especies, individuos de una misma especie, y año a año, aunque también hubieron desplazamientos parciales durante el período de estudio. En algunos lugares del trópico, como en los bosques húmedos de Costa Rica donde las diferencias climáticas estacionales son menores que en Chiloé ocurre lo contrario, es común la asincronía entre especies y se registran frecuentemente varios ciclos de floración por individuo al año (Opler et al. 1980).

1.2. Fructificación

La variación anual en el número de especies en fruto maduro fue menos pronunciada estacionalmente que la floración. Este comportamiento coincide con lo encontrado en bosque tropicales (Koptur 1988, Opler et al. 1980). La fenofase menos estacional de todas fue la de fruto inmaduro. Al considerar el número de frutos por individuo y promediarlos por especie se encontró que los máximos son aún menos evidentes, pero se mantiene el mismo patrón de fructificación de la comunidad.

Las especies tardan distintos períodos de tiempo en madurar sus frutos después de la polinización y la iniciación de la formación del fruto. Algunas especies mantienen por largos períodos sus frutos maduros en las plantas (Lepidoceras kingii, Luzuriaga radicans, Philesia magellanica). No se encontró una relación entre la duración del período de floración y la duración del período de maduración (etapa fruto inmaduro) de las especies. En algunas

especies fue posible encontrar a la vez yemas florales y flores de una temporada, junto con frutos inmaduros y frutos maduros de la temporada anterior (Pseudopanax laetevirens, Myrceugenia apiculata, Drimys winteri, Gevuina avellana).

La producción de frutos por temporada fue mucho mas variable que la producción de flores (Hilty 1980). Es el caso de algunas mirtáceas que produjeron mucho menos frutos el segundo año de estudio que el primero. Esta diferencia entre variabilidad de la producción de flores y frutos también fue encontrada en especies de la familia Moraceae, en Panamá (Milton, 1991).

2. Relación entre fenología y factores bióticos y abióticos:

2.1. Factores bióticos

2.1.a. Forma de vida

La mayor parte de las diferencias significativas, detectadas a través de la prueba exacta de Fisher, en la distribución del número de especies en floración de las tres formas de vida analizadas con respecto al resto de la comunidad y entre sí, se encontraron en los meses de mayor floración (octubre y noviembre) de los dos años de estudio. Esto se debe que los arbustos presentaron en su mayor actividad en octubre y noviembre, en cambio los árboles alcanzaron su mayor actividad en enero. Las epífitas presentaron también diferencias con respecto al resto de las especies (en otoño y primavera), debido a lo extendido de la floración de algunas de estos taxos. Por otra parte, las sobreposiciones (tipo 1 y 2) de los períodos de floración de las

especies de epífitas son mayores que las sobreposiciones en floración del resto de la especies de la comunidad. Esta alta sobreposición se debería a lo extendido de la floración de algunas especies, sobreponiéndose así en mayor medida. Por lo mismo, dada la corta y segregada floración de los árboles, estos tienen una sobreposición menor entre especies.

Debido a las diferencias significativas entre las formas de vida, pareciera que ellas conforman tres patrones distintos de floración dentro del periodo total de floración de la comunidad. Esta diferencia en la floración de distintas formas de vida ha sido encontrada en el bosque montañoso siempre-verde de Venezuela (Sobrevila 1978), en los bosques húmedos y secos de Costa Rica (Opler et al. 1980, Frankie 1980). En el bosque valdiviano de Osorno, Rivero (1991) también encontró que los árboles presentaron un máximo de floración más tarde que las otras formas de vida (diciembre en Osorno, enero en Chiloé), y que las epífitas (como grupo) presentaron una floración más prolongada. En Chiloé, no se encontró una floración prolongada de los arbustos, como ocurre en el bosque-Valdiviano de Osorno. En el bosque andino de Osorno no se encontraron diferencias significativas entre las formas de vida. En la flora esclerófila-andina de Chile central (Uslar 1982) encontró, igual que en este estudio, que los arbustos florecen antes que las otras formas de vida. Uslar, también, encontró que la floración de los árboles era la más extendida, lo que no ocurre en la flora de Chiloé. La tendencia encontrada en Chiloé para los árboles coincide con la encontrada en el bosque tropical Hilty (1980) y Opler et al.

(1980), observaron floraciones más cortas para los arbustos o las especies del sotobosque. En Chiloé, los árboles fueron el grupo de especies menos variable en la producción de yemas florales y flores entre individuos; esto también fue encontrado por Opler et al. (1980). Sin embargo Janzen (1978), en el bosque seco de Costa Rica, y Bullock & Solís-Magallanes (1990), en el bosque decíduo de México, encontraron gran variabilidad en la producción de yemas florales y flores en los árboles. La floración de los árboles Laurelia philippiana, Embothrium coccineum y Dasyphyllum diacanthoides y de las enredaderas Mitraria coccinea y Sarmienta repens, fueron registradas un mes antes en los dos años de estudio en Chiloé que en Osorno (Riveros, 1991), probablemente debido a que el clima de la cordillera de la Costa de Chiloé, a pesar, de estar más al sur, es menos estacional. El resto de las especies estudiadas en Chiloé, como en el bosque andino de Osorno, presentaron una floración ± 15 días en el mismo mes.

