



**MOVIMIENTO POTENCIAL DE POLEN ENTRE FLORES DE LA
PLANTA HEMIPARASITA *TRISTERIX VERTICILLATUS*
PARASITANDO TRES ESPECIES DE HOSPEDEROS.**

Seminario de Título

Entregado a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al Título de

BIÓLOGO CON MENCIÓN EN MEDIO AMBIENTE

por

Marioli Paz Saldías O'Hrens

Director de Seminario de Título: Dr. Hermann Niemeyer
Co-Directora de Seminario de Título: Dr.(c) Alejandra Troncoso

Junio, 2011
Santiago - Chile



**MOVIMIENTO POTENCIAL DE POLEN ENTRE FLORES DE LA
PLANTA HEMIPARASITA *TRISTERIX VERTICILLATUS*
PARASITANDO TRES ESPECIES DE HOSPEDEROS.**

**Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile, en cumplimiento parcial
de los requisitos para optar al Título de**

BIÓLOGO AMBIENTAL

MARIOLI PAZ SALDÍAS O'HRENS

Dr. Hermann Niemeyer

Director Seminario de Título

Dr.(c) Alejandra Troncoso

Co-Directora Seminario de Título

Comisión de Evaluación Seminario de Título

Dr. Ramiro Bustamante

Presidente Comisión

Dr. Felipe Hinojosa

Corrector

Santiago de Chile, Junio del 2011.

BIOGRAFÍA

Nací en la ciudad de Santiago en pleno verano del '82.

Los últimos seis años de la etapa escolar fui al colegio católico San Marcos donde, además de decidir no ser católica, descubrí mi gran amor por la naturaleza y pensé que a través de la biología podría comprenderla.

Decidí seguir la Licenciatura en Biología en la Universidad de Chile. Sin embargo, durante los primeros años de la carrera me di cuenta que estaba en el lugar equivocado: ni la biología ni la ciencia pura eran suficientes para resolver mis inquietudes en relación a la naturaleza (*Homo sapiens* y su sistema incluido). Así, en el año 2006 ingresé por fin a la carrera de Biología Ambiental donde se amplió mi manera de ver el mundo y descubrí que hay muchas bellas formas de participar del desarrollo de las comunidades de nuestro país desde la ciencia, yendo mucho más allá del tan nombrado y prometedor crecimiento económico.

Recibí el grado de Licenciada en Ciencias Ambientales con mención en Biología hacia fines del año 2008, momento en el que comenzó mi aventura en el Laboratorio de Química Ecológica donde desarrollé la presente tesis.

Hoy, después de dilatar enormemente mi titulación, me voy aproximando rápidamente a mi sueño de desarrollo profesional, recibiendo y aprovechando con mucha gratitud las oportunidades que me ha dado la vida de compartir con otras personas las bendiciones que nuestra querida Pacha Mama guarda para nosotros.

DEDICATORIA

Quiero dedicar esta tesis a mi madre y a mi padre, en agradecimiento por todo lo que me han mostrado del mundo, por todas las veces que me dejaron equivocarme, aprender y comenzar de nuevo, gracias por estar siempre dispuestos a ayudarme y acompañarme.

A mi querida amiga Lesly por contagiarme con su eterna alegría, por escucharme, aconsejarme y quererme, por los paseos en bicicleta y por andar siempre con algo rico para comer. A mi amigo Fabián por su cariño, compañía y apoyo. A la Javiera por su compañía en el proceso, su ejemplar perseverancia y por las apasionadas discusiones bio-socio-económico-ambientales donde tratábamos de arreglar el mundo, conversaciones donde aprendí mucho acerca de ser consecuente y de las posiciones extremas, las recuerdo con mucho cariño.

A todo el LQE por aceptarme, quererme y hacer del laboratorio un lugar tan grato y especial. A la Ale por su cordial guía, maternal preocupación y admirable dulzura. A Hermann por darme la oportunidad de aprender mucho. Al Daniel por aguantarme en su oficina, atender todas mis interrupciones, ayudarme con mis dudas computacionales, escucharme, aconsejarme, compartir almuerzo, etc., etc., etc. A la Fran por su agradable compañía en terreno y por soportar los 10 eternos días de trabajo nocturno junto al puma. A la Claudita por su cariño, su buena disposición y su risa. A la Carola por su buena vibra y su apoyo en terreno. A la Andrea, la Marce, el Carlos, la Claudia, el Dani Benitez, la Kathy y a todos por demostrarme que siempre hay algo por qué reír.

A mi compañero Cristián, por cada mirada, palabra y delicia culinaria, por su amorosa paciencia, por quererme tanto y por confirmarme que vale la pena luchar, invertir tiempo, corazón y manos, por una sociedad más justa para todos.

AGRADECIMIENTOS

La presente tesis fue llevada a cabo gracias a la subvención otorgada por FONDECYT (proyecto N°1080248, Dr. Hermann Niemeyer) y por IFS (proyecto N° 4356-1, Dr.(c) Alejandra Troncoso). También quiero agradecer a la Municipalidad de Lo Barnechea por el permiso concedido para realizar el trabajo de campo en el "Santuario de la Naturaleza Yerba Loca" y en especial al guardaparque Victor Troncoso quién siempre tuvo una excelente disposición.

INDICE DE CONTENIDOS

INDICE DE CONTENIDOS.....	v
INDICE DE TABLAS.....	vii
INDICE DE FIGURAS.....	viii
LISTA DE SIGLAS Y ABREVIATURAS.....	xi
RESUMEN.....	xii
ABSTRACT.....	xiii
1 Introducción.....	1
1.1 Sistema de estudio.....	9
1.2 Objetivo general.....	10
1.3 Objetivos específicos.....	10
2 Metodología.....	11
2.1 Lugar y período de estudio.....	11
2.2 Oferta floral de <i>T. verticillatus</i>	13
2.3 Movimiento potencial de polen de <i>T. verticillatus</i>	14
2.3.1 Designación de puntos focales de liberación de polvos fluorescentes.....	15
2.3.2 Prueba de terreno.....	18
2.4 Análisis de los datos.....	19
2.4.1 Pruebas estadísticas.....	19
2.4.2 Análisis espacial.....	20
3 Resultados.....	22
3.1 Oferta floral y distribución espacial de <i>T. verticillatus</i> en el área de estudio.....	22
3.2 Movimiento de polvos fluorescentes entre flores de <i>T. verticillatus</i>	26

3.2.1 Resultados preliminares.....	26
3.2.2 Factores que determinan la recepción de polvos fluorescentes	28
3.2.2.1 Distancia desde infrapoblaciones focales a receptoras.	28
3.2.2.2 Oferta floral de cada infrapoblación de <i>T. verticillatus</i>	29
3.2.2.3 Número de infrapoblaciones por SHH presentes en el área de estudio..	31
3.2.3 Factores de corrección de los datos.....	32
3.2.4 Resultados utilizando factores de corrección	33
4 Discusión.....	38
5 Conclusiones.....	42
6 Referencias	43

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de infrapoblaciones de <i>T. verticillatus</i> presentes en el área de estudio por cada sistema hemiparásito-hospedero (SHH).....	22
Tabla 2. Resultados del análisis de distribución espacial de las infrapoblaciones de los tres SHH mediante el análisis del vecino más próximo.....	24
Tabla 3. Resultados de los análisis estadísticos realizados sobre las variables número de infrapoblaciones (IPR) y número de flores (FR) receptoras de polvos fluorescentes por SHH.....	26
Tabla 4. Factores utilizados para corregir los datos crudos resultantes del experimento con polvos fluorescentes.....	33

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Individuo de <i>Tristerix verticillatus</i> (a) y detalles de una inflorescencia (b), de una flor (c) y de un fruto (d).....	6
Figura 2. Los tres hospederos de <i>T. verticillatus</i> en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca: a) <i>Schinus montanus</i> , b) <i>Fabiana imbricata</i> y c) <i>Berberis montana</i>	7
Figura 3. Los tres sistemas hemiparásito-hospedero estudiados: a) <i>T. verticillatus</i> sobre <i>S. montanus</i> (TS), b) <i>T. verticillatus</i> sobre <i>F. imbricata</i> (TF) y c) <i>T. verticillatus</i> sobre <i>B. montana</i> (TB).....	9
Figura 4. Plano general de ubicación del SNYL y del área de estudio.....	12
Figura 5. Vegetación presente en el área de estudio.....	13
Figura 6. Diagramas de densidad de las infrapoblaciones de <i>T. verticillatus</i> , considerando el total de infrapoblaciones (a) y cada SHH por separado (b, c y d).....	16
Figura 7. Puntos focales de liberación de polvos fluorescentes y diagramas de densidad total (a) y por SHH (b, c y d).....	17
Figura 8. Número de flores totales de cada infrapoblación de <i>T. verticillatus</i> en los tres SHH.....	23

Figura 9. Mediana de la distancia al vecino más cercano por SHH.....	24
Figura 10. Parches de vegetación de las especies hospederas de <i>T. verticillatus</i> en el área de estudio y número de flores por infrapoblación (IP).....	25
Figura 11. Número de infrapoblaciones (a) y número de flores (b) receptoras de polvos fluorescentes por SHH de llegada de los polvos.....	27
Figura 12. Número de infrapoblaciones receptoras de polvos fluorescentes en función de la distancia entre infrapoblaciones focales y receptoras, por SHH focal.....	29
Figura 13. Imagen comparativa que muestra la oferta de flores de <i>T. verticillatus</i> previo a la realización del experimento con polvos fluorescentes (a) y el número de flores receptoras de los polvos (b).....	30
Figura 14. Correlación entre oferta floral de cada infrapoblación receptora y número de flores receptoras de polvos fluorescentes en ella.....	31
Figura 15. Número de infrapoblaciones de <i>T. verticillatus</i> presentes en el área de estudio e infrapoblaciones receptoras de polvos fluorescentes por SHH.....	32
Figura 16. Número de infrapoblaciones (a) y número de flores (b) receptoras de polvos fluorescentes por SHH de llegada de los polvos, utilizando datos corregidos.....	35

Figura 17. Distancia máxima de movimiento (a) y área de dispersión (b) de los polvos fluorescentes alcanzados por cada uno de los SHH focales durante el experimento...37

LISTA DE SIGLAS Y ABREVIATURAS

A	N° de IP por SHH / N° total de IP en el área de estudio
D	Distancia (focal – IP) / \sum Distancia (focal – IP) ₍₁₋₁₇₇₎
FC_{IP}	Factor de corrección: D / A
FC_F	Factor de corrección: Of / A
FR	Número de flores receptoras de polvos fluorescentes
IP	Infrapoblación de <i>Tristerix verticillatus</i>
IPR	Número de infrapoblaciones receptoras de polvos fluorescentes
Of	N° de flores por IP / N° de flores totales en el área de estudio
SHH	Sistema hemiparásito-hospedero
SNYL	Santuario de la Naturaleza Yerba Loca
TB	Sistema hemiparásito-hospedero <i>Tristerix verticillatus</i> sobre <i>Berberis montana</i>
TF	Sistema hemiparásito-hospedero <i>Tristerix verticillatus</i> sobre <i>Fabiana imbricata</i>
TS	Sistema hemiparásito-hospedero <i>Tristerix verticillatus</i> sobre <i>Schinus montanus</i>

RESUMEN

El éxito de las plantas parásitas puede ser afectado indirectamente por la especie hospedera. En el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, al oriente de Santiago, la planta hemiparásita *Tristerix verticillatus* (Loranthaceae) se encuentra constituyendo tres sistemas hemiparásito-hospedero (SHH) en asociación con los hospederos *Schinus montanus*, *Fabiana imbricata* y *Berberis montana* que crecen en simpatria. Estos tres SHH exhibieron polimorfismo en los compuestos volátiles emitidos y estas diferencias fueron asociadas con la llegada de insectos polinizadores. El presente estudio evalúa el efecto del hospedero sobre el movimiento potencial de polen entre flores del hemiparásito utilizando polvos fluorescentes como análogos de polen, y examina posibles causas de los efectos encontrados. El experimento reveló que la llegada de polvos a distintos SHH difiere significativamente, independiente del SHH de salida de los polvos, y demostró un mayor movimiento potencial de polen dentro y hacia el sistema *T. verticillatus* – *S. montanus*. Este resultado fue relacionado con la mayor oferta floral de este SHH (en cuanto a la cantidad de infrapoblaciones presentes, al tamaño de sus parches florales y a su grado de agrupamiento), en comparación con los otros dos SHH. El estudio integró un sistema de información geográfica que permitió evidenciar la complejidad del sistema estudiado y guiar el diseño experimental y los análisis posteriores.

ABSTRACT

Parasitic plant success can be affected indirectly by host species. In the Yerba Loca Sanctuary, east of Santiago, the hemiparasitic plant *Tristerix verticillatus* (Loranthaceae) is found as three co-occurring hemiparasite-host systems (HHS) in association with the hosts *Schinus montanus*, *Fabiana imbricata* and *Berberis montana*. These three HHS exhibited polymorphism in the volatile compounds emitted and these differences were associated with differential arrival of insect pollinators. The present study evaluates the host effect on the potential movement of pollen among hemiparasitic flowers using fluorescent powders as pollen analogs, and examines possible causes of effects found. The experiment revealed that the arrival of powders to different HHS differs significantly, independent of the HHS of origin of the powders, and demonstrated a major potential movement of pollen inside and towards the system *T. verticillatus* – *S. montanus*. This result was related to the higher floral offer of this HHS (in terms of number of infrapopulations present, size of floral patches and degree of aggregation), in comparison with the other two HHS. The study integrated a geographic information system that showed the complexity of the study system and guided the experimental design and the subsequent analyses.

