

UCH-FC
B. Ambiental
C217
C.1



FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE PREGRADO

EVALUACIÓN DE EFECTOS INDIRECTOS DEL PARASITISMO POR
***Tristerix corymbosus* (LORANTHACEAE) SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO**
DE *Rhaphithamnus spinosus* (VERBENACEAE)

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

Alina Beatriz Candia Orellana

Director del Seminario de Título:

Rodrigo Medel

Co-Director del Seminario de Título:

Francisco Fontúrbel

Julio-2013
Santiago-Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la Srta, Alina Beatriz Candia Orellana

“EVALUACIÓN DE EFECTOS INDIRECTOS DEL PARASITISMO POR *Tristerix corymbosus* (LORANTHACEAE) SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE *Rhaphithamnus spinosus* (VERBENACEAE)”

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención Medio Ambiente

Dr. Rodrigo Medel
Director Seminario de Título

Firma manuscrita de Rodrigo Medel sobre una línea horizontal.

Dr. Francisco Fontúrbel
Co-Director Seminario de Título

Firma manuscrita de Francisco Fontúrbel sobre una línea horizontal.

Comisión de Evaluación

Dra. Alejandra González
Presidente Comisión

Firma manuscrita de Alejandra González sobre una línea horizontal.

Dr. Claudio Veloso
Evaluador

Santiago, 24 de julio 2013

Biografía

Alina Beatriz llega a este mundo la tarde del 6 de julio de 1989. Muy tempranamente manifiesta su interés por la naturaleza y una enorme curiosidad científica al jugar en el jardín de la casa con hormigas a las cuales ensañaba a nadar y también experimentaba congelándolas en el freezer para después revivirlas sobre una hoja al sol. Estas acciones eran de horas y mañanas completas.



La llegada de su hermano le trae un cómplice en sus infantiles quehaceres científicos, en donde los experimentos se hicieron más complejos y la complicidad con su hermano, más profunda. Hasta hoy su hermano es su más cercano discípulo y compañero.

Su entrada al colegio le trajo obligaciones y amistades, las cuales aun conserva. Junto con dedicarse a estudiar comenzó a criar a sus mejores amigas, sus tres queridas perritas, las que aun la acompañan y de las cuales, desde niña se hizo responsable.

Su adolescencia comenzó perfilándose ya como una estudiante destacada, muy distinta de su grupo curso; con interés en el área científica y desde siempre proyectándose a la universidad. Su carrera fue buscada con ahínco, hasta encontrarla. En segundo medio visitó la universidad y se aseguró que era la carrera que tenía los ramos que anhelaba conocer y que su fin sería estudiar la naturaleza en pos de su conservación y cuidado. Finalizado su cuarto medio, fue la más exitosa de su grupo curso y la única en ingresar a la Universidad de Chile.

En marzo del 2008 ingresa a la Facultad de Ciencia encontrando allí, por fin, jóvenes con su mismo perfil e intereses. Conoce a quienes se convirtieron en sus amigos verdaderos y con ellos ha compartido estos bellos años en la Facultad, atesorando una amistad que será, estoy segura, perdurable en el tiempo. Estos años cursados en la carrera le han permitido adentrarse en el saber que le es pertinente y ha gozado y se ha maravillado del mundo que sus maestros, tan admirados, le han regalado.

Hoy Alina se ha convertido en una bella joven que posee una riqueza espiritual gigantesca y que es capaz de planificar su futuro en forma inteligente y asombrosa. La biología y la naturaleza se han convertido en todo su mundo y lo proyecta como la forma de vida que ha elegido.

Alina, si algo he temido han sido tus tantos viajes; al norte, al sur, al Desierto Florido, a Tierra del Fuego, a Chiloé. Cuan difícil me era despedirte y esperar tu regreso. Luego llegabas tan feliz, tan llena de experiencias y fotografías maravillosas, que solo nos quedaba como familia apoyarte en tu que hacer. Pero, ¡que más vendrá! Creo que jamás te quedarás quieta y el mundo te tendrá como una estudiosa y defensora de la naturaleza.

Recibe mi más profunda admiración como mujer, mis más sinceras felicitaciones como profesional y mi más grande amor como madre.

Agradecimientos



Agradezco al profesor Rodrigo Medel, por darme la oportunidad de indagar en varias áreas del laboratorio a lo largo de estos años, guiarme en el camino de la ciencia, y darme a entender la importancia de las interacciones en la Ecología, marcando mi camino y mi formación. Le agradezco la oportunidad de ser su alumna tesista. Agradezco especialmente Francisco Fontúrbel por todo el apoyo brindado a lo largo de esta investigación, por guiarme a lo largo del camino de la tesis, darme de su tiempo y por su compromiso con una alumna que se iniciaba en un proyecto tan importante en lo académico, y por acompañarme y guiarme en este proyecto desde el inicio hasta el final. Agradezco a Carezza Botto por su disposición ayudarme en varios aspectos de mi tesis. A Daniela Salazar y Javiera Malebran, agradezco por todo el apoyo en terreno y la buena convivencia compartida. Agradezco al Laboratorio de Ecología Evolutiva, a toda la familia que lo integra, por ser tan geniales personas, los mutualismos que se dan en el laboratorio son hermosos, ser partícipe de este laboratorio ha sido de las experiencias más satisfactorias que he tenido en la vida, me hace feliz ser parte de ello. Gracias a los revisores Alejandra González y Claudio Veloso por sus valiosos comentarios y consejos. Agradezco a Carolina Jiménez por ayudarme en las arduas tareas de montar y desmontar el experimento para no terminar a la media noche, y cubrirme cuando no podía ir a la Universidad, y también por estar presente en mis andanzas de la tesis. Agradezco a mi familia por apoyarme siempre en todos mis proyectos, y estar presentes a lo largo de estos. A mis amigos por estar siempre apoyándome en lo que hago y acompañarme a lo largo del camino.

Agradezco el financiamiento del Proyecto Fondecyt 1120155, de Rodrigo Medel. También agradezco el financiamiento de Cleverland Metroparks, The Ruffor Small Grant Foundation, Cleverland Zoological Society, People's trust for endangered species, Idea Wild, American Society of Mamalogist, Reserva Costera Valdiviana, de Francisco Fontúrbel.