Los índices de sobreposición en fructificación fueron diferentes según la forma de vida. Ya sea porque los árboles tienen una mayor sobreposición de sus períodos de fructificación, o porque los arbustos y enredaderas tienen una menor sobreposición comparativa en sus períodos de fructificación. Hubieron escasas diferencias en los números de especies en fruto entre las distintas formas de vida entre sí, excepto para los arbustos que presentaron menos especies en fruto maduro en primavera y principios de verano. La mayor parte de los frutos maduros en primavera y principios de verano fueron de árboles que tienen frutos secos (e. g. Embothrium

coccineum). Los árboles fueron las primeras especies en fructificar, seguidas por los arbustos y, finalmente, por las epífitas.

Si se toma en cuenta que los árboles son las últimas especies en florecer, su floración debería ser corta si es que la restricción de la floración es el clima, lo que concuerda con lo observado en Chiloé. Asimismo, la formación del fruto, por empezar más tarde (verano-otoño) necesitaría más tiempo para su maduración en clima favorable. Efectivamente, en algunos casos los frutos pasan el invierno como fruto inmaduro, madurando en primavera o verano de la temporada siguiente; esto sucede en todos los casos de árboles que florecen en verano-otoño.

Los arbustos son las primeras especies en florecer, presentando la formación de fruto más corta, ocurriendo durante la temporada más favorable, con mayor luz y calor.

Las epífitas presentan en una posición intermedia entre los árboles y los arbustos, respecto al momento en que se concentra su floración y a la duración de etapa de la formación del fruto.

En Chiloé, no parece haber una diferencia notable en los patrones de formación de fruto maduro agrupando a la especies según forma de vida. Lieberman (1982) y Ruiz (1976) tampoco encontraron diferencias en los patrones de fructificación de las diferentes formas de vida, en los bosques de Ghana y Venezuela, respectivamente.

2.1.b. Síndrome de polinización

Las especies ornitófilas presentaron una floración más

extendida, en comparación con el resto de las especies de la comunidad. Una situación similar ocurre con las especies ornitófilas en algunos bosques del Neotrópico (Sobrevila, 1978), Koptur, 1988, Frankie, 1980).

Muchas de las especies ornitófilas estudiadas en Chiloé presentaron una floración del tipo "steady-state" (Gentry 1974) o floración extendida. De acuerdo a la definición de Koptur (1988), son especies con individuos que producen pocas flores por cinco o más meses (Tristerix corymbosus, Sarmienta repens, Mitraria coccinea). El otro tipo de floración descrita por Gentry (1974) es la "mass flowering", o floración masiva. Koptur (1988), definió esta floración como aquella en que los individuos de una especie producen muchas flores a la vez en uno o dos meses. Este tipo de floración la presentaron algunas especies, como Hydrangea serratifolia, Aextoxicon punctatum, Dasyphyllum diacanthoides, Pseudopanax laetevirens. Ninguno de estos taxos es ornitófilo, ni exclusivo de una forma de vida. La tendencia de los individuos del bosque es presentar una floración intermedia entre estos dos extremos.

Las diferencias significativas en el patrón de floración entre estas especies y el resto de la comunidad, que ocurren en verano, parte de otoño, y parte de invierno, se deberían a que el máximo número de especies en floración de este grupo de especies ocurre en enero, y a que su floración se extiende a los meses de invierno. Esta larga floración estaría relacionada con el hecho de que estas especies son fuente de néctar para los picaflores, los cuales son

residentes todo el año (obs. personal), aunque las poblaciones son menores en invierno. En ésta estación la fuente de néctar es Tristerix.

2.1.c. Síndrome de dispersión.

La floración de las especies anemófilas cubre una temporada claramente menor que la floración del resto de las especies de la comunidad. Esto explicaría la mayor sobreposición tipo 1 de estas especies. La floración de estas especies se concentra principalmente en primavera y principios de verano. 1/3 de la floración de noviembre se debe a estas especies, que representan solo un 22.2% de las especies de la comunidad.

No se encontraron diferencias en el patrón de fructificación de las especies anemócoras y endozoócoras, en cuanto a la estacionalidad. Excepto en enero de 1987, en que proporcionalmente la mayoría de las especies con fruto maduro eran anemócoras, y en invierno de este mismo año, en que proporcionalmente la mayoría de las especies con fruto maduro eran endozoócoras. Janzen (1967) postuló que en los bosques tropicales, que las especies con frutos o semillas secas tenderían a madurar sus frutos en la época de sequía, para facilitar su dispersión por viento. Las especies con frutos carnosos, en cambio, madurarían sus frutos en cualquier época del año. Las predicciones de Janzen se cumplen en el bosque de Chiloé, aunque existe una marcada estacionalidad. La curva de fruto maduro de las especies endozoócoras presentó un máximo en los meses de verano, en que hay mayor abundancia de las especies de aves migratorias. Muchas de estas aves son frugívoras (C. Sabag,

comunicación personal), por lo que se puede pensar que habría una selección para concentrar la fructificación de las especies con frutos carnosos en estos meses. En general, la etapa de fruto inmaduro en las especies anemócoras es corta, de modo que florecen y fructifican en una misma temporada, dispersando sus frutos y semillas antes de los meses de mayor lluvia que comienzan a fines de verano. Tepualia, Cynanchum y Eucryphia, son las últimas especies anemócoras en florecer en la temporada (febrero), tienen una etapa de fruto verde larga, hasta un año para Eucryphia y Cynanchum, por lo que sus frutos también se encuentran maduros a comienzos de la temporada seca (1987) o a mediados de la temporada seca (1988). La tendencia de las especies con frutos secos a madurar en la temporada menos lluviosa o seca del año, también fue encontrado en los bosques tropicales de Ghana (Lieberman 1982), de Costa Rica (Frankie, 1974), en las lianas de Barro Colorado, Panamá (Putz & Windsor 1986), en un bosque caducifolio secundario de Venezuela por Ruiz (1976) y en un bosque montañoso siempreverde por Sobrevila (1978).