1 Introducción

Las plantas parásitas obtienen agua, minerales y nutrientes orgánicos desde el xilema de la planta sobre la cual habitan – su hospedero – a través de un sistema de conexión llamado haustorio (Kuijt 1969); éste suele establecer también estrechas conexiones con el floema del hospedero (Press & Phoenix 2005). Las plantas parásitas constituyen un extenso y diverso grupo de más de 3000 especies, reuniendo cerca del 1% de todas las angiospermas; exhiben variadas formas de vida, incluyendo hierbas anuales y perennes, enredaderas, arbustos y árboles, y están presentes en la mayoría de los ecosistemas naturales y seminaturales del mundo, desde los trópicos hasta el ártico (Pennings & Callaway 2002; Press & Phoenix 2005; Queded 2008).

Según el sitio de acoplamiento al hospedero las plantas parásitas se clasifican en parásitos de raíz o parásitos de tallo, y su capacidad de realizar fotosíntesis determina si son hemiparásitas, cuando son verdes y fotosintetizadoras, u holoparásitas, si obtienen la totalidad de los nutrientes desde su hospedero (Phoenix 2005; Nickrent 2008; Press & Queded 2008).

El particular modo de nutrición de este tipo de plantas provoca un efecto recíproco entre el parásito y su hospedero, es decir, la planta parásita afecta y es afectada por la fisiología de su planta hospedera (Pennings & Callaway 2002). Debido a esto las plantas parásitas tienen un fuerte impacto en las comunidades en las cuales se encuentran, a pesar de que raras veces contribuyen sustancialmente a la biomasa total de ellas (Queded 2008). Es así como las plantas parásitas pueden modificar la estructura y dinámica de la comunidad – incluyendo diversidad de plantas, herbívoros,

polinizadores y hongos micorrícicos – mediar las interacciones entre las plantas hospederas y otros organismos, y alterar su ambiente abiótico – incluyendo agua y nutrientes del suelo, CO₂ atmosférico y temperatura – razones por las cuales son consideradas como ingenieros de ecosistemas¹ (Pennings & Callaway 2002; Press & Phoenix 2005; Quested 2008).

Por otro lado, el éxito de las plantas parásitas puede ser afectado indirectamente por la especie hospedera, ya que adquieren tanto nutrientes como metabolitos secundarios (por ejemplo compuestos de defensa) desde sus hospederos. Es así como el hospedero puede alterar las interacciones entre el parásito y su comunidad de mutualistas (e.g., polinizadores) y antagonistas (e.g., herbívoros) (Adler 2002, 2003). Por ejemplo, algunos estudios han revelado que la adecuación biológica de *Castilleja indivisa* aumenta en relación a los niveles de alcaloides que el hemiparásito obtiene de su hospedero: cuando *C. indivisa* crece sobre hospederos con altos niveles de alcaloides presenta herbivoría reducida, más visitas de polinizadores y mayor producción de semillas en comparación con *C. indivisa* creciendo sobre hospederos con bajos niveles de alcaloides (Adler 2000, 2003; Adler y col. 2001). En investigaciones más recientes se ha mostrado que una población del hemiparásito *Tristerix verticillatus*, habitando un área pequeña, exhibe un polimorfismo químico de los compuestos volátiles que emite cuando parasita tres especies de hospederos y que tales diferencias se asocian con la llegada de insectos polinizadores (Troncoso y col. 2010).

¹ Los organismos ingenieros de ecosistemas son aquellos que modulan directa o indirectamente la disponibilidad de recursos (además de los propios) a otras especies, a través de cambios en el estado físico de materiales bióticos y abióticos. Al hacerlo ellos modifican, mantienen y/o crean hábitats (Jones y col. 1994).

Algunos de los mecanismos que se proponen para explicar cómo la planta hospedera logra influenciar, mediante compuestos químicos, las interacciones ecológicas entre la planta parásita y otros organismos son: (1) la transferencia, a través de las conexiones haustoriales, de los compuestos activos, (2) la transferencia, a través de las conexiones haustoriales, de metabolitos precursores o de reguladores de la biosíntesis de los compuestos que resultan en un efecto directo sobre el parásito, y (3) la señalización planta-a-planta a través del aire entre el hospedero y su hemiparásito a través de compuestos volátiles (Pate 2001; Dicke y col. 2003).

Aunque en general las plantas parásitas presentan una amplia diversidad de hospederos, muchas muestran altos niveles de preferencia por un subconjunto de los hospederos disponibles, i.e. las plantas parásitas lograrían discriminar sobre la oferta de hospederos disponibles y reconocer al que potencie el crecimiento, reproducción y adecuación biológica de ellas (Pennings & Callaway 2002; Press & Phoenix 2005, Runyon y col. 2006). Estudios recientes sugieren que en el comportamiento observado de las plantas parásitas están involucradas señales químicas que median no sólo la selección del mejor hospedero sino también las interacciones con toda la comunidad y su entorno abiótico (Pennings & Callaway 2002; Press & Phoenix 2005; Troncoso y col. 2010).

Entre las plantas parásitas, los muérdagos corresponden a un grupo funcional y polifilético constituido por más de 1300 especies, incluidas todas las plantas hemiparásitas aéreas dentro del orden Santalales, siendo las familias Loranthaceae y Viscaceae las más numerosas – abarcan más del 98% de las especies de muérdagos – (Watson 2001). Los muérdagos se caracterizan por las densas agrupaciones de

tallos y hojas semisuculentas que forman en la copa de sus hospederos (Watson 2001) y por el engrosamiento que provocan en las ramas del hospedero en el sector donde se unen a él. Debido a la estrecha relación que mantienen con su hospedero, los muérdagos son menos afectados por las fluctuaciones de factores edáficos, hídricos y nutricionales que la planta hospedera, ya que ésta mitiga sus fluctuaciones y les permite mantener largas temporadas de floración y fructificación con disponibilidad de néctar y frutos durante varios meses - 10 a 12 meses en algunos casos (Watson 2001).

Watson (2001) y posteriormente Mathiasen (2008), sobre la base de una vasta información acerca de la historia de vida de los muérdagos y sus interacciones ecológicas, plantean que estos parásitos cumplen un importante rol ecológico en variados hábitats del mundo, proporcionando importantes recursos a un amplio rango de taxones (como recurso nutricional directo y como proveedor de microhábitats de anidamiento y de refugio o dormitorio) y determinando la diversidad local en éstos hábitats (como un modificador indirecto de la estructura del hábitat). Más aún, otras investigaciones han revelado el potencial de las plantas hemiparásitas de alterar la cantidad y calidad de los nutrientes que retornan al suelo (Quested, 2008).

De esta forma, los muérdagos son considerados como un recurso clave en muchos ecosistemas del mundo, en particular debido a la fuerza de las interacciones ecológicas que ellos establecen con su comunidad o ecosistema, las cuales son tan significativas que la remoción de una especie clave de un ecosistema podría precipitar la pérdida de los usuarios obligados y posiblemente también de los oportunistas (Watson, 2001), alterando así la dinámica de procesos y funciones ecosistémicas.

Tristerix verticillatus (quintral del molle) es una planta hemiparásita arbustiva (Fig. 1a) de la familia Loranthaceae, presente en Chile desde las Regiones IV a X y también en el sureste de Bolivia y noroeste de Argentina (Kuijt 1988). Habitualmente crece sobre *Schinus latifolius* (molle), *Colliguaja odorifera* (coliguay) y *Berberis rotundifolia* (michay) (Hoffmann y col. 1998). En Chile y Argentina su floración ocurre entre los meses de enero y mayo (Kuijt 1988), periodo durante el cual exhibe sus flores tubulares de color rojo intenso, hermafroditas, pentámeras y de 30 mm aproximadamente (Fig. 1c), agrupadas en inflorescencias de 3 a 20 flores (Fig. 1b) (Kuijt 1988; Hoffmann y col. 1998). Debido a su morfología floral se ha asumido que *T. verticillatus* es polinizada por aves; sin embargo se ha observado en un sector de la cordillera en la zona central de Chile que los insectos son los principales visitantes florales y que transportan efectivamente el polen de una flor a otra (Troncoso y col. 2010). Los frutos de *T. verticillatus* son bayas mucilaginosas de color amarillo, con ejes mayor y menor de ca. 7 y 5 mm, respectivamente (Fig. 1d) (Kuijt 1988); se desarrollan entre los meses de diciembre y marzo y son dispersados por aves.

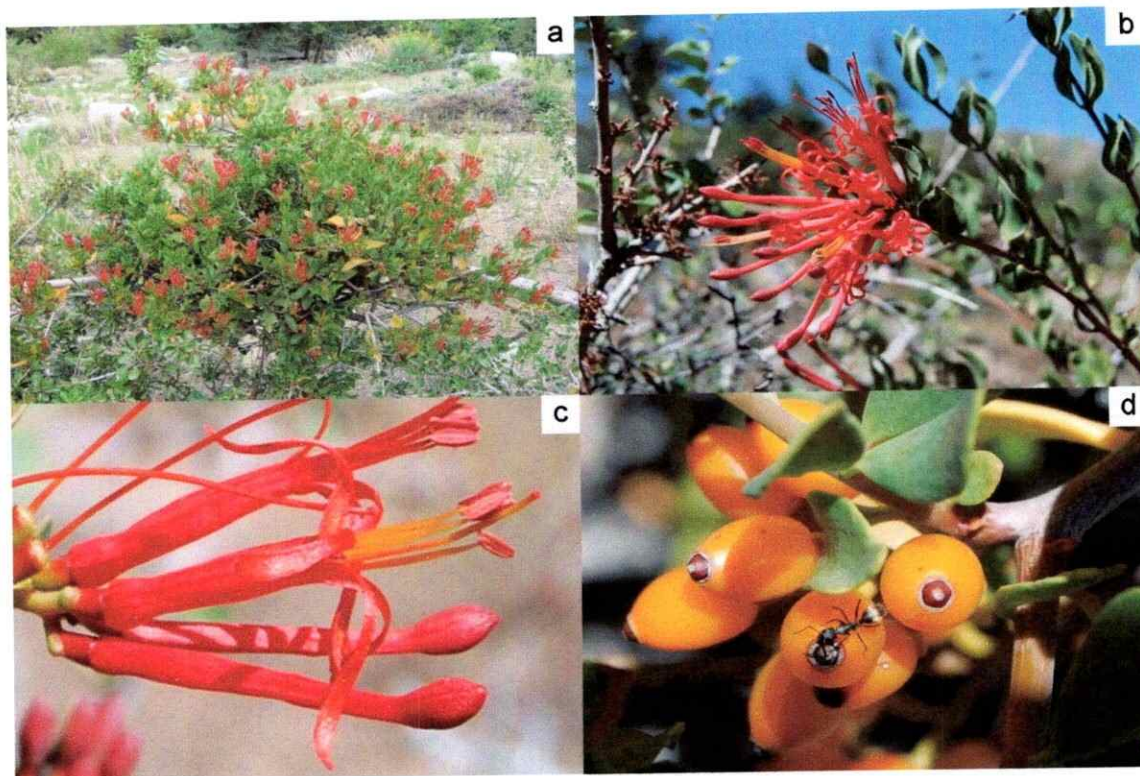


Figura 1. Individuo de *Tristerix verticillatus* (a) y detalles de una inflorescencia (b), de una flor (c) y de un fruto (d).

En el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca (SNYL), uno de los sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad de la Región Metropolitana (CONAMA 2004; Arroyo y col. 2002) y lugar donde se desarrolla el presente estudio, *T. verticillatus* parasita a tres especies de hospederos: (1) *Schinus molle* o litrecillo (Sapindales: Anacardiaceae), especie endémica de Chile, arbusto siempreverde de 2 a 5 m de altura que se encuentra en la cordillera baja entre los 1.200 y 2.000 msnm en la provincia de Santiago (Hoffmann 1998) y florece entre los meses de septiembre y diciembre (Troncoso y col. 2010) (Fig. 2a); (2) *Fabiana imbricata* o pichi-romero (Solanales: Solanaceae), un arbusto ramoso siempreverde de 1 a 2 m de altura, nativo de Chile, Argentina y Perú que habita laderas y llanos soleados (Hoffmann 1998), cuya

época de floración ocurre desde noviembre a enero (Troncoso y col. 2010) (Fig. 2b); y (3) *Berberis montana* o palo amarillo (Ranunculales: Berberidaceae), un pequeño arbusto de 50 cm de altura que habita en las laderas y quebradas de la precordillera en Chile y Argentina (Hoffmann 1998) y florece entre los meses de septiembre y noviembre (Troncoso y col. 2010) (Fig. 2c).