Índice de Contenido

1. Introducción.....	1
1.1.1. Objetivos.....	5
2. Materiales y métodos.....	6
2.1.1. Sitio de estudio.....	6
2.1.2. Las especies de estudio.....	7
2.1.3. Polinización.....	8
2.1.4. Lluvia de semillas de <i>Rhaphithamnus spinosus</i>	8
2.1.5. Identificación de aves frugívoras.....	10
2.1.6. Evaluación de reclutamiento.....	10
2.1.7. Análisis estadísticos.....	10
1. Polinización.....	10
2. Lluvia de semilla.....	11
3. Reclutamiento.....	11
4. Análisis espacial.....	12
3. Resultados.....	14
3.1.1. Polinización.....	14
3.1.2. Lluvia de semilla.....	16
3.1.3. Identificación de aves frugívors.....	19
3.1.4. Reclutamiento.....	20
3.1.5. Autocorrelación y asociación espacial.....	22
4. Discusión.....	23
4.1.1. Polinización.....	23
4.1.2. Lluvia de semillas.....	23
4.1.3. Reclutamiento.....	26
4.1.4. Autocorrelación y Asociación espacial.....	27
5. Conclusiones.....	29
6. Bibliografía.....	31
7. Anexo I.....	37



RESUMEN

Por definición las plantas parásitas ocasionan efectos negativos en sus hospederos, como lo son la pérdida de nutrientes, menor reproducción, o reducción en sobrevivencia. Dentro de este grupo se encuentra el muérdago hemiparásito *Tristerix corymbosus* (Loranthaceae), que infecta una variedad de hospederos entre los que se encuentra *Rhaphithamnus spinosus* (Verbenaceae), cuyos patrones fenológicos de floración y fructificación están sincronizados parcialmente con los del parásito. En este trabajo se examinó si esta sincronía supondría un beneficio indirecto al hospedero en términos de polinización, dispersión de semillas y reclutamiento, debido a una atracción de mutualistas. Se compararon plantas de *R. spinosus* parasitadas y no parasitadas con *T. corymbosus* para examinar los potenciales efectos del parasitismo sobre las tasas de polinización y dispersión de semillas. Los resultados indican que la tasa de polinización (número y tiempo de visitas por *Sephanoides sephaniodes*) sobre *R. spinosus* no difirió entre plantas parasitadas y no parasitadas. La lluvia de semillas, fue significativamente mayor en las plantas parasitadas. Además, en plantas no parasitadas, el número de frutos colectados en las trampas de semillas estuvo espacialmente asociado con el número de frutos presentes en la planta, mientras que en las plantas parasitadas no se observó tal asociación. Por último, se contabilizaron las plántulas cercanas de *R. spinosus*, encontrándose que bajo las plantas parasitadas hay un mayor reclutamiento, en cantidad y densidad. En este caso particular de parasitismo planta-planta los frutos carnosos del parásito serían responsables de la atracción de un mayor número de dispersores, lo que conllevaría a mayores tasas de remoción de frutos, ocasionando un mayor reclutamiento

bajo el dosel, que beneficiaría indirectamente al hospedero en términos de éxito reproductivo.

Palabras clave: Beneficio indirecto, dispersión de semillas, frutos carnosos, mutualismo planta-animal, plantas parásitas, interacción planta-planta.

ABSTRACT

Parasitic plants cause negative effects on their hosts, such as nutrient loss, reduced reproduction, and reduced survivorship. *Tristerix corymbosus* (Loranthaceae) is a hemiparasitic mistletoe that infects a wide range of host species along its distribution range. Among those hosts *Rhaphithamnus spinosus* (Verbenaceae) is a tree whose flowering and fruiting season are partially synchronized with the mistletoe. We examined whether this temporal synchrony provides an indirect benefit to the host in terms of pollination, seed dispersal, and recruitment due to mutualistic attraction. We compared parasitized and non-parasitized plants of *R. spinosus*. Results indicate that pollination rate (number and duration of visits by the hummingbird *Sephanoides sephaniodes*) did not differ between parasitized and unparasitized plants. Regarding seed dispersal, the seed rain was greater in parasitized than unparasitized plants. Further, the number of fruits collected at unparasitized plants was spatially associated with crop size, while parasitized plants did not show such association. Finally, when we recorded the number and density of seedlings of *R. spinosus* close to parasitized and unparasitized plants our results indicate that recruitment was higher under parasitized plants. Our results suggest the presence of the mistletoe conveys a higher reproductive success to *R. spinosus* through an increased attraction of frugivores to the host plant and increased recruitment.

Key words: Fleshy fruits, indirect benefit, plant-animal mutualism, plant-plant interaction, seed dispersal.

Índice de Figuras

1. **Figura 1:** Tasas de visita globales de *Sephanoides sephaniodes* a plantas de *Rhaphithamnus spinosus* no parasitadas y parasitadas.....14
2. **Figura 2:** Tasas de visita por flor, de *Sephanoides sephaniodes* a plantas de *Rhaphithamnus spinosus* no parasitadas y parasitadas15
3. **Figura 3:** Tiempo de visita por visita y por flor, de *Sephanoides sephaniodes* a plantas de *Rhaphithamnus spinosus* con y sin infección de quintral.....15
4. **Figura 4:** Lluvia de semillas de *Rhaphithamnus spinosus* parasitados por quintral y sin parasitar17
5. **Figura 5:** Interacciones entre el tamaño de la cosecha y la cantidad de frutos colectados por árbol en plantas infectadas y no infectadas.....17
6. **Figura 6:** Serie mensual de lluvia de semillas de *Rhaphithamnus spinosus* no parasitados y parasitados19
7. **Figura 7:** Cantidad de plántulas de *Rhaphithamnus spinosus* por m² para plantas no infectadas e infectadas por quintral.....20
8. **Figura 8:** Agregación de plántulas de *Rhaphithamnus spinosus* respecto a la distancia a la planta focal de *Rhaphithamnus spinosus* no infectadas y infectadas por quintral.....21

INTRODUCCIÓN

Las plantas parásitas están repartidas en cinco familias: Loranthaceae, Misodendraceae, Opiliaceae, Santalaceae y Viscaceae (Bremer y col, 2009; Nickrent, 2002). Las especies pertenecientes a estas familias en general son hemiparásitas (Watson, 2001), lo que implica que viven adheridas a su hospedero del que extraen parte de los nutrientes y los que complementan con los producidos por ellas mismas mediante fotosíntesis. Para la dispersión de las semillas, algunas especies emplean la estrategia de dispersión por explosión hidrostática del fruto (Nickrent, 2011), lo que causa la salida de la semilla a los alrededores. Sin embargo, la mayoría de las plantas parásitas dependen de vectores bióticos para la dispersión (mayormente aves y mamíferos), lo que permite el movimiento de sus frutos a mayores distancias (Watson, 2001). En muchas especies la simple remoción del fruto no es suficiente para asegurar el éxito reproductivo, ya que las semillas deben llegar un sitio seguro, apto para su germinación. Por lo tanto, la eficiencia del dispersor (la cantidad de frutos que dispersa), y la eficacia del dispersor (la calidad del lugar donde dejará caer la semilla), son aspectos fundamentales para el éxito reproductivo de las plantas (Reid, 1989; Schupp y col, 2010).

En general se presupone que las plantas parásitas, también conocidas como muérdagos -o quintrales en Chile- tienen un efecto negativo sobre la planta hospedera, debido a factores como competencia por agua y nutrientes entre ambos interactuantes (Mathiasen y col, 2008; Medel y col, 2002). El mecanismo de infección consiste en que la planta parásita se adhiere al hospedero mediante una sustancia pegajosa llamada viscina, y luego penetra la corteza formando el haustorio, que es el órgano especializado

del parásito (Nickrent, 2002), con el cual puede anclarse y extraer los nutrientes del hospedero. Los hospederos parasitados suelen tener una fecundidad disminuida debido a una reducción en la producción de frutos, semillas por fruto, o semillas totales por individuo (Medel, 2000), además de deterioro de la estructura de la planta parasitada (Henríquez-Velásquez y col, 2012; Press & Phoenix, 2005). Otro aspecto de las plantas parásitas que se ha estudiado en los últimos años es su rol en los bosques como ingeniero ecosistémico, esto debido a que su presencia altera las condiciones del lugar donde se ubican, tales como la composición del bosque, en lo que refiere a cualidades del suelo, cambio de ensamble de especies vegetales (Decleer y col, 2013).