2.1.d. Formación vegetacional

La floración de las especies de matorral de altura, varias de ellas de distribución subantártica (Villagrán et al. 1986) y la de las especies de bosque con dosel cerrado, no presentan diferencias con respecto al resto de la comunidad. Las diferencias detectadas entre sí para estos grupos de especies en los meses de diciembre de 1986 y 1987, se deberían a que proporcionalmente la mayor parte de las especies de bosque florecen en este mes. La diferencia

significativa entre estos dos grupos en febrero, se debe a la escasa floración de las especies de bosque a fines de verano. Heinrich (1976), encontró que las especies de bofedales, las cuales no están limitadas por luz (respecto a las especies de bosque), florecían a principios de primavera. Esto no fue encontrado para las especies de matorral, las cuales también disponen de más luz que las especies de bosque.

El período de fruto maduro, según formación vegetacional, no difiere mayormente de la fructificación del resto de las especies de la comunidad. Las diferencias entre las especies de matorral y de bosque en diciembre y enero, se debe que en estos meses de principios de verano, no se encuentran frutos maduros de especies de matorral, como ocurre también en otros lugares de clima templado-frío, como en Alaska (com. pers. M. Willson), en que la maduración de los frutos es afines de verano u otoño.

2.1.e. Caracter sucesional de las especies.

La floración de las especies de bosque secundario ocurre principalmente en primavera y principios de verano, a diferencia de la floración de las especies de bosque primario que tienden a florecer en verano y fines de verano. En este caso, es difícil determinar que factor podría estar actuando para que la floración de un grupo de especies ocurra antes que las otras especies. Puede ser que la irradiación a la que están expuestas las especies del bosque posibilite el hecho de que florescan antes. Sin embargo, esta explicación no satisface el patrón de floración encontrado en el punto anterior, en que las especies de matorral de altura tienen

mayor irradiación en relación a las especies de bosque, y sin embargo, tienden a florecer más tardíamente.

2.1.f. Afinidad taxonómica

La floración de algunas familias de plantas en Chiloé parece estar restringida por una inercia filogenética. Esta inercia se expresa como la tendencia de las especies de una familia a florecer en los mismos meses. Es el caso de las especies de las familias Proteaceae, Berberidaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Myrtaceae, Rubiaceae y Cunoniaceae, las cuales presentaron una alta sobreposición de sus períodos de floración. No presentaron esta tendencia las especies de las familias Philesiaceae y las Loranthaceae. En el caso de Myrtaceae la mayoría de las especies florecieron en los meses de diciembre a febrero, con excepción de Amomyrtus luma y Luma apiculata. La floración de las especies de la familia Cunoniaceae, Weinmannia trichosperma y Cadcluvia paniculata, cuya floración estaba completamente desfasada en el bosque andino de Osorno (Rivero, 1991), se encontro parcialmente sobrepuesta en el bosque costero de Chiloé. Las Proteaceae, Embothrium coccineum y Lomatia ferruginea, cuya floración estaba parcialmente sobrepuesta en su floración en el bosque de Osorno, (Rivero, 1991) estaban totalmente segregadas temporalmente en el bosque de Chiloé. Sin embargo, al incluir a las otras dos Proteaceae de Chiloé, el patrón de floración de la familia es continuo, comenzando en octubre con Embothrium y terminando en mayo con Gevuina.

Es de notar que las tendencias en floración de algunos géneros no son las mismas para algunas especies que fueron estudiadas en estos dos sitios (Osorno y Chiloé). Por ejemplo, Berberis buxifolia florece antes que Berberis darwini, en el bosque andino de Osorno (Rivero, 1991), en cambio en el bosque costero de Chiloé, es al revés. Asimismo, B. buxifolia presenta una floración bimodal en el bosque de Osorno (Rivero, 1991), no así B. darwini. En cambio, en Chiloé, la especie que se presenta bimodal en su floración es B. darwini, pero no B. buxifolia.

El patrón de fructificación no guarda relación con las afinidades taxonómicas de las especies. En las únicas familias en que se encontró una sincronía interespecífica, es en Proteaceae y Cunoniaceae. Las Proteaceae (Lomatia hirsuta, L. ferruginea y Embothrium coccineum) presentaron sus frutos secos en marzo, en cambio, en el caso de la nuez de Gevuina avellana, presentó su época de máximo de maduración en marzo de 1987 y en mayo de 1988. Las Cunoniaceae presentaron sus frutos secos en marzo (1987) y febrero (1988) en el caso de Weinmannia, y en febrero, en el caso de Cadcluvia.

La fructificación de las Mirtaceae es secuencial a lo largo del año. Un patrón similar fue encontrado en las especies del género Miconia en Costa Rica por Stiles (1976), en que no hay ningún mes en que no se encuentren frutos maduros de alguna especie de esta familia. Esta fructificación secuencial es muy importante como fuente de alimento permanente para las aves migratorias y residentes del bosque. La fructificación de algunas de estas

especies y también de los individuos fue muy variable en los dos años de estudio, especialmente en las especies que presentan frutos maduros a fines de invierno y principios de primavera, como Myrceugenia ovata v. ovata y Myrceugenia parvifolia. Los frutos carnosos de estas especies maduran secuencialmente, con diferencias en la maduración de hasta 5 meses entre los individuos. Esta maduración secuencial también se encontró en Pernettya mucronata, que también presentó abundantes frutos maduros en invierno.