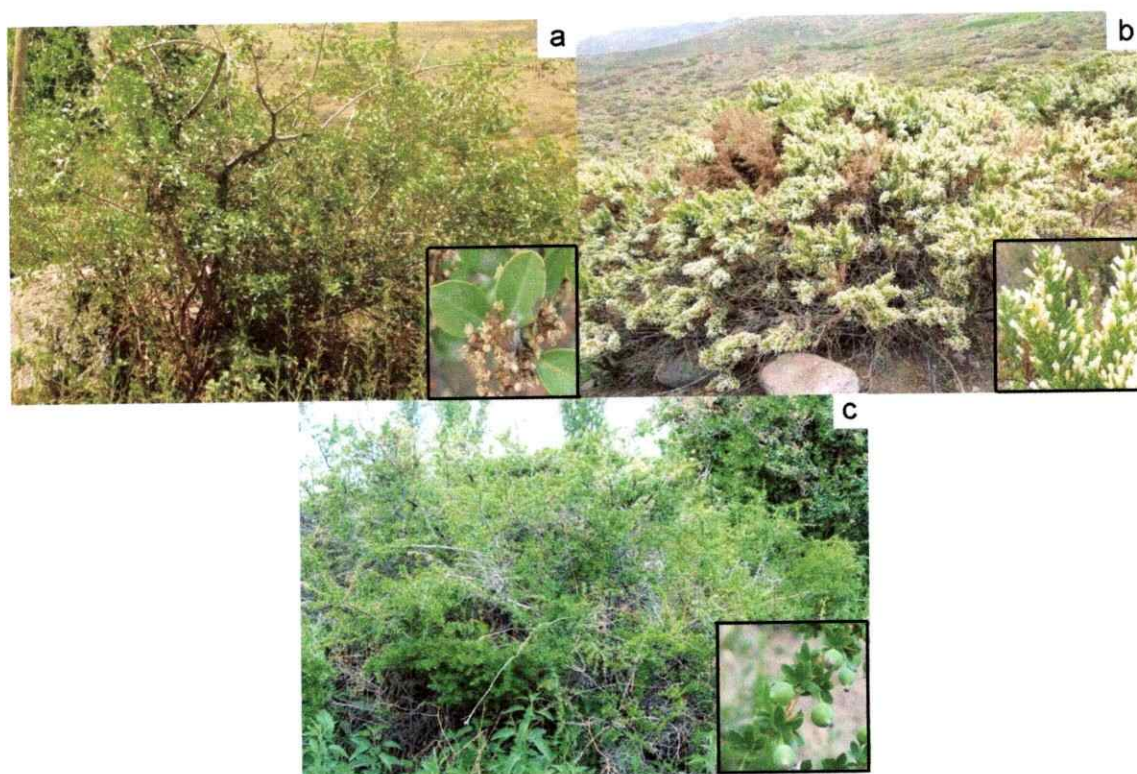


Figura 2. Los tres hospederos de *Tristerix verticillatus* en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca: a) *Schinus molle*, b) *Fabiana imbricata* y c) *Berberis montana*.

Los estudios preliminares realizados en la población de *T. verticillatus* dentro del SNYL han revelado diferencias en la composición tanto de metabolitos secundarios como de compuestos volátiles emitidos entre los hemiparásitos asociados a estos tres hospederos (Cabezas 2007; Cabezas y col. 2009; Troncoso y col. 2010). Asimismo,

estos estudios han revelado diferencias en la intensidad de la herbivoría y la tasa de visitas por insectos a las flores del hemiparásito, sugiriendo que las interacciones ecológicas de *T. verticillatus* con insectos dependen del hospedero (Cabezas 2007; Troncoso y col. 2010).

Considerando los antecedentes expuestos, el estudio del movimiento del polen entre las flores de la planta hemiparásita *T. verticillatus* en función de la especie de hospedero que parasita revelaría tanto el efecto del hospedero sobre el potencial flujo de genes dentro de la población del hemiparásito, como los efectos de distintas especies de hospedero sobre las interacciones entre la planta parásita y su comunidad de polinizadores.

Por otra parte, si se tienen en cuenta los planes de desarrollo turístico que la municipalidad de Lo Barnechea tiene para el SNYL, que contemplan la construcción de un camino alternativo a los centros de esquí de la zona de Farellones-La Parva a través del Santuario, zonas de acampada y cabañas además de dos áreas de desarrollo inmobiliario, con hoteles y servicios en los mismos terrenos (Diario La Tercera, Domingo 22 de Febrero de 2009), la información generada como parte de esta investigación pondrá en relieve la importancia científica de este sistema biológico y contribuirá a poner en evidencia la necesidad de acciones de conservación de la biodiversidad en el Santuario.

1.1 Sistema de estudio

Se estudiará una población del muérdago *T. verticillatus* que en un área pequeña del SNYL se encuentra parasitando tres especies de hospederos diferentes: *S. montanus*, *F. imbricata* y *B. montana*. Estas tres especies de arbustos definen los tres sistemas hemiparásito-hospedero (SHH) objetos del presente estudio: *T. verticillatus* sobre *S. montanus* (TS) (Fig. 3a), *T. verticillatus* sobre *F. imbricata* (TF) (Fig. 3b) y *T. verticillatus* sobre *B. montana* (TB) (Fig. 3c).

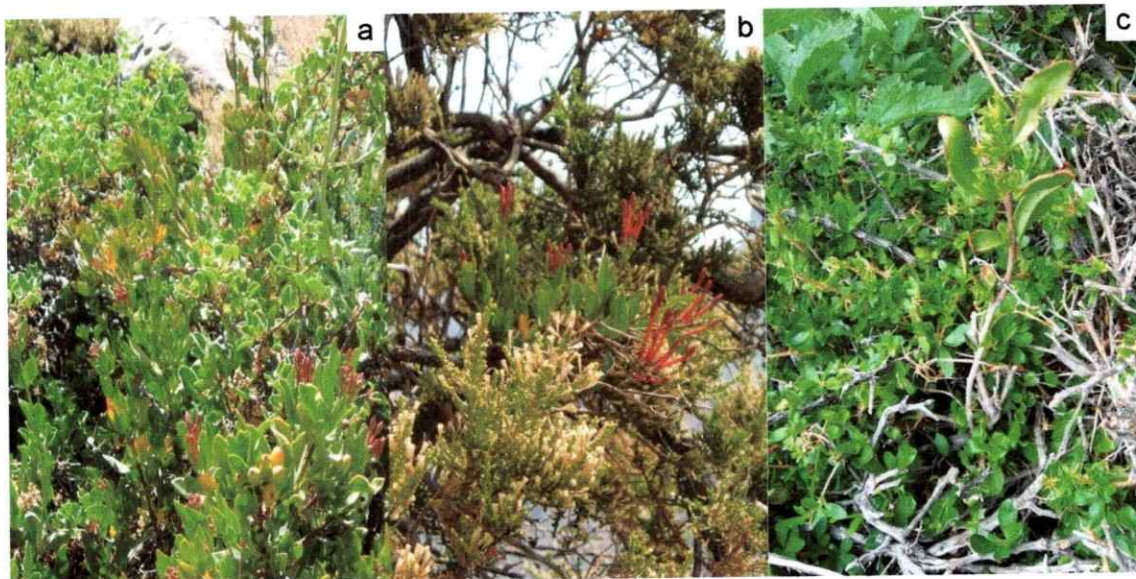


Figura 3. Los tres sistemas hemiparásito-hospedero estudiados: a) *T. verticillatus* sobre *S. montanus* (TS), b) *T. verticillatus* sobre *F. imbricata* (TF) y c) *T. verticillatus* sobre *B. montana* (TB).

1.2 Objetivo general

Evaluar la potencial exportación de polen en la planta hemiparásita *T. verticillatus* cuando ésta se encuentra parasitando tres hospederos diferentes en una zona del SNYL, y su relación con su oferta floral y su contexto espacial.

1.3 Objetivos específicos

- Determinar la oferta floral y la distribución espacial de los tres SHH presentes en el área de estudio, sobre la base del número y tamaño del parche floral de las infrapoblaciones² de *T. verticillatus*.
- Evaluar el movimiento potencial de polen dentro y entre cada uno de los SHH, utilizando polvos fluorescentes como análogos de polen.
- Integrar los datos obtenidos en terreno y los resultados de los análisis estadísticos mediante el uso de sistemas de información geográfica (SIG) de manera de complementar el estudio con una visión espacial del fenómeno investigado.

² Se denomina infrapoblación a todos los individuos de la especie parásita que ocurren en el mismo individuo hospedero (Huyse 2005). En nuestro sistema de estudio *T. verticillatus* conforma tres tipos de infrapoblaciones de acuerdo a la especie de hospedero que parasita.

2 Metodología

2.1 Lugar y período de estudio

El trabajo de terreno se realizó en el SNYL (33,31°S 70,32°W) (Fig. 4), ubicado 70 km al Noreste de la ciudad de Santiago en la comuna de Lo Barnechea, en un área aproximada de 15 hectáreas (sector Villa Paulina, rango altitudinal: 1950-2070 msnm) donde se encuentran representados los tres SHH objetos del presente estudio.

El sector del Santuario corresponde a los valles del estero Yerba Loca, que corre desde la base del cerro La Paloma, y del estero La Leonera, que desde el Este desemboca en el estero Yerba Loca. La temperatura media anual es de 14°C aproximadamente, con grandes fluctuaciones durante el año, llegando a los 22,9°C en verano y los 1,2°C en invierno. Las precipitaciones son escasas, caen principalmente en forma de nieve y se concentran en invierno.

La vegetación presente en el santuario es del tipo matorral esclerófilo mediterráneo de baja altura y matorral suculento (900-1500 msnm), bosque esclerófilo montano dominado por *Kageneckia angustifolia* (1600-2000 msnm) y vegetación alto andina (2000-3600 msnm), además de una extensión significativa que corresponde a humedales andinos, llamados localmente vegas (Arroyo y col. 2002). En el área de estudio la vegetación característica corresponde a la del bosque esclerófilo montano donde las especies más representativas son *Escallonia myrtoidea*, *Kageneckia angustifolia*, *K. oblonga*, *Maytenus boaria*, *Aristolelia chilensis*, *Ephedra andina* y

Mulinum spinosum (Arroyo & Uslar 1993), además de *Fabiana imbricata*, *Schinus montanus*, *Colliguaja integerrima* y *Chuquiraga oppositifolia*, entre otras (Fig. 5).

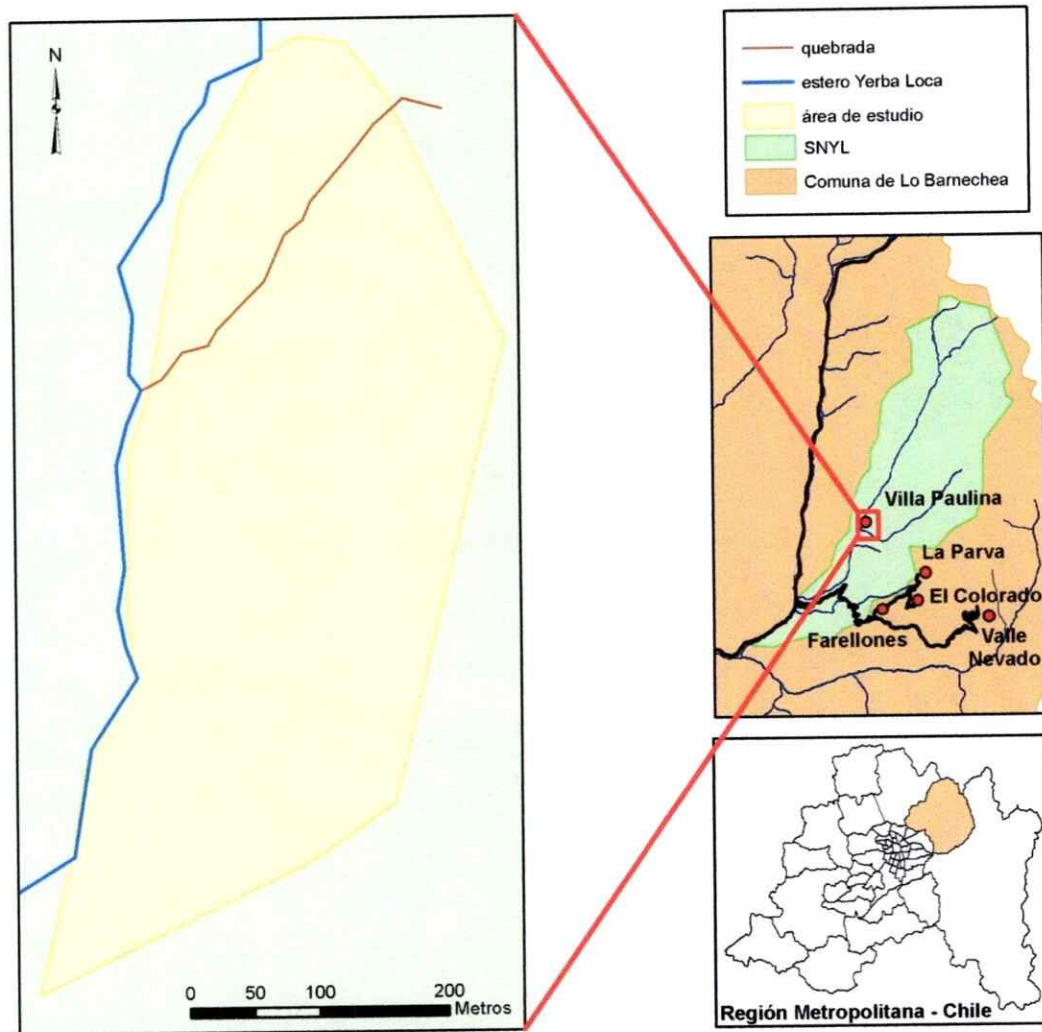


Figura 4. Plano general de ubicación del SNYL y del área de estudio.



Figura 5. Vegetación presente en el área de estudio.

La toma de datos se efectuó entre los meses de febrero y abril de 2009, época en la que ocurre la floración de *T. verticillatus*. Cabe recalcar que las épocas de floración del hemiparásito y de sus hospederos no se solapan, ya que las tres especies de hospedero florecen desde fines de agosto hasta enero.