Los muérdagos desempeñan un importante rol alimenticio en algunos bosques de Estados Unidos, Australia, Nueva Zelandia (Nickrent, 2011; Press & Phoenix, 2005; Watson, 2001) y Sudamérica (Aizen, 2003). La causa de ello es que presentan flores y frutos en períodos invernales en que la mayoría de las plantas del lugar no los presentan, constituyendo un valioso recurso alimenticio para aves y mamíferos. Entre los animales que resultan beneficiados con el florecimiento de los quintrales están los picaflores, ya en los bosques templados de América del sur, las plantas en flor escasean en invierno, siendo los quintrales prácticamente el único recurso alimenticio disponible en épocas de escasez (Aizen, 2003). Además, los frutos de los quintrales poseen un gran contenido energético, llegando a más del 50% de carbohidratos (Watson, 2001).

Tristerix corymbosus (Loranthaceae) es una planta hemiparásita siempreverde, que habita zonas semiáridas Mediterráneas y bosques templados del cono sur de América. En los bosques templados de Sudamérica austral, esta especie florece entre finales del

otoño y fines de primavera (Aizen, 2005) y al estar en flor en invierno, período en que la mayoría de las plantas no están en flor (Smith-Ramírez, 1993), por lo cual sus flores se convierten en un valioso recurso alimenticio para animales nectarívoros. Este muérdago presenta un síndrome de polinización ornitofílico, particularmente adaptado para polinización por picaflores, ya que presenta una corola roja y aflautada (Fenster y col, 2004), y principalmente es polinizada por el picaflor chico, *Sephanoides sephanioides* (Smith-Ramírez, 1993). Los picaflores se alimentan de *T. corymbosus* en invierno, y dependen de esta planta como una de sus principales fuentes alimenticias en épocas de escasez. El fruto de *T. corymbosus* contiene solo una semilla y es consumido tanto por aves (principalmente *Mimus thenca*) en la parte norte de su rango de su distribución en Chile (30°-37°S de latitud), y únicamente por un mamífero, el monito del monte (*Dromiciops gliroides*) en la parte sur de su distribución (37°-40°S; Amico y col, 2009; 2011). *Tristerix corymbosus* parasita unas 30 especies de plantas pertenecientes a 21 familias (Lemaitre y col, 2012). Entre las especies de plantas parasitadas se encuentra *Rhaphithamnus spinosus* (Verbenaceae), conocido comúnmente como arrayán macho, el que genera drupas de color azul. La germinación de las semillas de *R. spinosus* requiere del paso por el tracto digestivo de los animales. En caso contrario, el tiempo de germinación es muy prolongado, llegando a más de un año (J. Figueroa, comunicación personal). Esto se puede deber al rol de la pulpa, que en algunos casos se ha visto que retarda la germinación, pero con una remoción parcial puede proteger a la semilla debido a la presencia de compuestos antibióticos (Fedriani y col, 2012).

La fenología de floración y fructificación del hospedero *R. spinosus* es sincrónica con la de *T. corymbosus* (Smith-Ramirez & Armesto, 1994). Por lo tanto, un individuo parasitado, en cierto período de la floración presentará dos tipos de flores, las propias y las de *T. corymbosus* que son más atractivas para los polinizadores, además de que podría presentar compuestos volátiles que resulten atractivos para los polinizadores, como ocurre con la especie *Tristerix verticillatus* (Troncoso y col, 2010). Esto podría traer como consecuencia que *R. spinosus* atraiga polinizadores que generalmente no se sienten atraídos por las inflorescencias propias o que la tasa de visita de sus polinizadores se vea aumentada debido a la mayor oferta y diversidad de flores. La misma situación ocurre en la época de producción de frutos, en la que ambas plantas presentan frutos carnosos de similares características simultáneamente (Smith-Ramirez & Armesto, 1994). En consecuencia, es posible que *T. corymbosus* tenga un efecto positivo indirecto sobre *R. spinosus* mediante la atracción de mutualistas, debido a la coincidencia temporal de los procesos de polinización y dispersión de semillas.

En base a lo anterior, se proponen las siguientes hipótesis: i) Las tasas de visita de polinizadores serán mayores en individuos parasitados de *R. spinosus* en comparación a individuos no parasitados. ii) La lluvia de semillas será mayor en individuos parasitados de *R. spinosus* en comparación a los no parasitados. iii) Las plantas parasitadas presentarán un mayor número de plantas reclutando en sus cercanías. En base a los antecedentes presentados esta tesis se pretende responder la siguiente pregunta: ¿Tiene *T. corymbosus* un efecto positivo indirecto en el éxito reproductivo de *R. spinosus*?

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar si la presencia de quintral en confiere una ventaja indirecta a *R. spinosus* en términos de éxito reproductivo.

Objetivos específicos

- Comparar las tasas de visita del polinizador *S. sephaniodes* entre plantas de *R. spinosus* parasitadas y no parasitadas.
- Cuantificar la lluvia de semillas bajo plantas parasitadas y no parasitadas de *R. spinosus*.
- Cuantificar el reclutamiento de *R. spinosus* en las cercanías de plantas parasitadas y no parasitadas.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva Costera Valdiviana (RCV; 39°57'S, 73°34'O, 50.530 ha), área protegida privada administrada por The Nature Conservancy, ubicada en la Región de Los Ríos, al sur de Chile. La Reserva presenta un clima templado-lluvioso, con una precipitación media anual de 2500 mm y una temperatura promedio de 12°C. La vegetación está compuesta por bosque nativo mayoritariamente, y una menor parte de plantaciones de *Eucaliptus globulus* (Farías & Tecklin, 2003). El bosque nativo que corresponde al bosque latifoliado valdiviano, se compone principalmente de tres tipos forestales, a) el Bosque de Alerce representado por *Fitzroya cupressoides* (alerce), b) el Bosque de Olivillo Costero, que presenta principalmente *Aextoxicon punctatum* (olivillo) y *Laureliopsis philipiana* (tepa), y c) el Bosque Siempreverde Costero, que contiene algunas especies latifoliadas entre las que se incluye *Nothofagus nitida* (coigüe de Chiloé) y otras especies como *Amomyrtus luma* (luma), *Drimys winteri* (canelo), *Chusquea quila* (quila) y *Rhaphithammus spinosus* (arrayán macho) (Delgado, 2010). Las plantaciones de eucalipto están hace aproximadamente 20 años en la reserva, y dado que nunca fueron cosechadas, hoy en día presentan un abundante sotobosque nativo que alberga diversas especies de animales, entre las cuales se encuentran cinco frugívoros (cuatro aves: *Mimus thenca*, *Elaenia albiceps*, *Turdus falcklandii* y *Columba araucana*, y un mamífero: *Dromiciops gliroides*), los que se conoce tienen un importante rol como dispersores de semillas (Amico y col, 2009; 2011). La RCV se vincula con 15 comunidades humanas, con cinco de las cuales tiene mayor contacto. Las comunidades

de Cadillal Bajo, Cadillal Alto y Huiro tienen ganado vacuno (Delgado, 2010). Algunas familias de la comunidad de Huiro liberan en la reserva el ganado vacuno para el forrajeo (observaciones personales).