2.1.g. Tamaño de fruto

1. La época de floración de las especies en el bosque de Chiloé, no estaría determinada por el tiempo que demoran los frutos en madurar (Frankie et al. 1974, Hilty 1980), sean estos grandes o pequeños. Al parecer habría una independencia entre estas dos variables, como se observa en la Tabla 1 de correlaciones. Los frutos mas pequeños oscilan entre un diámetro de 3 a 6 mm, los cuales inician su floración entre septiembre y febrero, es decir, abarcando los mismos meses que las especies de frutos grandes.

2. En general, no se encontró una correlación entre el tamaño del fruto y el tiempo de maduración, excepto para las especies de la familia Myrtaceae que tienen frutos carnosos. Entre las especies que tardan 7 o más meses en madurar sus frutos, se encuentran tamaños que oscilan entre los más pequeños, como Pseudopanax laetevirens, (5.5 mm) y los frutos mas grandes, como Gevuina avellana, (17.5 mm).

En resumen, no se cumplen estas hipótesis de Primack (1985) en el bosque de Chiloé a nivel de la comunidad, aunque la hipótesis

sobre el efecto del tamaño del fruto en la duración del período de maduración es válida en el caso de las especies de una familia (Myrtaceae).

2.2 Factores abióticos

2.2.a Temperatura:

Existe una correlación positiva entre la temperatura media de cada mes y el número de especies en yema floral y floración. Los meses de mayor temperatura tienen un mayor número de especies en floración. Esta relación no ocurre con el número de especies que inician ni las que están en su máximo de floración, eventos que ocurren temprano, en relación con el aumento de temperatura. Entre marzo a septiembre de 1987, y entre mayo a septiembre de 1988, se registraron temperaturas bajo 0° C a 400 m y en la ciudad de Castro, respectivamente. En 1988, las heladas se registraron desde abril a septiembre en la parte alta y baja del área de estudio. Las primeras heladas de abril causaron la destrucción de las flores de la segunda floración de Berberis darwinii. Es probable que el bajo número de flores que se observó en invierno se deban a estas heladas (Ratchke & Lacey 1985), las cuales fueron habituales en el mes de agosto, y no a la presencia de la lluvia, como se ha observado en algunos bosques tropicales (Lieberman 1982, Putz & Windsor 1986).

La mayor parte de las especies maduraron sus frutos en la temporada de mayor temperatura del año, a pesar de que también se encontraron frutos maduros en los meses fríos. Es probable que la

latencia en estado de fruto verde de algunas especies sea interrumpida en verano (especialmente las especies de bosque, las cuales han estado en mayor sombreamiento), con un aumento de temperatura que aceleraría los procesos fisiológicos (Janzen 1983) que llevarían a la maduración del fruto durante esta temporada. También es probable que los frutos maduros del verano que se forman a continuación de la floración de primavera (la mayoría), se produzcan por estar en una temporada favorable de mayor temperatura y disminución de lluvias.

2.2.b. Humedad:

Se encontró una correlación negativa entre la distribución de la floración y la humedad relativa del aire. La humedad ambiental no necesariamente responde a la precipitación existente. En el caso del mes de agosto en que hay una máxima precipitación, sin un aumento de la humedad, debido a que la humedad estuvo concentrada en las heladas. La humedad fue relativamente alta (82-96%) durante todo el año, incluso en los meses de mayor temperatura. Esto favorecería la floración en la época de mayor temperatura debido a que las plantas no tendrían problemas de estrés por sequedad. Respecto a la asincronía entre años de la floración de algunas especies (inicio y máximo), no se encontró ninguna tendencia estacional de variación en los registros de temperatura ni de humedad. Aunque sí hubieron variaciones mensuales de estos dos parámetros en los dos años.

2.2.c. Precipitación:

La correlación negativa entre la precipitación y el número de

especies en floración hace pensar que la disminución estacional de la lluvia podría ser un factor importante en el control del inicio de la floración como del número de especies en floración. Esto se debería por una parte a que la cubierta de nubes no estaría presente, aumentando la cantidad de radiación solar y la temperatura en el bosque, por otra parte evitando un posible estrés por saturación de agua. La diferencia en horas de luz de los meses de invierno a los meses de verano, en un día despejado es de hasta 5 horas (obs. pers.). Si se considera que en invierno la cubierta de nubes es frecuente, esta diferencia de horas de luz es aún mayor.

La lluvia es un factor que modula la época de floración en las plantas tropicales (Opler et al 1976, Koptur 1988), ya que sería un factor necesario en ambientes estacionalmente secos. En el bosque húmedo tropical de Costa Rica, estudiado por Opler et al. (1980), se encontró una débil correlación entre el número de especies en floración con los períodos lluviosos o secos. Para los bosque secos de Costa Rica se ha encontrado una buena correlación negativa entre la precipitación y el número de especies en floración (Opler et al. 1980). Hilty (1980) encontró un pequeño aumento de la floración al término del período seco. Se ha pensado que un aumento de humedad del suelo podría estimular la floración. Sin embargo, experiencias realizadas en Barro Colorado, Panamá, han demostrado experimentalmente, que la adición de agua al suelo no altera la fenología de floración (Wright & Cornejo, 1991).