2.2 Oferta floral de *T. verticillatus*

La oferta floral de los tres SHH que conforma *T. verticillatus* en el área de estudio se determinó sobre la base del tamaño del parche floral y número de las infrapoblaciones del hemiparásito presentes en el área de estudio, cada una de ellas

georreferenciada³ con un GPS⁴ (Garmin HCx) e identificada con un código único que indicaba el SHH al que pertenecía y el número de la infrapoblación.

Para estimar el tamaño del parche floral en cada infrapoblación se contaron todas las inflorescencias del hemiparásito y el número de flores de 10 inflorescencias elegidas al azar. Con estos datos se estimó el número de flores totales del hemiparásito en cada infrapoblación, multiplicando el número de inflorescencias presentes por el promedio del número de flores de las 10 inflorescencias elegidas al azar.

2.3 Movimiento potencial de polen de *T. verticillatus*

El movimiento potencial de polen entre las infrapoblaciones de *T. verticillatus* se estimó utilizando polvos fluorescentes de tres colores diferentes como análogos del polen (BioQuip Products; #1162R, Y, B), teniendo en consideración la metodología encontrada en la literatura (Campbell & Waser 1989; Kearns & Inouye 1993; Young 2002) y las características particulares de nuestro sistema de estudio.

³ Georreferenciar es determinar la posición de un objeto en el espacio sobre la base de un sistema de coordenadas y datum determinados; en pocas palabras, es dar referencia geográfica a un objeto.

⁴ Global Positioning System o Sistema de Posicionamiento Global es un sistema global de navegación por satélite que permite determinar a través de un equipo portátil la posición de un objeto en cualquier parte del mundo.

2.3.1 Designación de puntos focales de liberación de polvos fluorescentes

El primer paso fue determinar los puntos focales de liberación de polvos fluorescentes, donde cada uno de ellos corresponde a una infrapoblación del hemiparásito. Se escogieron 12 puntos focales para cada SHH (total = 36 réplicas), considerando criterios de distribución espacial de las infrapoblaciones de *T. verticillatus*, en particular la densidad total y la densidad de cada SHH en el área de estudio, con el fin de evitar el sesgo por abundancia y distribución espacial que podría haber existido bajo una designación al azar, ya que en el área de estudio las infrapoblaciones del hemiparásito no se encontraban en igual abundancia ni distribuidas en el espacio de forma homogénea.

Para esto se realizaron análisis de densidad con el programa ArcView GIS 3.2 (ESRI 1992) sobre todas las infrapoblaciones (sin diferenciar el SHH al que pertenecían) y sobre las infrapoblaciones de los tres tipos de SHH por separado, lo que permitió clasificarlas en infrapoblaciones de zonas de alta densidad y de zonas de baja densidad (Fig. 6). Sobre la base de esta información se escogieron para cada SHH seis puntos focales de zonas de alta densidad y seis puntos focales de zonas de baja densidad, buscando que los focales de la zona de alta o baja densidad del total de infrapoblaciones (sin diferenciar el SHH) coincidieran con focales de la zona de alta o baja densidad de cada uno de los SHH, respectivamente (Fig. 7). Sin embargo, debido a la necesidad de que las flores que serían cargadas con polvos fluorescentes estuvieran en su período de anthesis y que algunos puntos focales no cumplieran con este requerimiento, éstos fueron reemplazados por la infrapoblación más cercana dentro de la zona de densidad similar que cumpliera con este requisito.

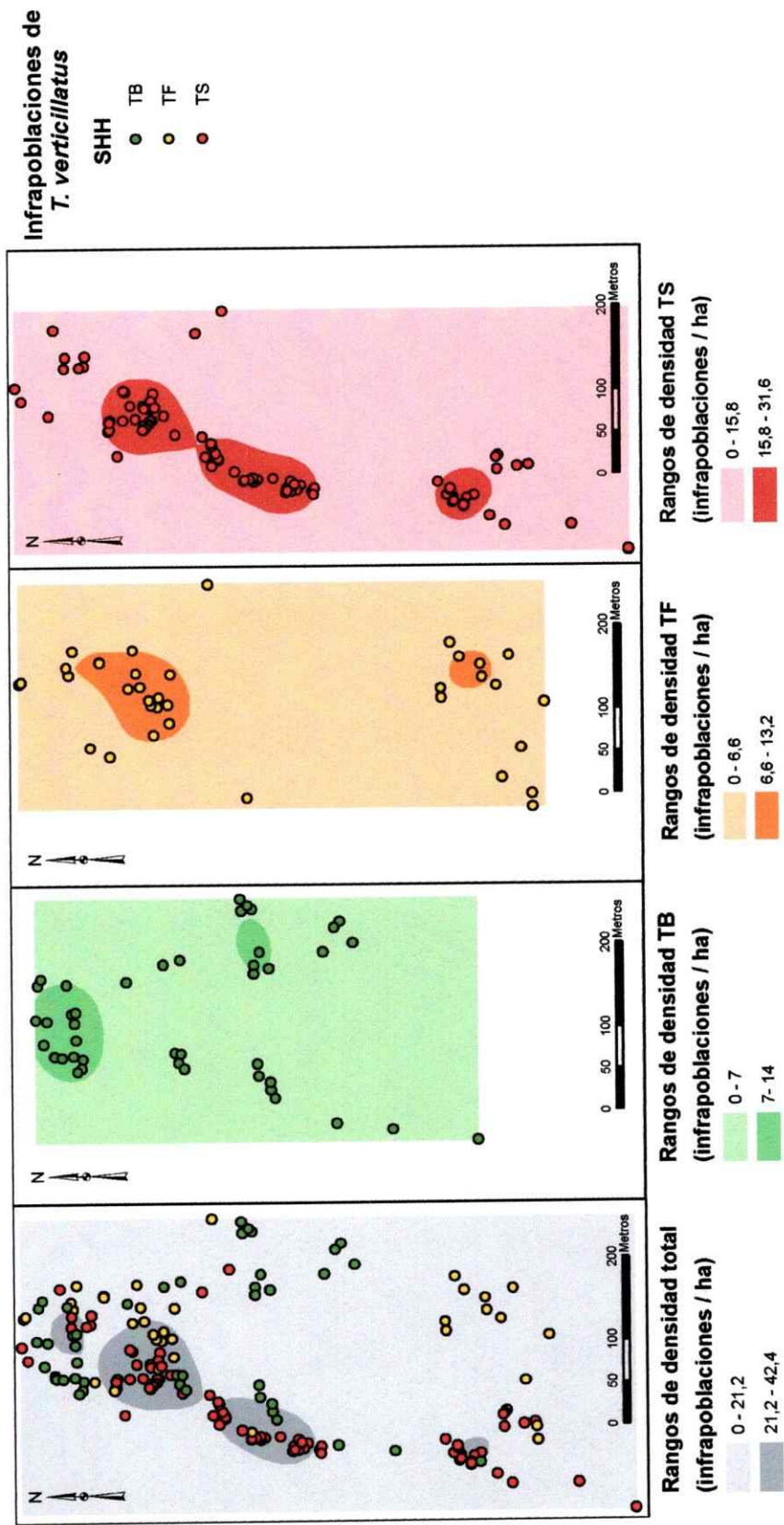


Figura 6. Diagramas de densidad de las infrapoblaciones de *T. verticillatus*, considerando el total de infrapoblaciones (a) y cada SHH por separado (b, c y d).

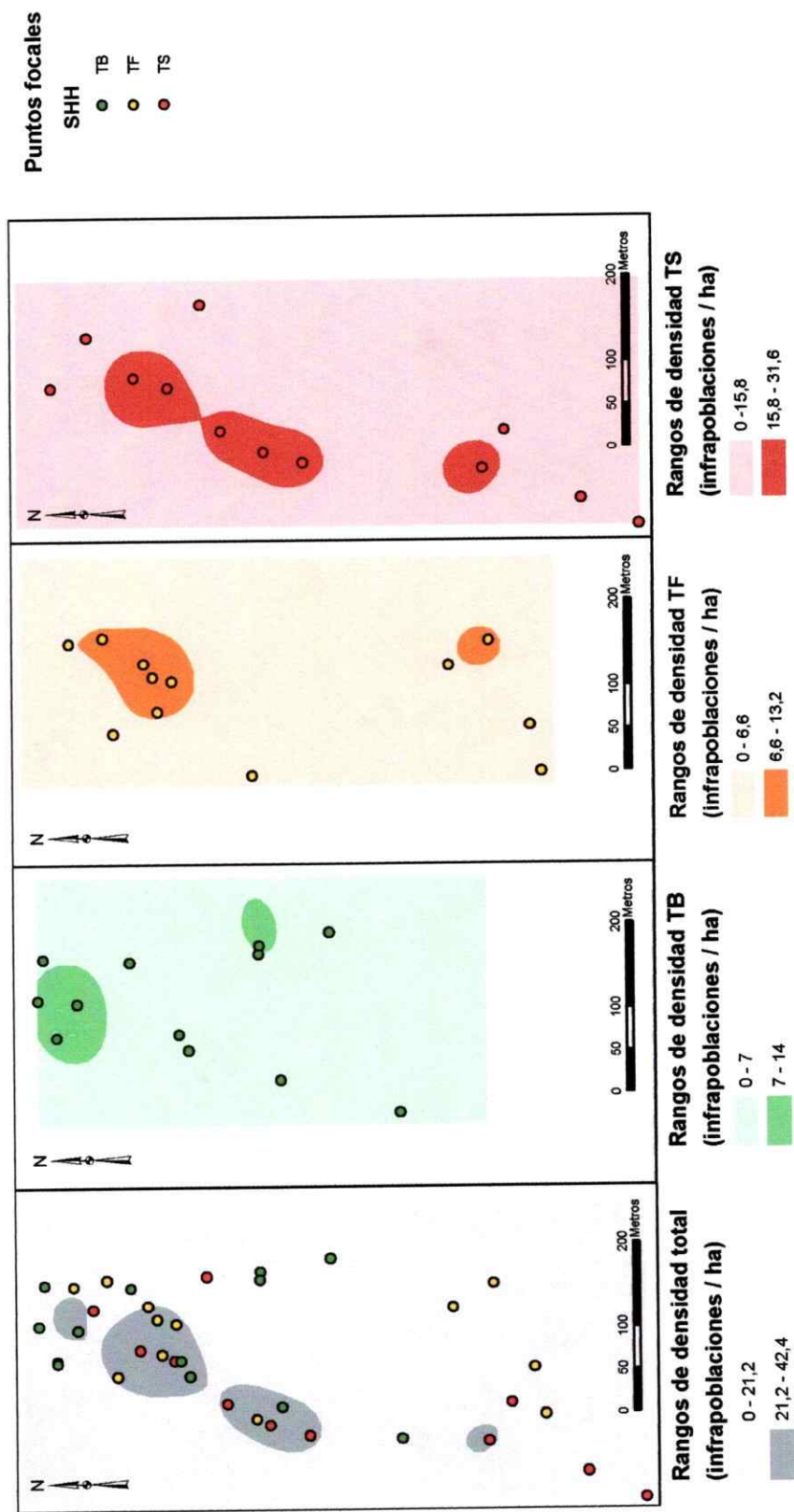


Figura 7. Puntos focales de liberación de polvos fluorescentes y diagramas de densidad total (a) y por SHH (b, c y d).

2.3.2 Prueba de terreno

El experimento con polvos fluorescentes se realizó durante nueve días de marzo de 2009, iniciándose cada noche a partir de las 20:00 hrs, después de comprobar que no existía actividad de polinizadores. Se aplicó polvos fluorescentes en las anteras de algunas de las flores (entre dos y cuatro flores) de cada una de las infrapoblaciones focales escogidas para ese día de experimentación y se mantuvieron expuestas durante 24 h al ensamble completo de polinizadores.

Como se disponía sólo de tres colores de polvos fluorescentes y se trabajó con cuatro puntos focales por día, cada día se aplicó un mismo color en las dos infrapoblaciones focales diferentes más alejadas entre sí (separación mayor a 500 m), considerando una combinación diaria de los colores de los polvos tal que se utilizaran durante el experimento completo los tres colores el mismo número de veces en cada SHH, con el fin de evitar un posible sesgo en los datos debido a la respuesta de los polinizadores hacia alguno de los colores de los polvos fluorescentes (atracción o repulsión hacia las flores cargadas con cierto color de polvos).

Transcurrido el tiempo de exposición a los polinizadores se examinaron durante horas de la noche bajo luz ultravioleta todas las inflorescencias de todos los hemiparásitos presentes en el área de estudio, incluyendo las infrapoblaciones focales. Durante la revisión se registró el código de cada infrapoblación receptora (SHH y número) y el número de flores que tenían polvos fluorescentes en las partes reproductivas de la flor (estilos y estambres).

Mediante la utilización del programa ArcView GIS 3.2 (ESRI 1992), se calcularon las distancias (mínima, máxima y promedio) y las áreas de dispersión para cada punto focal. Para determinar las distancias se utilizó la herramienta *Point Distance* y para las áreas de dispersión se usó la herramienta *Home Range* la cual, sobre la base de un patrón de puntos y cálculos de densidad, obtiene la región dentro del área de estudio donde otro punto puede ser encontrado con una probabilidad del 95%.