Las especies de estudio

Tristerix corymbosus, es la especie que infecta distintas especies arbóreas y arbustivas del lugar de estudio. Esta planta es polinizada por picaflores *Sephanoides sephaniodes*. Esta planta es autocompatible, pero para completar su reproducción necesita la polinización realizada por animales para completar su reproducción (Aizen, 2003). En *T. corymbosus* se ha observado frugivoría por parte aves y mamíferos (Amico y col, 2011), tanto en el bosque esclerófilo mediterráneo de Chile central como en los bosques templados del sur de Chile. En este trabajo se reconoce como frugívoros del quintral a otras aves, entre las que se encuentra la tenca (*Mimus thenca*), la diuca (*Diuca diuca*), el zorzal (*Turdus falcklandii*), el fio-fío (*Elaenia albiceps*), y el cometocino patagónico (*Phrygilus patagonicus*). El único mamífero consumidor de los frutos del quintral es el monito del monte (*Dromiciops gliroides*). En la reserva también se encuentran vacas pertenecientes a comunidades aledañas, las que podrían ser un dispersor potencial de las semillas de *R. spinosus*.

Rhaphithamnus spinosus (Verbenaceae) es un arbusto nativo de Chile, que presenta flores hermafroditas, con corola campanulada de color morado. Los frutos son drupas que contienen una 2 testas leñosas con 2 semillas, 1 por cada testa. La floración ocurre entre los meses de octubre y enero. La fructificación ocurre ente noviembre a agosto. Los frutos son consumidos tanto por aves como por mamíferos (Armesto y col, 2011).

En otra especie que pertenece al género de *Rhaphithamnus* se ha reportado que es parcialmente compatible o no compatible en su polinización (Anderson y col, 2001; Sun y col, 1996). A nivel de la familia Verbenaceae se ha encontrado que estas plantas son autoincompatibles (Bolstad & Bawa, 1981; Watts y col, 2011).

Polinización

Se realizaron observaciones focales durante octubre de 2012, sobre 15 plantas parasitadas y 15 plantas no parasitadas. Se registraron los eventos de polinización en cada individuo durante intervalos de 30 minutos. Para cada planta focal, se registró el número de visitas, el tiempo de visita, y el número de flores de la planta. Posteriormente, las tasas de visita fueron estandarizadas por número de flores, y el tiempo de visita por el número de visitas y el número de flores, a fin de hacerlas comparables.

Lluvia de semillas de Rhaphithamnus spinosus

Durante el primer año muestreo se cuantificó la lluvia de semillas por un mes, desde el 10 marzo hasta el 15 de abril del 2012. Para ello se colocaron trampas de semillas bajo el dosel de 20 árboles parasitados con *T. corymbosus* y 20 no parasitados en su cercanía. Las trampas de semillas eran de boca circular con un diámetro de 48 cm (0,19 m² de superficie). Adicionalmente se contaron los frutos de los árboles muestreados de *R. spinosus*. Cuando la planta presentaba ≤ 20 frutos se contaron todos individualmente, y cuando presentaba más de 20 frutos se escogieron entre 3-5 ramas al azar y se estimó el número total de frutos en la planta. Todas las plantas monitoreadas fueron georeferenciadas usando un GPS Garmin Vista Cx. La distancia entre la planta control y

estimada a partir de las coordenadas UTM de los puntos de monitoreo. En el muestreo se realizó una colecta seriada entre noviembre de 2012 y el período no muestreado el primer año), con recuentos mensuales de la para los períodos noviembre-diciembre (2012) diciembre (2012)-enero rero (2013), febrero-marzo (2013), en donde se colocaron 38 trampas ajo plantas de *R. spinosus* parasitadas y 19 bajo plantas no parasitadas ar de trampas de semillas usadas el año anterior debido a vandalismo). a período de muestreo se retiraron las muestras del interior de cada as, para su posterior análisis. Una vez en el laboratorio, se separó el os y semillas. Posteriormente, se reconocieron y contaron los frutos y *rymbosus* y *R. spinosus*. Adicionalmente, se clasificaron los tipos de abilizaron de igual forma que con los frutos de *T. corymbosus* y *R. tidad de frutos por trampa fue aproximado contando la cantidad de is la la cantidad de testas leñosas de *R. spinosus*. Adicionalmente se s desecados con la parte carnosa y sin ella, para obtener el peso de las *R. spinosus*, para así poder estimar la cantidad de frutos en caso de le testa en las trampas. En el caso del muestreo seriado, el número de os se estandarizó en función del tamaño de la cosecha (i.e., el número planta), expresándose el resultado en número de frutos colectados por esentes en la planta (redondeando al entero superior más próximo).*

Identificación de aves frugívoras

Para evaluar la riqueza de aves frugívoras presentes en el área de estudio se realizaron observaciones directas de 10 minutos en un radio estándar de 40 m (Jiménez, 2000), en cinco sectores de la Reserva y se registró la presencia de las especies vistas o escuchadas. Se efectuaron 8 censos entre diciembre de 2011 y febrero de 2012. Para el reconocimiento de aves se utilizó la guía de aves de Jaramillo (2003).

Evaluación de reclutamiento

Se midió el reclutamiento mediante el conteo de plántulas usando cuadrantes de 1m² los que se dispusieron aleatoriamente en un radio ≤ 5 m alrededor de cada individuo focal de *R. spinosus*, utilizando 4 cuadrantes por planta. Esto se realizó con 20 plantas parasitadas y 20 no parasitadas, que corresponden a las mismas plantas en las que se monitoreó lluvia de semillas y polinización. Adicionalmente se midió la distancia lineal desde el centro de cada cuadrante a la focal de *R. spinosus*.

Análisis estadísticos

Polinización.- Para comparar la tasa de visitas global se empleó un GLM con distribución binomial negativa (con link = log), usando el número total de visitas como variable dependiente y como factor la presencia o ausencia de quintral (plantas infectadas ó no infectadas). Para el caso de las tasas de visita estandarizadas por número de flores y el tiempo de visita estandarizado por visita y número de flores, se emplearon GLMs convencionales.

Lluvia de semillas.- Dado que los datos de conteos de frutos son discretos y presentan una distribución de frecuencias leptokúrtica y sesgada hacia valores bajos, se realizaron pruebas de bondad de ajuste (basadas en pruebas de chi cuadrado), para comprobar si los datos se ajustaban a una distribución de Poisson o a una binomial negativa, que son las distribuciones más frecuentes en este tipo de datos (Rawsthorne y col, 2009). Posteriormente se ajustó un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial negativa (link = log) para la cantidad de frutos de *R. spinosus* colectados en las trampas de semillas como variable dependiente, el tratamiento (presencia o ausencia de quintral) como variable independiente, y el número de frutos (tamaño de cosecha) de *R. spinosus* en cada planta como covariable. Los análisis fueron realizados en R 2.15 (R Development Core Team, 2012).