La competencia entre árboles por el acceso de luz (Janzen

CONCLUSIONES

En resumen, en el bosque húmedo de Chiloé, se encontraron las siguientes tendencias de la floración y fructificación:

1. Los árboles, arbustos y epífitas, se distribuyen secuencialmente en el tiempo de su floración (antesis). Primero florecen los arbustos, luego las epífitas por último los árboles, con una diferencia en sus máximos de un mes.

2. Las especies ornitófilas presentan una floración más prolongada y escalonada a nivel de especie y de la comunidad, y con sobreposiciones altas, entre pares de especies.

3. Las especies anemófilas tienen una floración corta y segregada a nivel de la comunidad. La maduración del fruto de estas especies ocurre sólo en primavera y verano. En cambio la maduración del fruto de las especies endozoócoras ocurre todo el año.

4. Las especies de bosque secundario florecen antes que las especies de bosque primario y las especies de bosque florecen antes que las especies de matorral de altura.

5. En la mayoría de las familias con más de una especie se encontró una tendencia a que las floraciones ocurrieran en el mismo mes.

7. No se encontró relación entre la época de floración y la época de fructificación. Tampoco se encontró relación entre el tamaño del fruto y la época de maduración.

8. Se encontró una buena correlación entre el aumento estacional de la temperatura, y la disminución estacional de la humedad y la precipitación, con los patrones de floración y la fructificación a nivel comunitario, aunque ésta última correlación es más débil.

9. La variación interanual en la duración de las fenofases, producción por individuos y especie, y secuencia de actividad de las especies, es mayor para la fructificación que para la floración.

10. Con respecto a la influencia de los factores de control biótico y abiótico sobre la fenología en el bosque de Chiloé se puede concluir que: tanto los factores climáticos que muestran una gran influencia en el patrón fenológico a nivel de comunitario, como otros factores como la forma de vida, los períodos de actividad de los agentes polinizadores y dispersantes tienen una importante gravitación en los patrones fenológicos de distintos grupos de especies.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALMEYDA, E. & SAEZ, F. (1958). Recopilacion de datos climáticos de Chile y mapas sinópticos respectivos. Ministerio de Agricultura. Santiago, Chile. 195 pp.
- ARMESTO, J. J. & FIGUEROA, J. (1987). Stand structure and dynamics in the temperate rain forest of Chiloé Archipiélago, Chile. *Journal of Biogeography* 14: 367-376.
- ARMESTO, J. J., ROZZI, R. MIRANDA, P. & SABAG, C. (1987). Plant/frugivore interaction in South American temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321-336.
- ARMESTO, J. J. & FUENTES, E. R. (1988). Tree species regeneration in a mid-elevation, temperate rain forest in Isla de Chiloé, Chile. *Vegetatio* 74: 151-159.
- ARMESTO, J.J. & ROZZI, R. (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: 219-226.
- ARROYO, M.T.K., ARMESTO, J. & VILLAGRAN, C. (1981). Plant phenological patterns in the high andean cordillera of central Chile. *Journal of Ecology* 69: 205-203.
- BAWA, K. S. (1983). Patterns of flowering in the tropical plant. Pp. 394-410 en C.E. Jones and R.J. Little, editors. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, New York, U. S. A.
- BAWA, K. S. & ASHTON, P. S., NOR, S. M. (1991). Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants: Management issues. Page 6. *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. K. S. Bawa and M. Hadley, editors. *Man and the Biosphere Series*. The Parthenon Pub., Inglaterra
- BORCHET R. (1983). Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- BULLOCK, S. H., SOLIS-MAGALLANES, J. A. (1990). Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduos Forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.

- COLWELL, R. K. & FUTUYMA, D. J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- DICASTRI, F. & HAJEK E. R. (1976). *Bioclimatología de Chile*. Universidad Católica de Chile, Santiago.
- ESTABROOK, G. F., WINDSOR, J. A., ANDREW, G.S. and HOWE, H. F. (1982). When are two phenological patterns different?. *Botanical Gazette* 143: 374-378.
- FAO & UNESCO (1970). *Mapa mundial de Suelos*. Publicado por Unesco, París.
- FOSTER, R. B. (1982). The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pp. 67-82, en *The ecology of neotropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. E. G. Leigh Jr., A. S. Rand & D. M. Windsor, editor. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- FRANKIE, G. W., BAKER, H. G. & OPLER, P. A. (1974). Comparative phenological studies of trees in a tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. 62: 281-913.
- FRANKIE, G. W. (1980). Tropical forest phenology and pollinator plant. Pp 192-209, en *Coevolution of Animals and Plants*. Gilbert, L. E. & Raven P. H., editores. University of Texas Press, Austin.
- GENTRY, A. H. (1974). Coevolutionary patterns in Central America Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 728-759.
- GAUTIER-HION, A. (1991). Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in a African Tropical Rain Forest. Pages 219-230. *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. Edited by K. S. Bawa and M. Handley, editors. Man and the Biosphere Series. The Parthenon, Inglaterra.
- HAJEK, E. R. & DICASTRI, F. (1975). *Bioclimatología de Chile*. Universidad Católica de Chile, Santiago.
- HEIDEMAN, P. D. (1990). Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology* 77: 1059-1079.
- HEINRICH, B. (1976). Flowering Phenologies: bog, woodland, and disturbed habitats. *Ecology* 57: 890-899.
- HERRERA, J. (1987). Flower and fruiting phenology in the coastal shrublands. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 69-78.