2.4 Análisis de los datos

2.4.1 Pruebas estadísticas

El diseño del estudio es unifactorial, siendo el factor de variación el hospedero, con tres niveles de variación que corresponden a los tres SHH. En consecuencia se realizaron análisis de varianza de una vía. Para aquellas variables que cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad se realizaron pruebas paramétricas con sus correspondientes pruebas de comparaciones múltiples utilizando el método de Holm-Sidak (estadígrafos F y t respectivamente) (Sokal & Rohlf 1995). Para las variables que no cumplieron con los supuestos antes mencionados se realizaron pruebas no paramétricas en rangos mediante el método de Kruskal-Wallis y pruebas de comparaciones múltiples con el método de Dunn (estadígrafos H y Q, respectivamente) (Siegel & Castellan 1988). Los análisis anteriores sólo consideran el SHH de salida de los polvos fluorescentes por lo que también se realizaron análisis de varianza de dos vías no paramétricos en rangos y pruebas de comparaciones múltiples mediante el método de Holm-Sidak (estadígrafos F y t, respectivamente) para analizar

los datos obtenidos considerando además el SHH de llegada de los polvos fluorescentes.

Adicionalmente, se realizaron análisis de correlación no paramétricos mediante el método de Spearman (estadígrafo r_s) para evaluar si la oferta floral de las infrapoblaciones se relaciona con la recepción de polvos fluorescentes.

Todas las pruebas estadísticas y gráficos se realizaron con el programa SigmaPlot 11 (Systat Software 2008).

2.4.2 Análisis espacial

Utilizando la herramienta de análisis del vecino más próximo (*nearest neighbor analysis*) del programa ArcView 3.2 (ESRI 1992) se analizó la distribución espacial (regular, aleatoria o agrupada) del total de infrapoblaciones de *T. verticillatus* presentes en el área de estudio.

Este método se basa en la distancia desde un individuo a su vecino más cercano. Así, a partir de una muestra o población, obtenida en un área determinada, calcula la distancia promedio al vecino más cercano (\bar{r}_A) considerando todos los individuos de la muestra y también la distancia promedio al vecino más cercano que se espera (\bar{r}_B) si los individuos de tal muestra o población estuvieran distribuidos al azar en un área de las mismas dimensiones. Luego, la razón entre la distancia promedio

observada y la esperada ($R = \bar{r}_A / \bar{r}_E$) puede ser usada como una medida del grado en que la distribución observada se aproxima o desvía de la distribución esperada por aleatoriedad; donde en una distribución al azar $R = 1$, bajo condiciones de máxima agregación $R = 0$ y bajo máxima separación $R = 2,1491$ (Clark & Evans 1954).

La significancia de tal aproximación o desviación de la distribución esperada por azar puede ser sometida a prueba utilizando el estadígrafo $C = \frac{\bar{r}_A - \bar{r}_E}{\sigma_{\bar{r}_E}}$; donde $\sigma_{\bar{r}_E}$ es el error estándar de la distancia media al vecino más cercano en una distribución aleatoria de la misma densidad ρ que la muestra o población observada y su valor es $\frac{0,26136}{\sqrt{N \times \rho}}$, donde N es el número de medidas de distancia hechas; el valor de $\sigma_{\bar{r}_E}$ es directamente comparable con las tablas de la distribución normal estandarizada $N(0,1)$ (Clark & Evans 1954).

Por otro lado, utilizando la herramienta de análisis de rango de hábitat (*home range*), también del programa ArcView 3.2 (ESRI 1992), se calcularon las áreas de dispersión de los polvos fluorescentes para cada punto focal. Además, se obtuvo una matriz de distancias de todas las infrapoblaciones del área de estudio mediante el uso de la herramienta distancia a un punto (*point distance*) lo que permitió realizar análisis estadísticos comparativos sobre las distancias de dispersión de los polvos.

Finalmente, se realizaron mapas del área de estudio lo que permitió tener un mejor entendimiento del sistema de estudio y encaminar los distintos análisis estadísticos.

2 Resultados

2.1 Oferta floral y distribución espacial de *T. verticillatus* en el área de estudio

El conteo de infrapoblaciones realizado en el área de estudio reveló que más del 50% de las infrapoblaciones pertenecen al SHH que conforman *T. verticillatus* y *S. montanus* (TS), y que los sistemas TF y TB se encuentran en proporciones similares (Tabla 1).

Tabla 1. Número de infrapoblaciones de *T. verticillatus* presentes en el área de estudio por cada sistema hemiparásito-hospedero (SHH).

SHH	N° de infrapoblaciones	Proporción de infrapoblaciones
<i>T. verticillatus</i> / <i>S. montanus</i> (TS)	96	0,543
<i>T. verticillatus</i> / <i>F. imbricata</i> (TF)	36	0,203
<i>T. verticillatus</i> / <i>B. montana</i> (TB)	45	0,254
TOTAL	177	1

También se comparó el número de flores presentes en las infrapoblaciones de cada SHH y se encontró que presentan diferencias significativas entre los tres SHH ($H = 46,604$; $p < 0,001$) y que siguen la tendencia, $TS > TB$ y $TF > TB$ (Fig. 8).

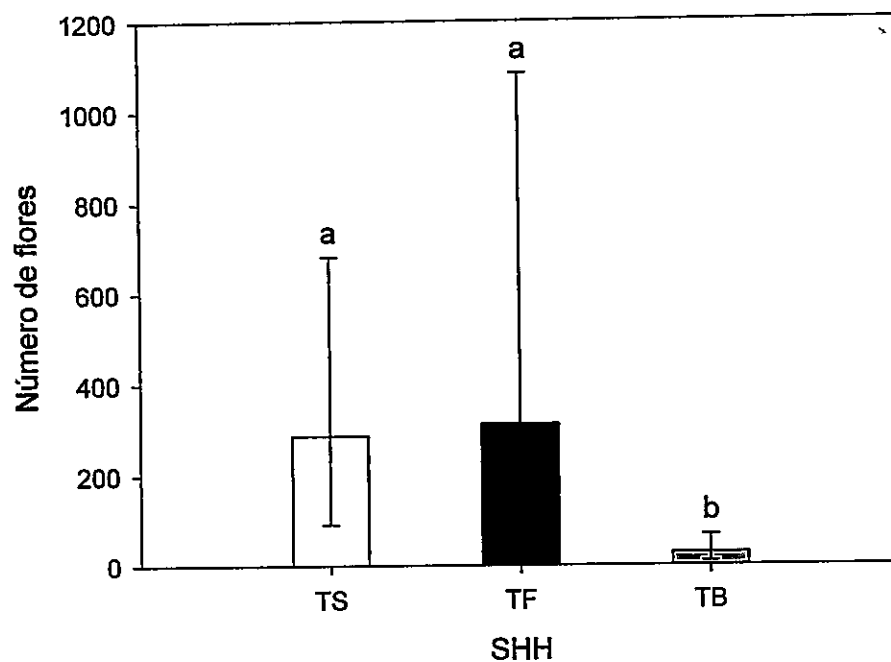


Figura 8. Número de flores totales de cada infrapoblación de *T. verticillatus* en los tres SHH.

Por otro lado, se realizó un análisis de la distribución espacial de las infrapoblaciones de *T. verticillatus* el cual arrojó que los tres SHH están dispuestos agrupadamente dentro del área de estudio y que TS presenta mayor agrupamiento que TB y TF ($H = 35,441$; $p < 0,001$) (Tabla 2 y Fig. 9).

Tabla 2. Resultados del análisis de distribución espacial de las infrapoblaciones de los tres SHH mediante análisis del vecino más próximo.

SHH	\bar{r}_A (m)	R	z	Tendencia
TS	8,329	0,424256	-10,7918	agrupamiento
TF	23,976	0,739154	-2,9941	agrupamiento
TB	16,877	0,581725	-5,3678	agrupamiento

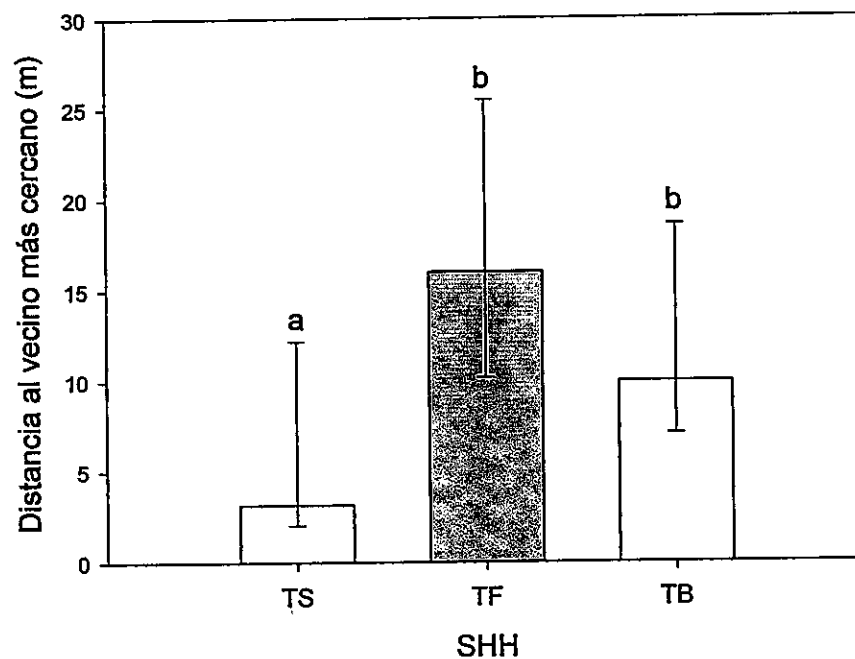


Figura 9. Mediana de la distancia al vecino más cercano por SHH.

Por último, se construyó un mapa del sistema estudiado donde se muestra la oferta de flores de *T. verticillatus* en el área de estudio previo a la realización del experimento con polvos fluorescentes y los parches de vegetación de las tres especies de hospedero (Fig. 10).

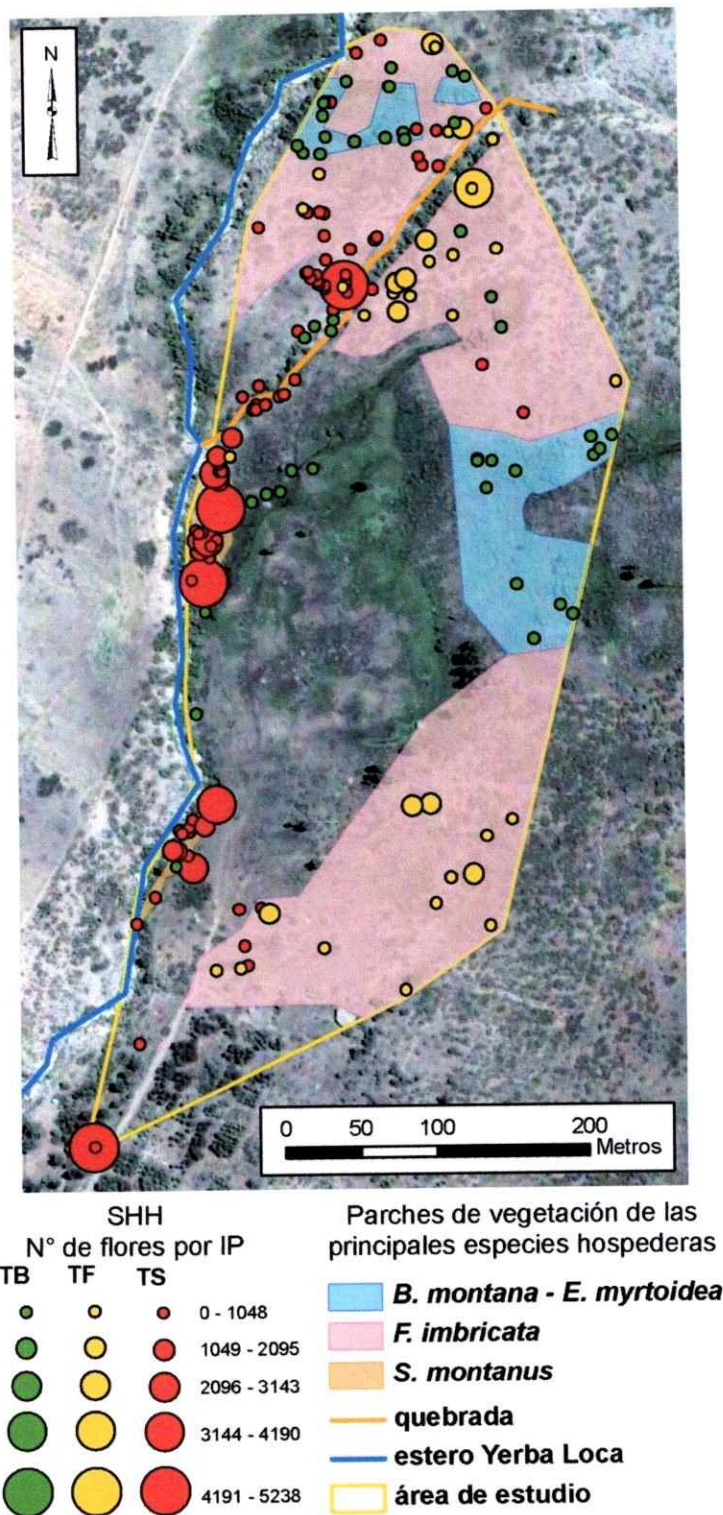


Figura 10. Parches de vegetación de las especies hospederas de *T. verticillatus* en el área de estudio y número de flores por infrapoblación (IP).