Para la serie temporal registrada durante el segundo año de muestreo, se realizaron GLMs con distribución binomial negativa para cada período, y para el conjunto se realizó un análisis de medidas repetidas con suma de cuadrados de tipo III para compensar el desbalance de datos producido por el robo de algunos colectores de semillas en algunos meses (Logan, 2010).

Reclutamiento.- Con la finalidad de comparar el reclutamiento bajo cada planta focal, se sumó el número de plantas de cada cuadrante, obteniéndose una cifra global de plántulas por cada 4m^2 en las cercanías de cada individuo de *R. spinosus* muestreado. Las diferencias entre plantas no parasitadas y parasitadas se examinó mediante un GLM con distribución binomial negativa (link = log), incorporándose el tamaño de cosecha del

verano pasado (dado que las plántulas contabilizadas tenían aproximadamente un año) como covariable en el modelo.

Con la finalidad de relacionar la distancia de las plántulas a la planta focal con el número de plantas cuantificadas, se emplearon dos aproximaciones. La primera, consistió en estimar el grado de agregación de las plántulas mediante la relación varianza/media de los conteos (valores superiores a 1 indican agregación), y posteriormente la distribución observada se contrastó contra una distribución esperada construida usando los parámetros de forma (media y dispersión) de la distribución original, mediante un test de chi cuadrado (Crawley, 2007). La segunda aproximación fue realizar un GLM con distribución de binomial negativa para relacionar la cantidad de plántulas con la distancia, tanto para el caso de las plantas no infectadas como para aquellas con presencia de quintral.

Análisis espacial

Dado que se trabajó con datos espacialmente explícitos, se examinó la autocorrelación espacial de los mismos para determinar si existe un potencial efecto de la proximidad de algunas plantas en la independencia de las muestras. Primero, se examinó el nivel de autocorrelación espacial de la cantidad de frutos de *R. spinosus* por árbol y de la cantidad de frutos colectados por trampa de semilla. Posteriormente se examinó la autocorrelación espacial de los residuales del GLM realizado previamente para probar si existe independencia espacial en los datos. Para ello se calcularon los correlogramas de Geary mediante el software PASSaGE versión 2 (Rosenberg & Anderson, 2011). Los

valores de probabilidad para cada caso se calcularon a partir de 999 permutaciones y se trabajó con cinco clases de distancias en todos los casos.

También se examinó el grado de agregación espacial tanto del número frutos en cada árbol como del número de frutos colectados (durante el primer año) en las trampas de semillas para determinar si estos se distribuyen de manera agregada en el espacio. Para ello, se utilizó una técnica de Análisis Espacial por Índices de Distancia (SADIE, por sus siglas en inglés). Esta aproximación examina el nivel de agregación espacial (i.e., la formación de agrupamientos o *clusters*) mediante un índice de agregación I_a , cuya significancia es evaluada mediante permutaciones (Perry y col, 1999; Winder y col, 2001). Asimismo, con los archivos de agrupamiento (archivo CLUSTER.DAT) creados para cada caso, se examinó el nivel de asociación espacial entre ambas variables, dado que ambos conjuntos de datos comparten las mismas coordenadas geográficas (Perry y col, 2002). La asociación espacial fue examinada usando un índice de asociación X_p (derivado de un chi-cuadrado ponderado por la matriz de distancias), el cual varía entre -1 y 1, representando -1 una disociación espacial completa, 0 una independencia espacial y 1 una completa asociación espacial (Hampe y col, 2008). Estos análisis se realizaron mediante el software SADIEShell v.122 (Conard, 2001). Se evaluaron la agregación y la asociación espacial tanto para todo el conjunto de datos, como para las plantas control y las plantas con quintral por separado. Los resultados se muestran como media \pm 1 error estándar, salvo que se indique lo contrario.

RESULTADOS

Polinización

Examinando la tasa global de visitas, no hubieron diferencias significativas entre plantas infectadas y no infectadas (GLMnb, $-0,15 \pm 0,39$, $p = 0,695$; Figura 1). Al estandarizar la tasa de visitas por el número de flores tampoco fue significativa la diferencia (GLM, $0,249 \pm 0,010$, $p = 0,770$; Figura 2). De la misma manera, el tiempo de visita estandarizado por visita y número de flores las diferencias no fueron significativas (GLM, $0,049 \pm 0,249$, $p = 0,770$; Figura 3).

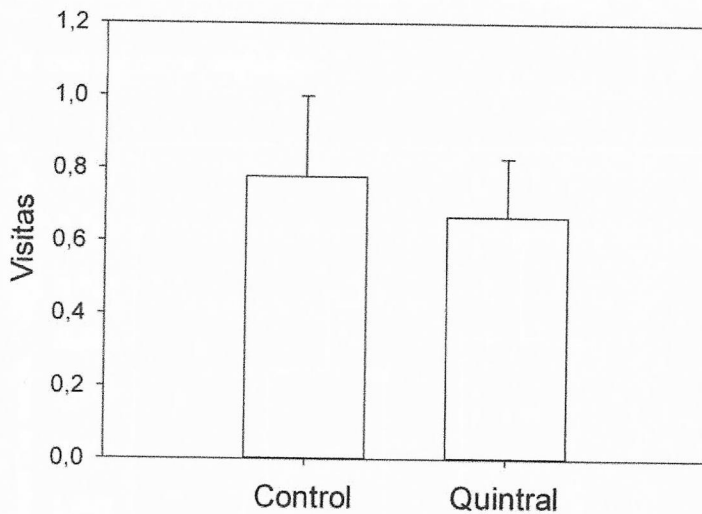


Figura 1: Tasas de visita globales de *Sephanoides sephaniodes* a plantas de *Rhaphithamnus spinosus* no parasitadas (Control) y parasitadas (Quintral). Las barras representan la media con un error estándar.

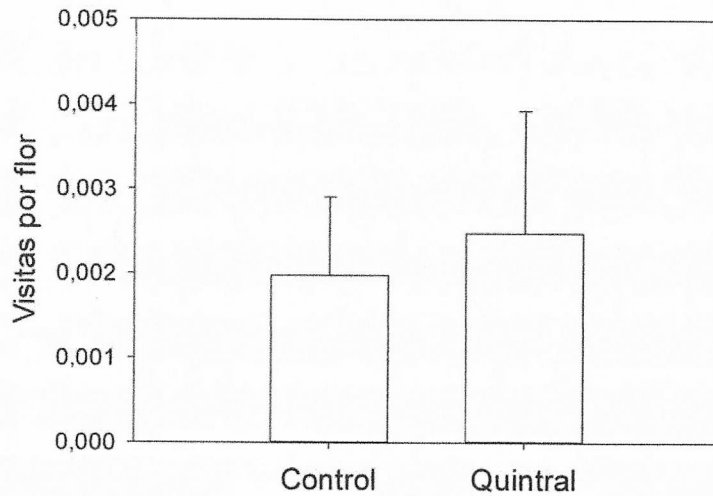


Figura 2: Tasas de visita por flor, de *Sephanoides sephaniodes* a plantas de *Rhaphithamnus spinosus* no parasitadas (Control) y parasitadas (Quintra). Las barras representan la media con un error estándar.