- HILTY, S. L. (1980). Flowering and fruiting periodicity in a Premontane Rain Forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12: 292-306.
- HOFFMANN, A. J. (1982). *Flora Silvestre de Chile. Zona Austral.* Ediciones Fundación Claudio Gay. Santiago, Chile
- IMS, R. A. (1990). The Ecology and Evolution of Reproductive Synchrony. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 135-140.
- JACKSON, J. F. (1978). Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica* 10: 38-42.
- JANZEN, D. H. (1967). Synchronization of sexual reproduction of tree within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- JANZEN, D. H. (1983). *Physiological Plant Ecology III.* Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, New York, U.S.A.
- KOCHMER, J. P. & HANDEL, S. N. (1986). Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56: 303-325.
- KOPTUR, S., HABER, W. A., FRANKIE, G. W. & BAKER, H. (1988). Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forest of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4: 323-346.
- LIEBERMAN, D. (1982). Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70: 791-806.
- LIETH, H. (1974). Purposes of a phenology book. Pp 3-19. *Ecological Studies. Phenology and Seasonality Modeling.* Helmut Lieth, editor. Springer-Verlag New York, U.S.A.
- MILTON, K. (1991). Leaf change and fruit production in six Neotropical Moraceae species. *Journal of Ecology* 79: 1-26.
- MUÑOZ, M. S. (1980). *Flora del Parque Nacional Puyehue.* Editorial Universitaria S. A., Santiago, Chile.
- OPLER, P. A., FRANKIE, G. W. & BAKER, H. G. (1976). Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236.
- OPLER, P. A., FRANKIE, G. W. & BAKER, H. G. (1980). Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188.

- PRIMACK, R. B. (1980). Variation in the phenology of natural populations of Montane Shrubs in New Zealand. *Journal of Ecology* 68: 849-862.
- PRIMACK, R. B. (1987). Relationships among flowers, fruits and seeds. *Annual Review Ecology Systematics* 18: 409-430.
- PUTZ, F. E. & WINDSOR D. M. (1987). Liana Phenology on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 46 (2).
- RATCHKE, B. J. & LACEY, E. P. (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- RATHCKE, B. (1988). Flowering Phenologies in a Shrub Community: Competition and Constrains. *Journal of Ecology* 76: 975-994.
- RATHCKE, B. (1984). Patterns of Flowering Phenologies: Testability and Causal Inference Using a Random Model. Pp 384-393, en *Ecological Communities. Conceptual Issues and the Evidence.* Strong, D., Simberloff, D., Lawrence, A. & Thistle, A., editores. Princeton, New Jersey, U. S.A.
- REICH, P. B. & BORCHERT, R. (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61-74.
- RIVERO, M. (1991). Aspectos sobre la biología reproductiva en dos comunidades del sur de Chile, 40° S. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile.
- RUIZ, T. DE LAS M. (1976). Estrategias y aspectos fenológicos de arboles y arbustos trepadores y hemiparásitos de un bosque caducifolio secundario tropical. Tesis. Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Universidad de Venezuela.
- SCHIRONE, B., LEONE, A., MAZZOLENI, S. & SPADA, F. (1990). A new method of survey and data analysis in phenology. *Journal of Vegetation. Science* 2: 27-34.
- SMYTHE, N. (1970). Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist* 104: 25-35.
- SNOW, D. W. (1966). A possible selection factor in the evolution of fruiting species in a tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- SOBREVILA, C. (1978). Ecología reproductiva de un bosque montañoso siempre-verde de Venezuela. Tesis. Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Universidad Central de Venezuela.

- SOKAL, R. R. & ROHLF, J. F. (1969). Biometry. W. H. Freeman and Company. San Francisco, California, U.S.A.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, J. F. (1969). Statistical Tables. W. H. Freeman and Company. San Francisco, California, U.S.A.
- STEEL, R. G. & TORRIE, J. H. (1980). Principles and Procedures of statistics. McGraw-Hill Book Company, New York, U.S.A.
- STILES, G. F. (1978). Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- STILES, G. F. (1977). Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198: 1177-1178.
- TAYLOR, (1974). Phenodynamics of production in a mesic deciduous forest. Pp 237-254, en *Ecological Studies. Phenology and seasonality modeling*. Helmut Lieth, editor. Springer-Verlag, New York. U.S.A.
- USLAR, P. (1982). Sistemas de reproducción en plantas. Zona ecotonal entre la zona andina y el matorral esclerófilo de Chile Central. Tesis, Facultad de Ciencias, Univ. de Chile.
- VILLAGRAN, C., ARMESTO, J. J. & LEIVA, R. (1986). Recolonización postglacial de Chiloé insular. Evidencias basadas en la distribución geográfica y de los modos de dispersión de la flora. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 19-39.
- WASER, N. M. (1978). Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado Wildflowers. *Ecology* 59: 934-944.
- WRIGHT, S. J. & CORNEJO, F. H. (1991). Seasonal growth and the timing of flowering and leaf fall in a neotropical forest. Pp 49-60, en *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. Bawa. K. S. and Hadley M. editores. Man and the Biosphere Series. The Parthenon, Great Britain.
- YUMOTO, T. (1986). The ecological pollination syndromes of insect-pollinated plants in an Alpine Meadow. *Ecological Research, Japan* 1: 83-95.
- YUMOTO, T. (1987). Pollination systems in a warm temperate evergreen broad-leaved forests in Yakushima Island. *Ecological Research, Japan* 2: 133-145.
- YUMOTO, T. (1988). Pollination systems in the cool temperate mixed Coniferous and Broad-Leaved Forest zone of Yakushima Island. *Ecological Research, Japan* 3: 117-129.