2.2 Movimiento de polvos fluorescentes entre flores de *T. verticillatus*

3.2.1 Resultados preliminares

Del experimento con polvos fluorescentes se obtuvo, para cada punto focal, el número total de infrapoblaciones y de flores que recibieron polvos fluorescentes (sin diferenciar el SHH de llegada de los polvos). El análisis estadístico no arrojó diferencias significativas entre los tres SHH focales (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de los análisis estadísticos realizados sobre las variables número de infrapoblaciones (IPR) y número de flores (FR) receptoras de polvos fluorescentes por SHH.

Variable	Estadígrafo	p
IPR	F = 1,987	0,153
FR	H = 4,350	0,114

Sin embargo, cuando el total de infrapoblaciones y de flores receptoras de polvos fluorescentes se desglosó entre los tres SHH con el fin de evaluar las posibles diferencias en la llegada de los polvos a estos tres SHH desde un mismo tipo de punto focal se encontró que, independiente del sistema de salida de los polvos, éstos llegaron preferentemente a TS, mostrando los tres SHH diferencias significativas cuando el análisis se realizó con el número de infrapoblaciones receptoras ($F = 28,767$; $p < 0,001$) y sólo diferencias entre TS-TB y TF-TB cuando el análisis se realizó con el número de flores receptoras ($F = 25,785$; $p < 0,001$) (Fig. 11).

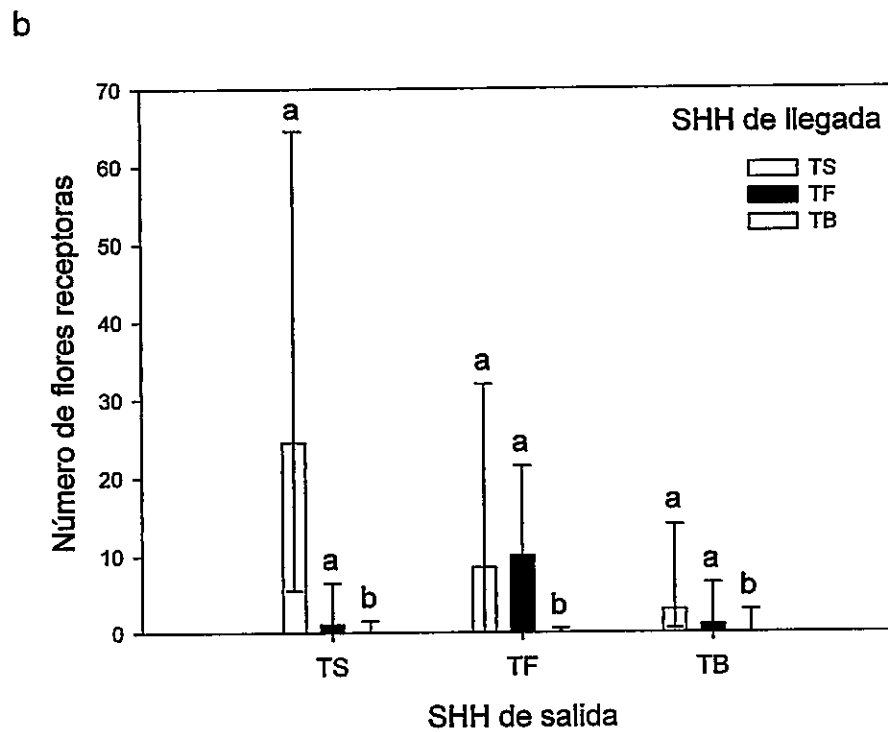
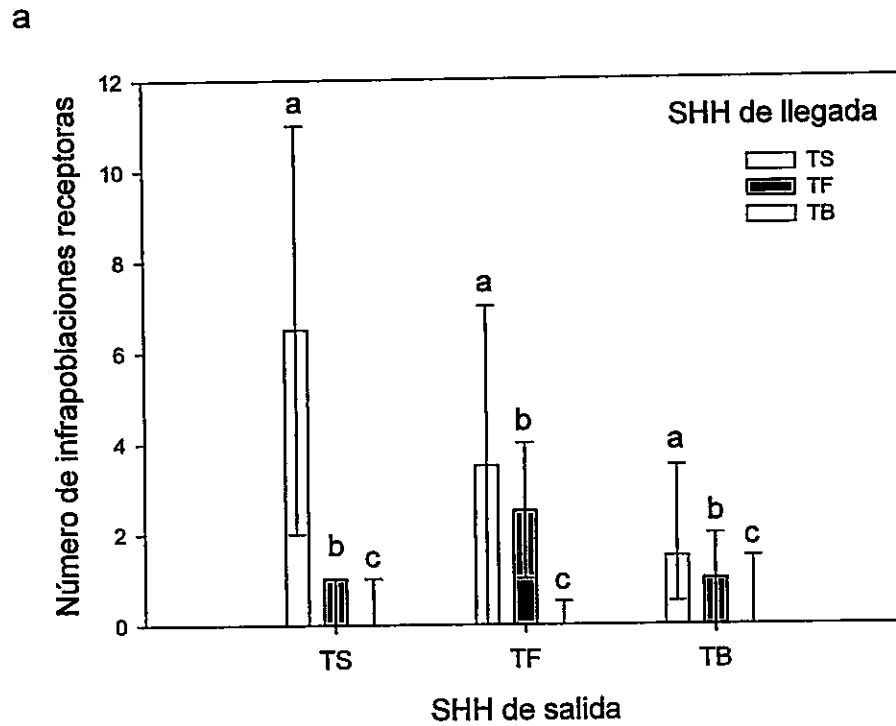


Figura 11. Número de infrapoblaciones (a) y número de flores (b) receptoras de polvos fluorescentes por SHH de llegada de los polvos.

3.2.2 Factores que determinan la recepción de polvos fluorescentes

Al considerar los análisis estadísticos de la oferta floral y distribución espacial de *T. verticillatus* en el área de estudio se hace evidente que la probabilidad de llegada de los polvos fluorescentes a los tres tipos de infrapoblaciones es muy diferente, razón por la cual es necesario determinar la relación que podría existir entre la recepción de polvos fluorescentes y factores como: la distancia desde los puntos focales a las infrapoblaciones receptoras de polvos, la oferta floral de cada infrapoblación y el número de infrapoblaciones por SHH presentes en el área de estudio. De este modo, los análisis revelaron lo siguiente:

3.2.2.1 *Distancia desde infrapoblaciones focales a receptoras.*

La figura 12 muestra que el número de infrapoblaciones receptoras disminuye a medida que crece la distancia a la infrapoblación focal. Este efecto es particularmente notable en el caso de TS, en el que las infrapoblaciones receptoras se encuentran mayoritariamente en el primer rango de distancia. El mayor efecto de la distancia en el sistema TS podría deberse al mayor grado de agrupamiento que presentan las infrapoblaciones en el SHH TS (Tabla 2); en otras palabras, las infrapoblaciones de TS están tan cercanas entre sí que los portadores de polvos viajan predominantemente distancias cortas cuando la infrapoblación focal es TS.

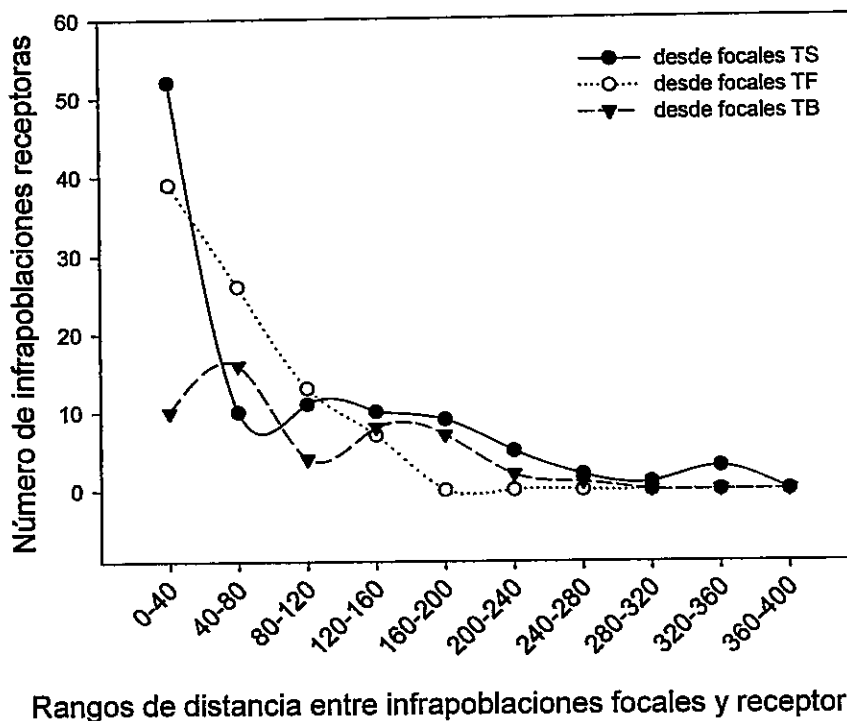


Figura 12. Número de infrapoblaciones receptoras de polvos fluorescentes en función de la distancia entre infrapoblaciones focales y receptoras, por SHH focal.

3.2.2.2 Oferta floral de cada infrapoblación de *T. verticillatus*.

Se construyeron mapas del área de estudio, que muestran la oferta de flores de *T. verticillatus* previo a la realización del experimento con polvos fluorescentes (Fig. 13 a) y el número de flores que recibieron polvos fluorescentes en cada infrapoblación (Fig. 13 b). En ellos se observa un patrón de puntos similar, lo que sugiere que el experimento con polvos fluorescentes respondió a la oferta de flores de las infrapoblaciones presentes en el área de estudio.

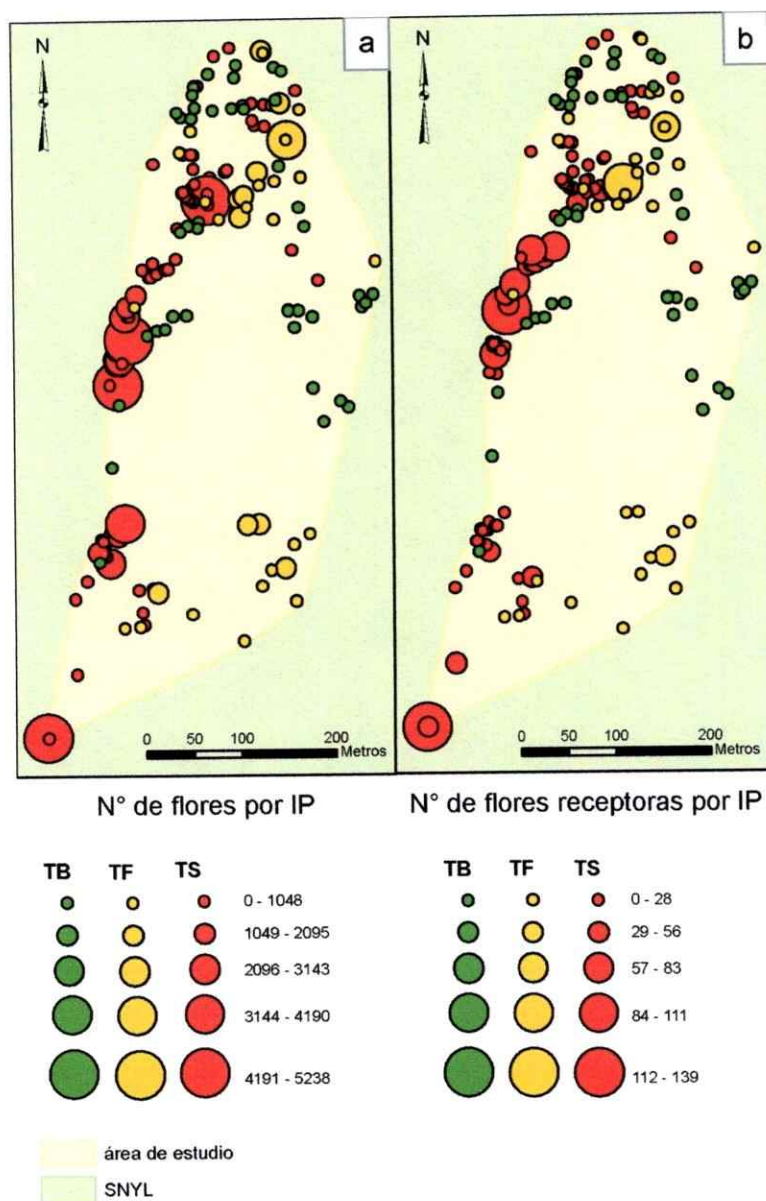


Figura 13. Imagen comparativa que muestra la oferta de flores de *T. verticillatus* previo a la realización del experimento con polvos fluorescentes (a) y el número de flores receptoras de los polvos (b).

Este patrón cualitativo se exploró cuantitativamente mediante un análisis de correlación entre oferta floral de cada infrapoblación y el número de flores en esa

infrapoblación que recibieron el polvo fluorescente. La correlación de Spearman ($r_s = 0,548$; $p < 0,001$) demostró que la recepción de polvo fluorescente es efectivamente proporcional a la oferta floral de cada infrapoblación (Fig. 14).