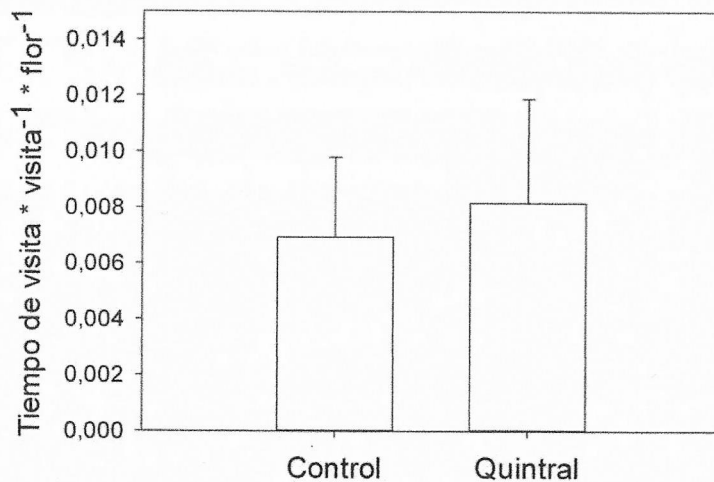


Figura 3: Tiempo de visita por visita y por flor, de *Sephanoides sephaniodes* a plantas de *Rhaphithamnus spinosus* con y sin infección de quintra. Las barras muestran la media con un error estándar.

Lluvia de semillas

La lluvia de semillas correspondiente al primer período de muestreo (marzo-abril 2012) se ajustó a una distribución de tipo binomial negativa ($\chi^2 = 36,13$; gl = 46, p = 0,85), que fue la que se usó para los análisis. La lluvia de semillas fue significativamente mayor en las plantas parasitadas por *T. corymbosus* (Estimador (media \pm error estándar) = $3,55 \pm 1,17$; p = 0,006; Figura 4) y en aquellas plantas con mayor tamaño de cosecha (Estimador (media \pm error estándar) = $0,04 \pm 0,01$; p < 0,001), siendo la interacción entre ambas variables significativa (Estimador (media \pm error estándar) = $-0,03 \pm 0,01$; p < 0,001). Se muestra en la Figura 5 la interacción entre el tamaño de cosecha y la cantidad de frutos colectados para plantas infectadas y no infectadas. Para el caso de las plantas infectadas a mayor tamaño de cosecha hay una mayor cantidad de lluvia de semillas. En las plantas no parasitadas esta tendencia no es tan clara, siendo representada con una parábola, donde hay una interacción positiva entre tamaño de cosecha y lluvia de semillas hasta cierto punto y luego esta se invierte.

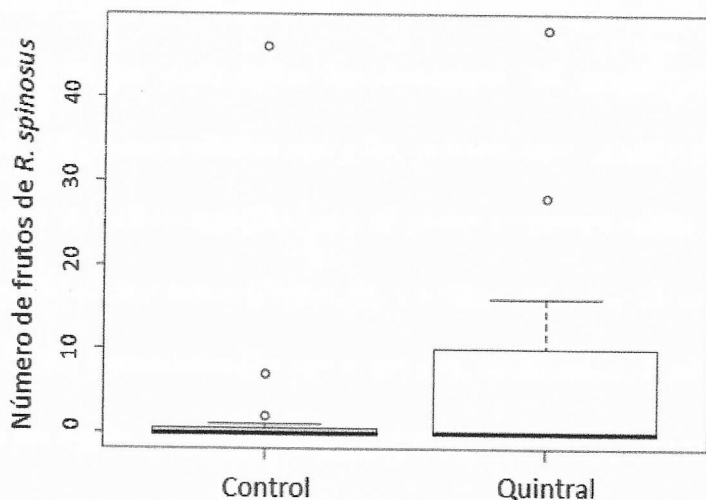


Figura 4: Lluvia de semillas de *Rhaphithamnus spinosus* parasitados por quintral (Q) y sin parasitar (C), para el período de muestreo marzo-abril 2012.

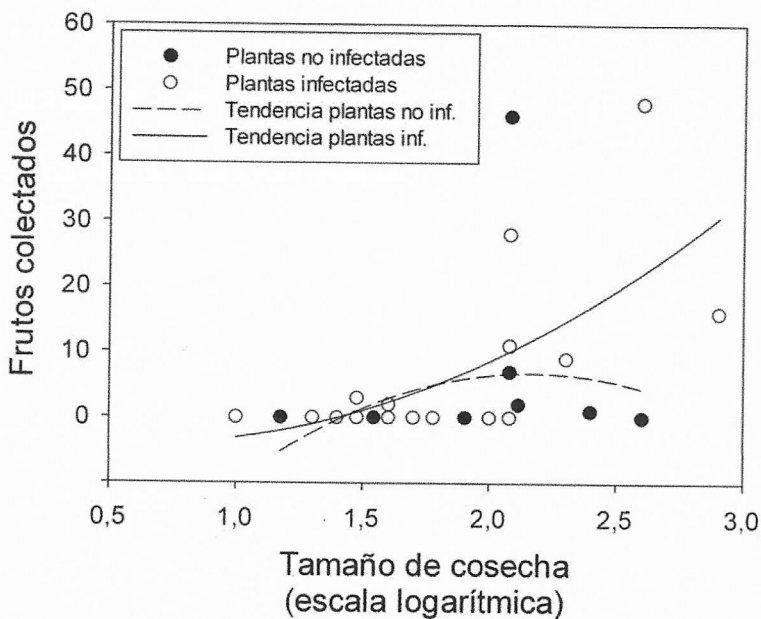


Figura 5: Se muestra la interacciones entre el tamaño de la cosecha y la cantidad de frutos colectados por árbol en plantas infectadas y no infectadas, para el período de muestreo marzo-abril 2012.

El muestreo seriado del segundo período (noviembre 2012-marzo 2013) no mostró una tendencia tan clara como los resultados del primer año, no existiendo diferencias significativas entre plantas con y sin quintral para ninguno de los períodos de muestreo (GLM $p > 0,481$; excepto para el período febrero-marzo, $p = 0,073$). La progresión temporal de los datos (Figura 6) muestra que entre noviembre y enero se colectaron más frutos (estandarizados por el tamaño de cosecha) en plantas con quintral (es decir, existe un efecto positivo de la presencia del quintral), mientras que entre el período de enero a marzo la tendencia se revirtió (es decir, aquellas plantas sin quintral presentaron una mayor lluvia de semillas). Analizando la serie completa, no se detectó diferencias significativas a nivel del tratamiento (plantas parasitadas y no parasitadas, $F = 0,048$; $gl = 1$; $p = 0,828$) ni en el tiempo ($F = 1,035$; $gl = 3$; $p = 0,391$), pero sí fue significativo entre períodos de muestreo ($F = 3,067$; $gl = 3$; $p = 0,032$), dando cuenta de la tendencia de inversión previamente descrita.