APÉNDICE.

Lista de especies estudiadas en el bosque de Chiloé, con sus características ecológicas, y los meses de inicio y máximos de sus fenofases.

Nombre científico	Familia	Forma de vida	Sp	Sd	Tipo Veg.	Est. suc.	Mes de inicio		Mes de máximo	
							Flor	Fruto	Flor	Fruto
<i>Acaena ovalifolia</i> R. et P.	Rosaceae	Hierba	E	Z			**	Nov		Nov
<i>Aextoxicon punctatum</i> R. et P.	Aextoxicaceae	Arbol	*	Z	B	P		Junio	Ago/Sept	Junio
<i>Amomyrtus luma</i> (Mol.) Legr. et Kaus	Myrtaceae	Arbol	E	Z	B	P		Oct/Nov	Dic	Oct/Nov
<i>Amomyrtus meli</i> (Phil.) Legr. et Kaus	Myrtaceae	Arbol	E	Z	B	P		Dic	Enero	En/Dic
<i>Aristotelia chilensis</i> (Mol.) Stuntz	Elaeocarpaceae	Arbol	E	Z	B	S		Dic/Nov	Enero	Dic/En
<i>Asteranthera ovata</i> (Cav.) Hanst.	Gesneriaceae	Epifita	O	Z	B			Nov	Mar/En	Dic
<i>Azara lanceolata</i> Hook. f.	Flacourtiaceae	Arbusto	E	Z	B			Oct	Nov	Nov
<i>Baccharis patagonica</i> H. et A.	Asteraceae	Arbusto	E	An		S	**	Nov	En/Dic	Dic
<i>Berberis buxifolia</i> 1	Berberidaceae	Arbusto	E	Z		S		Sept	Nov/Oct	Oct
<i>Berberis buxifolia</i> 2	Berberidaceae	Arbusto	E	Z		S		Oct	Dic/Nov	Nov
<i>Berberis darwinii</i> Hook. var. <i>darwinii</i>	Berberidaceae	Arbusto	E	Z		S		Sept	Nov/Oct	Oct
<i>Boquila trifoliolata</i> (DC.) Dcne.	Berberidaceae	Arbusto	E	Z		S		Sept	Nov/Oct	Oct
<i>Cadcluvia paniculata</i> (Cav.) D. Don	Lardizabalaceae	Enredad	E	Z		S		Oct	En/Nov	Dic/Nov
<i>Campsidium valdivianum</i> (Phil.) Skottsbo.	Cunoniaceae	Arbol	E	An	B	P		Dic/Nov	En/Febr	Dic
<i>Cynanchum lancifolium</i> H. et A.	Bignoniaceae	Enredad	O	An	C			Ago	Oct/Nov	Sept
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i> (Less.) Cabr.	Asclepiadaceae	Enredad	E	An		S	**	Enero	Sept	Febr
<i>Desfontainia spinosa</i> R. et P.	Asteraceae	Arbol	E	An				Dic	Dic	Dic
<i>Drimys winteri</i> J.R. et G. Forster	Desfontainiaceae	Arbusto	O	Z	C			Enero	May/Abr	Febr
<i>Elytropus chilensis</i> (A. DC.) Muell.-Arg.	Winteraceae	Arbol	E	Z	B			Dic/Nov	Mar/Abr	Enero
<i>Embothrium coccineum</i> J.R. et G. Forster	Apocynaceae	Enredad	E	An	B	P		Oct	Nov	Nov
<i>Ercilla syncarpellata</i> Nowicke	Proteaceae	Arbol	E	An		S		Oct	En/Dic	Dic/Nov
	Phytolacaceae	Enredad	O	Z	B	P	**	Nov/Oct		Nov