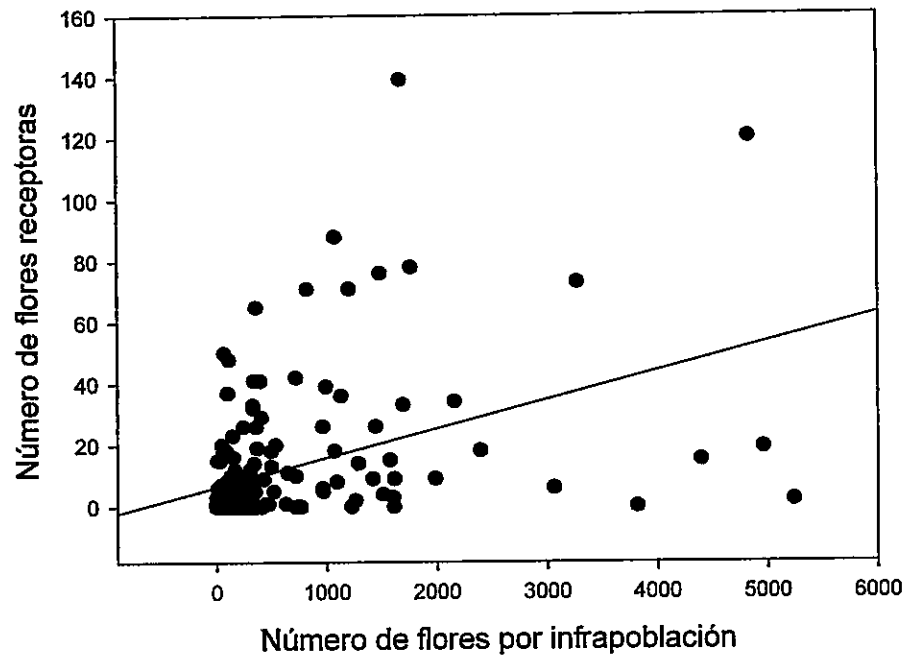


Figura 14. Correlación entre oferta floral de cada infrapoblación receptora y número de flores receptoras de polvos fluorescentes en ella.

3.2.2.3 Número de infrapoblaciones por SHH presentes en el área de estudio.

La probabilidad de recibir polvos fluorescentes también depende del número de infrapoblaciones por SHH que se encuentren en el área de estudio. Al analizar la recepción de polvos, sobre la base del número de infrapoblaciones receptoras, en

función de la abundancia de infrapoblaciones por SHH encontramos que el SHH TS, además de ser el más abundante, es el SHH que presenta mayor número de infrapoblaciones receptoras de polvos (Fig. 15).

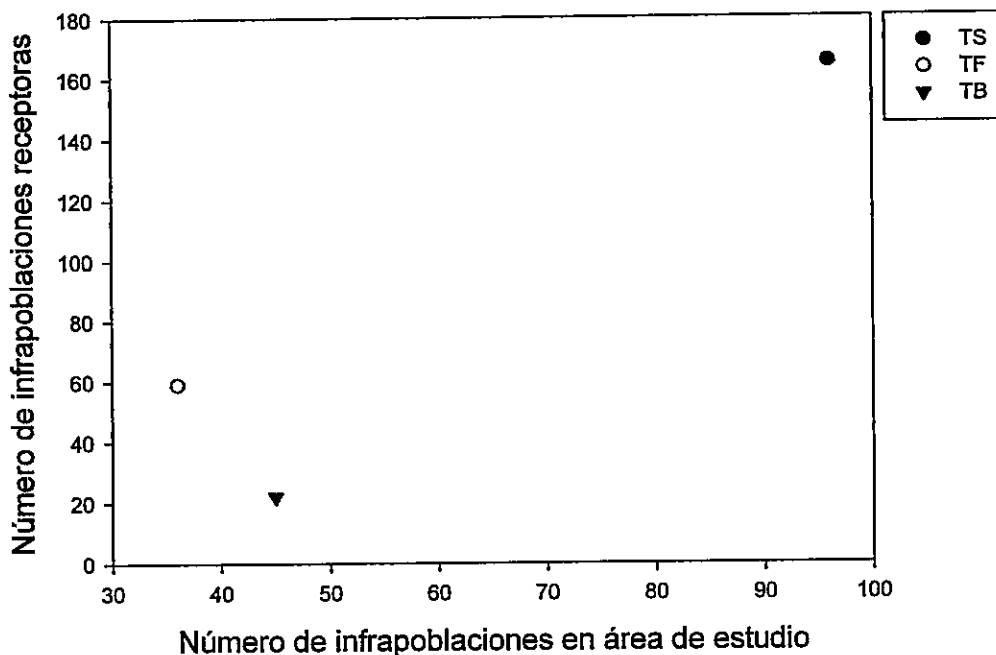


Figura 15. Número de infrapoblaciones de *T. verticillatus* presentes en el área de estudio e infrapoblaciones receptoras de polvos fluorescentes por SHH.

3.2.3 Factores de corrección de los datos

Como vimos anteriormente la recepción de polvos fluorescentes está relacionada con la distancia entre la infrapoblación focal y la receptora, con la oferta floral de la infrapoblación receptora y también con la oferta de los distintos tipos de

infrapoblaciones presentes en el área de estudio. De esta forma, los análisis con los datos crudos ocultan la dependencia del movimiento de polvos de estos factores. Por esta razón se elaboraron tres factores de corrección que permitieran incorporar los elementos que condicionan la recepción de polvos a los datos crudos (Tabla 4).

Tabla 4. Factores utilizados para corregir los datos crudos resultantes del experimento con polvos fluorescentes.

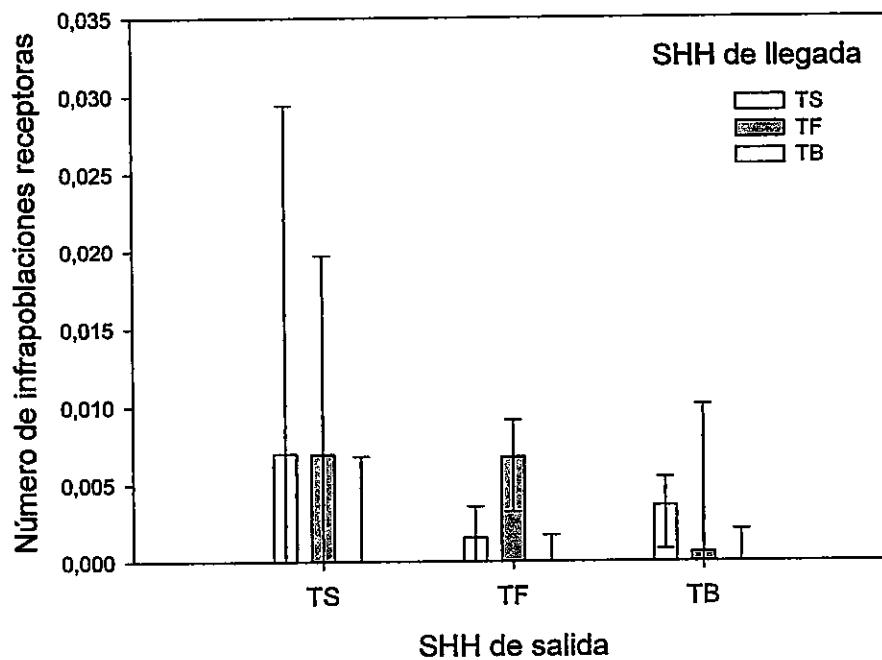
Factor de corrección	Fórmula
Oferta floral por IP (Of)	$\frac{\text{N}^\circ \text{ de flores por IP}}{\text{N}^\circ \text{ de flores totales en el área de estudio}}$
Abundancia de SHH (A)	$\frac{\text{N}^\circ \text{ de IP por SHH}}{\text{N}^\circ \text{ total de IP en el área de estudio}}$
Distancia a focales (D)	$\frac{\text{Distancia (focal - IP)}}{\sum \text{Distancia (focal - IP)}_{(1-177)}}$

3.2.4 Resultados utilizando factores de corrección

Cuando el movimiento de polvos fluorescentes se analizó tomando en cuenta tanto el SHH de salida como el de llegada y utilizando los datos multiplicados por el factor de corrección $FC_{IP} = D/A$ para la variable número de infrapoblaciones receptoras, y por el factor $FC_F = Of/A$ para la variable número de flores receptoras, los análisis de varianza de dos vías demostraron que no había preferencia en la llegada de polvos

fluorescentes a los distintos SHH ($F = 2,96603$, $p = 0,056$; $F = 1,879$, $p = 0,158$) (Fig. 16).

a



b

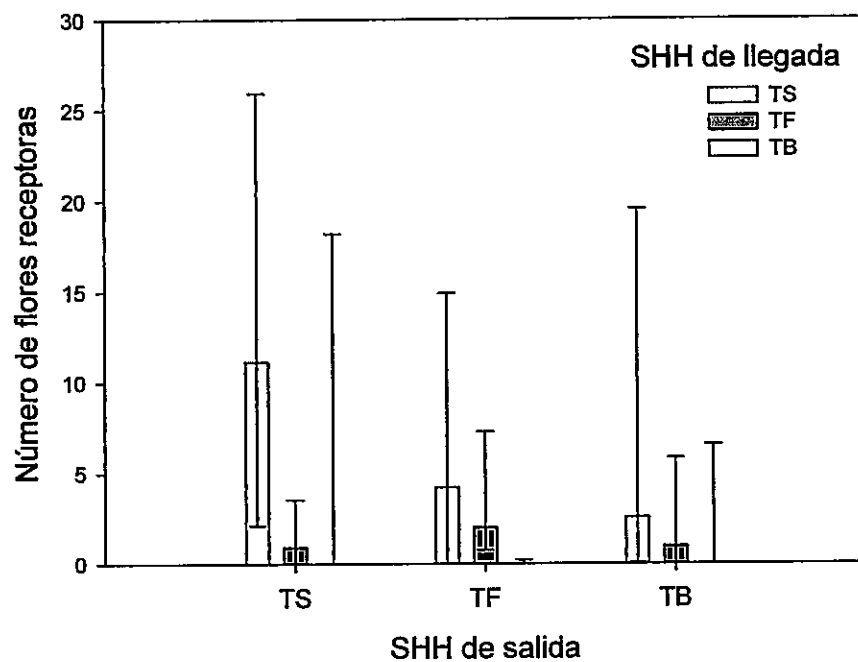


Figura 16. Número de infrapoblaciones (a) y número de flores (b) receptoras de polvos fluorescentes por SHH de llegada de los polvos, utilizando datos corregidos.

Por otra parte, se determinó la distancia máxima que los polvos fluorescentes se movieron desde cada punto focal y sus respectivas áreas de dispersión. Para estas variables los análisis estadísticos no arrojaron diferencias significativas ($H = 1,053$, $p = 0,591$; $H = 0,739$, $p = 0,691$; respectivamente), es decir, los polvos fluorescentes que migraron desde cada uno de los tres SHH focales abarcaron distancias máximas y áreas de dispersión similares (Fig. 17). De esta forma se demuestra también que la separación entre puntos focales que fueron pintados con polvos del mismo color – 500 m – es suficiente para evitar que se confunda la proveniencia de los polvos en las flores receptoras.

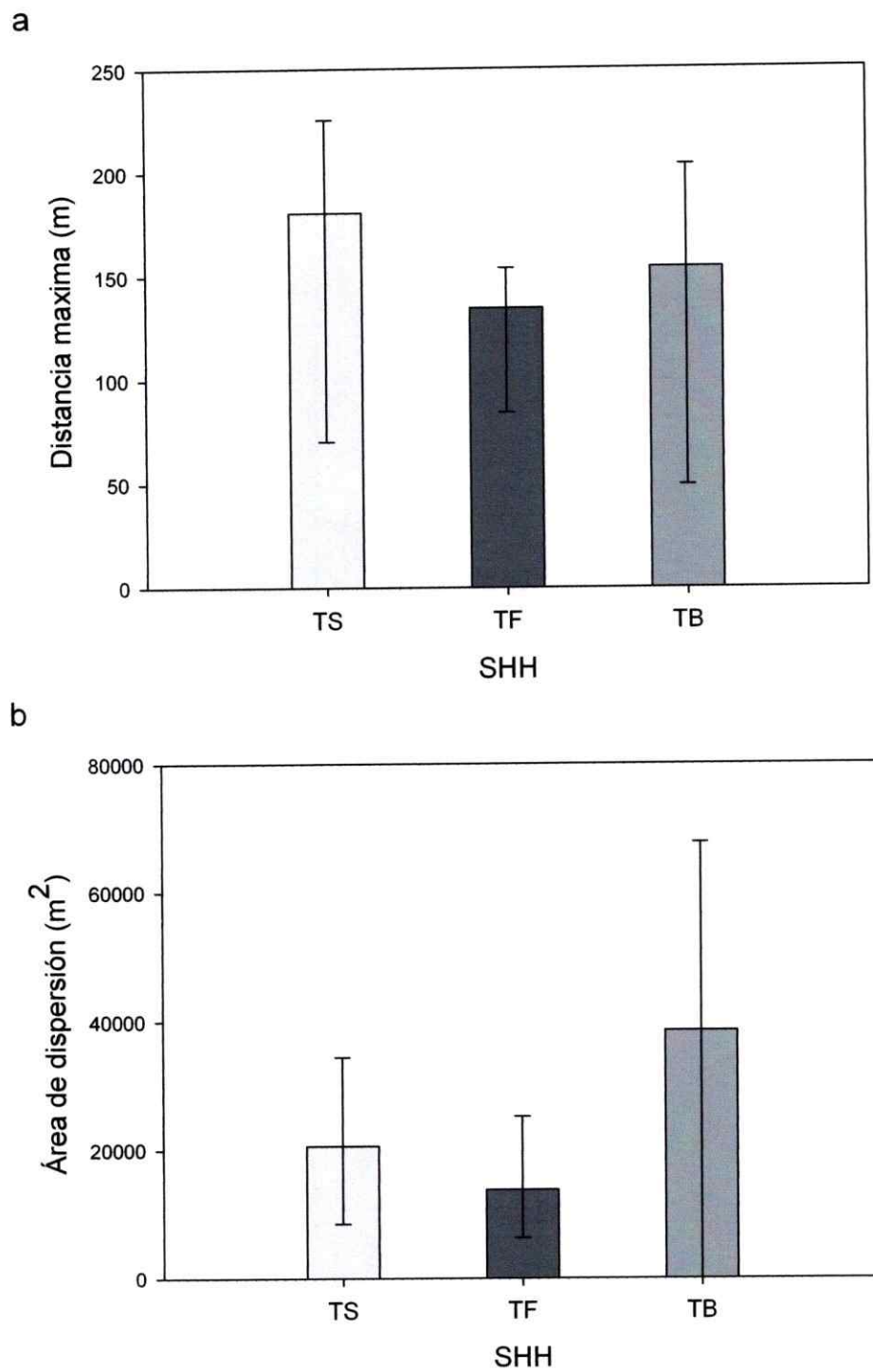


Figura 17. Distancia máxima de movimiento (a) y área de dispersión (b) de los polvos fluorescentes alcanzados por cada uno de los SHH focales durante el experimento.