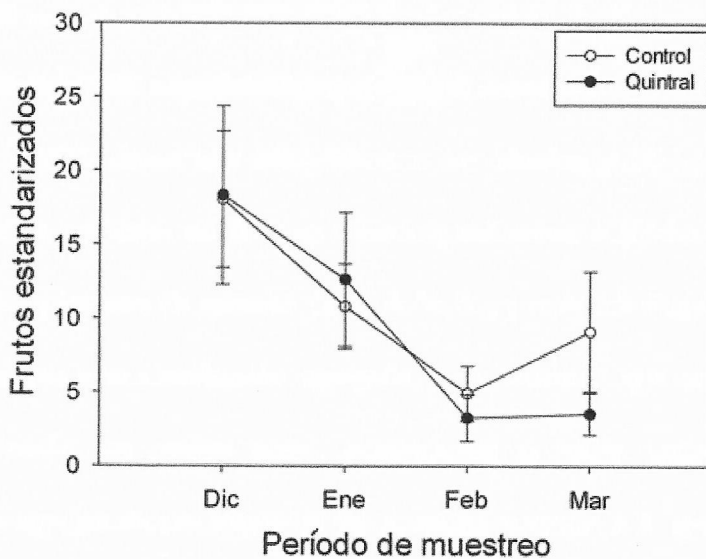


Figura 6: Serie mensual de lluvia de semillas de *Rhaphithamnus spinosus* no parasitados (Control) y parasitados (Quintral), para el período de muestreo Diciembre 2 - Marzo 2013. Los frutos colectados se estandarizaron por el tamaño de cosecha, expresándose en frutos colectados por cada 100 frutos de la planta. Se indican la media y el error estándar.

Observación de aves frugívoras

Se realizó un total de 40 censos de aves en el área de estudio, registrándose cuatro especies de aves frugívoras: *Mimus thenca*, *Elaenia albiceps*, *Turdus falcklandii* y *Columba araucana*. No se observó frugivoría sobre *R. spinosus* en estos monitoreros.

Reclutamiento

El número de plántulas fue significativamente mayor cerca de individuos de *R. spinosus* parasitados por *T. corymbosus* que de aquellos no parasitados, y el tamaño de cosecha – introducido como covariable – no tuvo un efecto significativo (GLMnb, infección $0,865 \pm 0,428$; $p = 0,044$; tamaño de cosecha $0,001 \pm 0,001$; $p = 0,125$; Figura 7). Si bien las plántulas presentaron una distribución agregada, a una distancia que estaba entre uno y dos metros y medio, en ambos casos, examinando la razón varianza / media se determinó que la agregación era mayor en las plántulas cercanas a *R. spinosus* infectados por quintral (razón media/var = 3,90) que cerca de aquellas plantas que no estaban infectadas (razón media/var = 1,27). En ambos casos, la distribución de las plántulas difirió de la distribución esperada por azar ($\chi^2 = 4,38$; $p = 0,036$ para plantas no infectadas, y $\chi^2 = 4,24$; $p = 0,039$ para plantas infectadas).

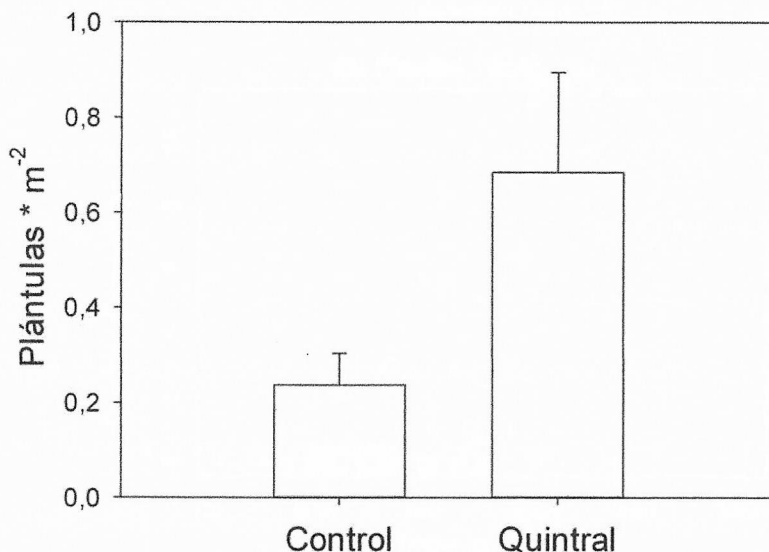


Figura 7: Cantidad de plántulas de *Rhaphithamnus spinosus* por m² para plantas no infectadas e infectadas por quintral. Se muestran promedios con un error estándar.

Así mismo, la agregación de plántulas fue independiente de la distancia a la planta focal, para plantas infectadas (GLMnb; $0,002 \pm 0,003$; $p = 0,386$) y plantas control (GLMnb; $0,001 \pm 0,003$; $p = 0,737$). Examinando la distribución de las plántulas respecto a la distancia a la planta focal, se observa que la mayor parte de las plántulas se concentran entre los 100 y 250 cm a partir del centro de cada planta (Figura 8).

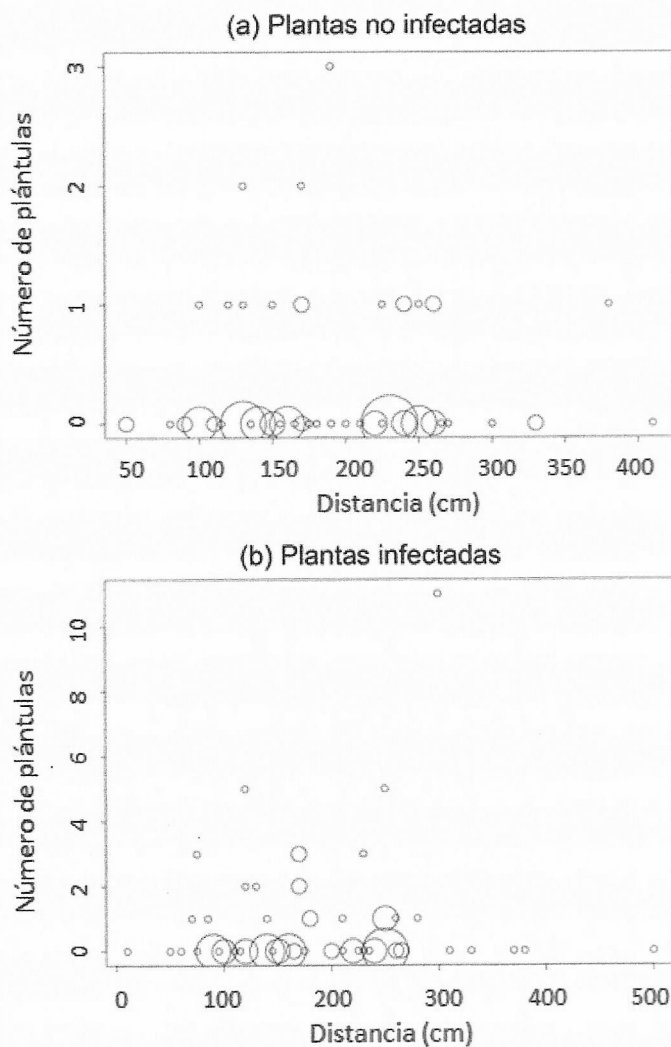


Figura 8: Agregación de plantas respecto a la distancia a la planta focal, para individuos de *Rhaphithamnus spinosus* (a) no infectados y (b) infectados por quintral.