<i>Eucriphia cordifolia</i> Cav.	Arbol	E	An	B	P	Enero	Mar	Febr	Dic
<i>Fascicularia bicolor</i> (R. et P.) Mez	Epifita	O	Z	B	P	** Febr	Mar	Febr	Abril
<i>Fragaria chilensis</i> (L.) Duch. ssp. <i>chiloensis</i>	Enredad	E	Z	Z	S	** Nov	Enero	Nov	Febr
<i>Fuchsia magellanica</i> Lam.	Arbusto	O	Z	Z	S	Oct/Dic	En/Nov	En/Dic	Abril
<i>Gaultheria antarctica</i> Hook. f.	Arbusto	E	Z	C	S	Nov	En/Dic	Dic/Nov	Mar/Febr
<i>Gaultheria phillyreifolia</i> (Pers.) Sleumer	Arbusto	E	Z	Z	S	Oct	Nov	Nov/Oct	Dic/En
<i>Gevuina avellana</i> Mol.	Arbol	E	Z	Z	S	Febr	Jun/Jul	Mar	Marzo
<i>Griselinia ruscifolia</i> var. <i>ruscifolia</i> (Clos.) Taub	Enredad	E	Z	B	P	Febr	Jul/Ago	Mar	Oct/Nov
<i>Griselinia racemosa</i> (Phil.) Taub.	Enredad	E	Z	Z	P	Oct	Dic	Nov	Marzo
<i>Hydrangea serratifolia</i> (H. et A.) F. Phil.	Enredad	E	Z/A	B	P	Nov	En/Dic	Dic	Enero
<i>Laurelia philippiana</i> Looser	Arbol	?	An	B	P	Sept	Nov	Oct	Enero
<i>Lepidoceras kingii</i> Hoooh. f.	Hemipara	E	Z	B	P	Sept	Nov/Oct	Sept	Dic/Nov
<i>Lomatia ferruginea</i> (Cav.) R. Br.	Arbol	E	An	C	P	Nov	Enero	Dic	Mar/May
<i>Lomatia hirsuta</i> (Lam.) Diels ex Macbr.	Arbol	E	Z	Z	S	Dic/Nov	En/Dic	Dic	Febr/Mar
<i>Luma apiculata</i> (DC.) Burret	Arbol	E	Z	Z	S	Febr	Mar	Mar	May/Jul
<i>Luzuriaga poliphylla</i> (Hook.) Macbr.	Enredad	E	Z	B	P	Sept/Oct	Dic	Nov/Oct	Jul/Ago
<i>Luzuriaga radicans</i> R. et P.	Enredad	E	Z	B	P	Oct/Sept	Dic	Nov	Abril/May
<i>Maytenus boaria</i> Mol.	Arbol	E	Z	Z	P	Sept	Nov	Nov	Abril/May
<i>Mitraria coccinea</i> Cav.	Epifita	O	Z	B	P	Oct/Nov	Febr/En	Dic	May/Mar
<i>Myochilos oblonga</i> R. et P.	Arbusto	E	Z	Z	S	Oct	Nov	Oct	Dic
<i>Myrceugenia ovata</i> (H. et A.) Berg var. <i>ovata</i>	Arbol	E	Z	Z	S	En/Dic	Mar/Abr	En/Dic	Sept
<i>Myrceugenia ovata</i> var. <i>nannophylla</i> (Burret) Landrum	Arbusto	E	Z	Z	S	Enero	Febr/Mar	Febr	Dic/Oct
<i>Myrceugenia parvifolia</i> (DC.) Kausel	Arbusto	E	Z	Z	S	Enero	Abr/Mar	Febr/En	Dic/Oct
<i>Myrceugenia planipes</i> (H. et A.) Berg	Arbol	E	Z	B	S	Enero	Mar/Febr	En	En/Febr
<i>Myrteola nummularia</i> (Poir.) Berg.	Arbusto	E	Z	C	S	Nov.	Enero	Dic/En	Abril
<i>Nertera granadensis</i> (Mutis ex L.f.) Druce	Enredad	E	Z	B	P	Oct/Nov	Dic	Nov	Marzo
<i>Notanthera heterophylla</i> (R. et P.) G. Don	Hemipara	O	Z	B	P	Nov	Mar	Febr	Abril
<i>Nothofagus dombeyi</i> (Mirb.) Oerst.	Arbol	A	An	B	P	Nov	Dic	Nov	Dic
<i>Ovidia pillipillo</i> (Gay) Meisn.	Arbusto	E	Z	Z	S	Sept	Dic/Nov	Oct	En/Febr

<i>Pernettya insana</i> (Mol.) Gunkel	Ericaceae	Arbusto	E	Z		Oct	Nov	Nov
<i>Pernettya mucronata</i> (L. f.) Gaud. ex Spreng.	Ericaceae	Arbusto	E	Z	S	Nov	Dic/Nov	Jun/Jul
<i>Philesia magellanica</i> J.F. Gmel.	Philesiaceae	Enredad	O	Z	C	Dic	Mar	Mar/En Dic
<i>Podocarpus nubigena</i> Lindl.	Podocarpaceae	Arbol	A	Z	B		Jul/Ago	Oct
<i>Pseudopanax laetevirens</i> (Gay) Franchet	Araliaceae	Arbol	E	Z	B	Enero	Febr.	En/Febr Enero
<i>Relbunium hypocarpium</i> (L.) Hemsl.	Rubiaceae	Enredad	E	Z	B	Dic/Nov	Dic	Febr
<i>Rhaphithamnus spinosus</i> (A.L. Juss.) Mold.	Verbenaceae	Arbol	O	Z	S	Oct.	En/Nov	Nov/Oct Jun/Jul
<i>Ribes magellanicum</i> Poir.	Saxifragaceae	Arbusto	E	Z	S	Oct.	Dic/Nov	Nov/Oct Enero
<i>Sarmienta repens</i> R. et P.	Gesneriaceae	Epifita	O	Z	B	Sept.	Febr/En	Dic/Nov May/Abril
<i>Solanum valdiviense</i> Dunal	Solanaceae	Arbusto	O	Z	P	Oct/Sept	Nov/Oct	Oct Dic
<i>Tepualia stipularis</i> (H. et A.) Griseb.	Myrtaceae	Arbusto	E	An	C	Enero	Abr/Mar	Febr Sept
<i>Tristerix corymbosus</i> (L.) Kuijt	Loranthaceae	Hemipara	O	Z	B	Anual	Anual	Febr Marzo
<i>Weinmannia trichosperma</i> Cav.	Cunoniaceae	Arbol	E	An	B	Nov.	Enero	Dic Mar/Febr

Sp = Síndrome de polinización; Sd = Síndrome de dispersión.

E = entomofilia; O = ornitofilia;

A = anemofilia; * = Síndrome no conocido.

Z = endozoocoria; An = anemocoria

B = Especies de bosque; C = Especies de matorral de altura.

P = Especies de bosque primario; S = Especies de bosque secundario.

** = Especies estudiadas solo en el segundo año (1987).