3 Discusión

Diversos estudios han concluido que algunas características de *T. verticillatus*, tales como la composición de metabolitos secundarios y de compuestos volátiles emitidos, la intensidad de la herbivoría, la tasa de visitas por insectos a las flores y la incidencia e intensidad de infección dependen de la especie hospedera y también que el sistema *T. verticillatus* sobre *S. montanus* sería el SHH más exitoso, a juzgar por el hecho que *T. verticillatus* es más abundante sobre la especie hospedera menos abundante, *S. montanus* (Cabezas 2007, 2010; Troncoso y col. 2010; Lemaitre 2010) (Fig. 10). Estas conclusiones son congruentes con la idea de que las plantas parásitas logran discriminar sobre la oferta de hospederos disponibles y escoger al que favorezca su crecimiento, reproducción y adecuación biológica (Pennings & Callaway 2002; Press & Phoenix 2005). Parte de nuestros resultados apuntan en esta misma dirección ya que los parches florales de *T. verticillatus* son más grandes cuando el hemiparásito crece sobre *S. montanus* (Fig. 8, 10 y 13 a).

En una mirada general a los resultados obtenidos del experimento de movimiento potencial de polen entre las infrapoblaciones de *T. verticillatus* se puede observar que hubo cierta tendencia de los polvos fluorescentes a moverse hacia un sector particular del área de estudio y hacia un sistema predominantemente, TS (Figs. 13 y 14). Luego, el análisis estadístico sobre estos resultados arrojó diferencias significativas en la llegada de polvos fluorescentes a los SHH independiente del SHH de donde salen los polvos, donde TS y TF presentaron más flores cargadas con polvos que TB (Fig. 11 b) y el SHH TS presentó más infrapoblaciones receptoras que TF y este último más que TB (Fig. 11 a). Estos resultados siguen la misma tendencia

revelada en estudios anteriores donde se evaluó el número total de visitas de polinizadores a las flores de *T. verticillatus* por SHH y cuyos resultados muestran que el sistema TS es el más visitado, seguido de TF y por último TB (Cabezas 2007; Troncoso y col. 2010).

Sin embargo, si consideramos que la probabilidad de que un tipo de infrapoblación reciba polvos fluorescentes podría depender de la oferta floral de esa infrapoblación, de la abundancia de los tres tipos de infrapoblaciones presentes en el área de estudio y de la distancia al punto focal, el análisis debería tomar en cuenta estos factores. Al evaluar la oferta floral de cada infrapoblación – basado en el número de flores – y la abundancia de infrapoblaciones en el área de estudio nos encontramos con que las infrapoblaciones de TS y TF tienen una mayor oferta floral y que más del 50% de las infrapoblaciones de *T. verticillatus* pertenecen al SHH TS (Fig. 8, Tabla 1), lo que refleja una gran diferencia en la representatividad floral de cada SHH en el área de estudio. Por otro lado, el análisis de distribución espacial de las infrapoblaciones arrojó que los tres SHH se encuentran agrupados en el área de estudio, siendo las infrapoblaciones de TS las que presentan una menor distancia de separación entre ellas (Tabla 2, Fig. 9).

Por esta razón, se evaluaron cuantitativa y cualitativamente las relaciones entre la recepción de polvos y los tres factores antes mencionados que podrían determinar las diferencias encontradas en los análisis de varianza de dos vías (Fig. 11); se encontró que los tres factores – distancia, oferta floral y abundancia de infrapoblaciones – afectan la recepción de polvos fluorescentes (Figs. 12 a 15). Estos

resultados no sólo apoyan la idea de considerar estos tres factores en el análisis estadístico sino que también reflejan la gran complejidad del sistema estudiado.

Estos tres factores se convirtieron en tres factores de corrección (Tabla 4) para aplicar posteriormente a los datos crudos. Los nuevos análisis de varianza de dos vías con los datos corregidos por los factores correspondientes, muestran que las diferencias en la llegada de polvos a los SHH desaparecen, lo que sugiere que el movimiento de los polvos fluorescentes preferentemente hacia un sistema efectivamente se debería tanto a una respuesta a la oferta diferencial del tipo y del tamaño de los parches florales de las infrapoblaciones presentes en el área de estudio como a las relaciones de distancia y agrupamiento de los tres SHH. Así, el SHH TS no sólo presenta más infrapoblaciones y flores receptoras debido a la mayor oferta de infrapoblaciones y flores en el área de estudio, sino que también a que las infrapoblaciones de TS tienden a estar rodeadas y muy cercanas a infrapoblaciones de su mismo sistema, por lo que los polvos posiblemente permanezcan en TS más que en los otros dos SHH.

Lo interesante de estos hallazgos es que se podría pensar que el flujo de genes de la población de *T. verticillatus* en el área de estudio estaría direccionado hacia uno de los tres SHH, TS, sistema que según estudios realizados anteriormente presenta mayor probabilidad de polinización, menor herbivoría (Cabezas 2007; Troncoso y col. 2009) y mayor intensidad de infección (Lemaitre 2010) en comparación con los otros dos SHH. En consecuencia, los hemiparásitos pertenecientes al sistema TS no sólo presentan características que aumentan su sobrevivencia sino que también la

permanencia en el tiempo de estas características sería favorecida por un flujo génico preferencial.

Otro resultado llamativo es que los tres SHH presentan distancias máximas y áreas de dispersión de los polvos fluorescentes similares (Fig. 14). Este hecho sugiere que los tres SHH tienen un ensamble de polinizadores con capacidades de dispersión similares, aunque estudios realizados anteriormente revelan que la composición de estos ensambles es diferente para cada SHH (Troncoso y col. 2010).

Finalmente, el uso de un sistema de información geográfica en el presente estudio permitió evidenciar la complejidad del sistema y comprender que en algunas ocasiones la comprensión de un fenómeno estudiado no sólo depende de un análisis numérico y/o estadístico sino también de la integración de los elementos que constituyen su contexto espacial. Si bien el ejercicio de considerar el contexto espacial en la visualización de un fenómeno algunas veces dificulta la consecución de un respaldo estadístico de peso, permite acercarse mejor a la realidad que originalmente observamos.

4 Conclusiones

En un sector del Santuario de la Naturaleza Yerba Loca se observó un mayor movimiento de polvos fluorescentes - lo que podría traducirse en un mayor movimiento potencial de polen - dentro y hacia el SHH TS. Este movimiento preferencial se debería a una mayor oferta floral de SHH en el área de estudio, no sólo en cuanto a la cantidad de infrapoblaciones presentes sino también en relación al tamaño de sus parches florales y a su grado de agrupamiento, en comparación con los otros dos sistemas. Este flujo génico direccionado hacia uno de los tres SHH favorecería en el largo plazo la permanencia en el tiempo de los genes de este SHH y podría conducir a la diferenciación genética de una población dentro de un área pequeña.

6 Referencias

Adler, L.S. 2000. Alkaloid uptake increases fitness in a hemiparasitic plant via reduced herbivory and increased pollination. *The American Naturalist* 156: 92-99.

Adler, L.S., Karban, R. & Strauss, S.Y. 2001. Direct and indirect effects of alkaloids on plant fitness via herbivory and pollination. *Ecology* 82: 2032-2044.

Adler, L.S. 2002. Host effects on herbivory and pollination in a hemiparasitic plant. *Ecology* 83: 2700-2710.

Adler, L.S. 2003. Host species affects herbivory, pollination and reproduction in experiments with parasitic *Castilleja*. *Ecology* 84: 2083-2091.

Arroyo, M.T.K. & USLAR, P. 1993. Breeding systems in a temperate mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society* 111: 83-102.

Arroyo, M.T.K., Marticorena, C., Matthei, O., Muñoz, M. & Pliscoff, P. 2002. Analysis of the contribution and efficiency of the Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, 33°S in protecting the regional vascular plant flora (Metropolitan and Fifth regions of Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 767-792.

- Cabezas, N. 2007. Efecto del hospedero sobre la composición de metabolitos secundarios de la planta hemiparásita *Tristerix verticillatus* (Loranthaceae) y sobre sus interacciones con insectos. Tesis de doctorado, Universidad de Chile.
- Cabezas, N., Urzúa, A. & Niemeyer, H. 2009. Translocation of isoquinoline alkaloids to the hemiparasite, *Tristerix verticillatus* from its host, *Berberis montana*. *Biochemical Systematics and Ecology* 35: 225-227.
- Campbell, D.R. & Waser, N.M. 1989. Variation in pollen flow within and among populations of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 43:1444-1455.
- Clark, P.J. & Evans, F.C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445-453.
- Comisión Nacional del Medio Ambiente. 2004. Estrategia para la Conservación de la Biodiversidad en la Región Metropolitana de Santiago.
- Dicke, M., Agrawal, A.A. & Bruin, J. 2003. Plants talk, but are they deaf?. *Trends in Plant Science* 8: 403-405.
- ESRI. 1992. ArcView GIS versión 3.2. Redlands, California.
- Hoffmann, A. 1998. Flora silvestre de Chile: Zona Central. Fundación Claudio Gay (4ª Edición) Santiago Chile 254 págs.

Huyse, T., Poulin, R. & Théron, A. 2005. Speciation in parasites: a population genetics approach. *Trends in Parasitology* 21: 469-475.

Iriondo, J.M., Torres, E. & Escudero, A. 2008. Métodos para analizar variables continuas y categóricas: Correlogramas y estadísticos "join count". En Maestre, F.T., Escudero, A. & Bonet, A. (eds.), *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: Métodos y aplicación*. Págs. 183-213. Dykinson S.L., Madrid, España.

Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.

Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1993. *Techniques for pollination biologists*. Colorado: University Press of Colorado. 583 págs.

Kuijt, J. 1969. *The biology of parasitic plants*. University of California Press, Berkeley.

Kuijt, J. 1988. Revision of *Tristerix* (Loranthaceae). *The Systematic Botany Monographs*. 19:60.

Mathiasen, R.L., Nickrent, D.L., Shaw, D.C. & Watson, D.M. 2008. Mistletoes: Pathology, systematics, ecology and management. *Plant Disease* 92: 988-1006.

Nickrent D.L. 2008. Parasitic Plants. *McGraw-Hill Yearbook of Science & Technology*. Págs. 251– 253.

Norton, D.A. & Carpenter, M.A. 1998. Mistletoes as parasites: host specificity and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 101-105.

Olano, J.M. & Luzuriaga, A.L. 2008. Métodos para incorporar la estructura espacial en el análisis de datos multivariantes. En Maestre, F.T., Escudero, A. & Bonet, A. (eds.), *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: Métodos y aplicación*. Págs. 303-344. Dykinson S.L., Madrid, España.

Pate, J.S. 2001. Haustoria in action: case studies of nitrogen acquisition by woody xylem-tapping hemiparasites from their hosts. *Protoplasma* 215: 204-217.

Pennings, S.C. & Callaway, R.M. 2002. Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia* 131: 479-489.

Press, M.C. & Phoenix, G.K. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* 166:737-751.

Quested, H.M. 2008. Parasitic plants – Impacts on nutrient cycling. *Plant Soil* 311: 269-272.

Runyon, J.B., Mescher, M.C. & De Moraes, C.M. 2006. Volatile chemicals cues host location and host selection by parasitic plants. *Science* 313: 1964-1967.

- Schabenberger, O. & Gotway, C.A. 2005. Autocorrelation—Concept and elementary measures. En *Statistical methods for spatial data analysis*. Chapman & Hall/CRC, New York, Estados Unidos. Págs. 14-25.
- Siegel, S. & Castellan Jr, N.J. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Segunda edición. New York: McGraw-Hill International Editions. 399 págs.
- Sokal, R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*, Tercera Edición. New York: W.H. Freeman and Company. 887 págs.
- Silverman, B.W. 1986. *Density estimation for statistics and data analysis*. Monographs on Statistics and Applied Probability, London: Chapman and Hall.
- Systat Software. 2008. *SigmaPlot versión 11*. San Jose, California.
- The R Foundation for Statistical Computing. 2009. *R versión 2.9.0*. Vienna, Austria.
- Troncoso, A.J., Cabezas, N.J., Faúndez, E., Urzúa, A. & Niemeyer, H.M. 2010. Host-mediated volatile polymorphism in a parasitic plant influences its attractiveness to pollinators. *Oecologia* 162: 413-425.
- Watson, D.M. 2001. Mistletoe – A keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 219-249.

Young, H. 2002. Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae).
American Journal of Botany 89: 433-440.