Autocorrelación y asociación espacial

Cuando se examinaron todas las plantas en conjunto, no se detectó autocorrelación espacial para el número de frutos colectados por trampa de semillas (correlograma de Geary $p = 0,49$) ni para el número de frutos por árbol (correlograma de Geary $p = 0,21$). Examinando sólo las plantas con quintral, tampoco se detectó autocorrelación espacial para el número de frutos colectados por trampa de semillas (correlograma de Geary $p = 0,83$) ni para el número de frutos por árbol (correlograma de Geary $p = 0,94$). Para las plantas control (i.e., sin quintral) no se detectó autocorrelación espacial para el número de frutos colectados por trampa de semillas (correlograma de Geary $p = 0,11$) pero sí para el número de frutos por árbol (correlograma de Geary $p = 0,01$), donde la cantidad de frutos por árbol estuvo positivamente correlacionada en un rango de distancias de 1,6 a 2,5 km (correlograma de Geary $c = 2,89 \pm 0,61$; $p = 0,02$).

Ni el número de frutos por árbol ($I_a = 0,98$; $p = 0,86$) ni la cantidad de frutos contados en las trampas de semillas ($I_a = 0,74$; $p = 0,42$) estuvieron significativamente agregados espacialmente, obteniéndose el mismo resultado al examinar solamente las plantas con quintral ($I_a = 0,90$; $p = 0,22$ e $I_a = 1,13$; $p = 0,26$, respectivamente) y las plantas control ($I_a = 0,99$; $p = 0,24$ e $I_a = 1,53$; $p = 0,10$, respectivamente). Examinando la asociación espacial entre estas variables, la cantidad de frutos en los árboles y en las trampas de semillas estuvieron espacialmente asociadas ($X_p = 0,32$; $p = 0,04$) para el total de las plantas muestradas. Sin embargo, al examinar solamente las plantas con quintral no se observó una asociación espacial significativa ($X_p = -0,02$; $p = 0,52$) pero sí existe una asociación significativa para las plantas control ($X_p = 0,53$; $p = 0,02$).

DISCUSION

Polinización

La polinización no fue significativamente diferente entre plantas parasitadas y no parasitadas por *T. corimbosus*. Es posible que la competencia por los polinizadores sea intensa durante la primavera (época en que se tomaron los datos), ya que hay muchas plantas en flor simultáneamente. Esto podría dar lugar a un efecto de vecindario, y al haber más flores disponibles, la probabilidad de visita por flor o por planta disminuye (Caruso, 1999; Morales & Carlo, 2006; Morales y col, 2012). Esto quizás no permitió detectar un efecto significativo en la polinización, ya que se puede apreciar en las figuras de polinización de “Visitas/flor” y “Tiempo de visita” que hay una mayor interacción en las plantas parasitadas. Además los puntos extremos también distorsionan la relación, debido a que hay plantas no parasitadas que reciben excesivas visitas y tienen pocas flores, lo que hace que se sobreestime el promedio y mediana de visitas para estas plantas.

Lluvia de semillas

En el primer período de muestreo se observó que las plantas de *R. spinosus* parasitadas con *T. corymbosus* presentaron una mayor lluvia de semillas que las plantas no parasitadas, considerando el potencial efecto del tamaño de cosecha al incluirlo como covariable. Este resultado sugiere la presencia de frutos de *T. corymbosus* atrae a una mayor cantidad de frugívoros, como *D. gliroides* (Amico y col, 2009), lo que causaría una mayor remoción de los frutos. En la Reserva se ha reportado dispersión de frutos de

T. corymbosus por *D. gliroides*, lo que podría dar cuenta de una mayor probabilidad de visita del frugívoro al hospedero, con su consecuente probabilidad de estar en contacto con los frutos de *R. spinosus*. Además la atracción de mayor cantidad de aves, debido a que hay una mayor cantidad de frutos en el entorno inmediato (García y col, 2009) causada por el parásito, podría explicar parte del aumento en la lluvia de semillas bajo el dosel de las plantas parasitadas por *T. corymbosus* (García y col, 2010). Aunque la mayor cantidad de frutos caídos en las plantas que presentan un mayor tamaño de cosecha es esperable, la interacción negativa entre la cantidad de frutos por árbol y el estar parasitado es compleja de interpretar, y podría estar indicando que, por ejemplo, árboles no parasitados y con poca cantidad de frutos recolectan más frutos que aquellos que presentan más frutos. Al representar esta interacción con la Figura 5 se observa que las plantas parasitadas mayor lluvia de semillas al tener un mayor tamaño de cosecha, lo que es esperable. Pero las plantas no parasitadas presentan una interacción más compleja, en donde hasta cierto punto la lluvia de semilla es mayor a mayor tamaño de fronda, interacción que desaparece y se vuelve negativa luego de cierto punto. Este resultado se podría deber a efectos de *outliers* en los datos de las plantas control, que podrían estar desviando la relación. Además puede deberse a que haya un sesgo debido a que la trampa de semilla tiene un tamaño estándar, y los árboles que tienen un mayor tamaño de cosecha en general son más grandes en volumen, por lo que la lluvia de semilla en estos puede no verse tan bien representada, por que la trampa de semilla no abarca la proporción representativa de esta lluvia.

En el segundo período de muestreo la lluvia de semillas no tuvo una tendencia clara entre los meses de noviembre a febrero (2013), lo que puede deberse a que al inicio

de este período los frutos de otras especies eran poco abundantes y los frutos del quintral estaban inmaduros, lo que no resulta atractivo a los animales, esto se revirtió en el período entre enero y marzo, donde hubo una variada y abundante oferta de frutos de otras especies, como *Aristotelia chilensis* (maqui), *Rubus ulmifolius* (zarzamora), entre otras (datos no publicados). Esta oferta frutal pudo diluir el efecto de atracción de los frugívoros, debido a un efecto de vecindario (Morales & Carlo, 2006; Morales y col, 2012; Saracco y col, 2005), lo que significa que debido a que hay una gran diversidad y abundancia de especies vegetales en fruto, hay una disminución de la probabilidad de que los frugívoros forrajeen en *T. corymbosus* o *R. spinosus*. Además, puede ocurrir que la alta oferta de frutos carnosos sacie a los frugívoros, bajando aún más la probabilidad de dispersión de las especies focales. En el primer muestreo se encontró la clara tendencia de que las plantas de *R. spinosus* parasitadas con *T. corymbosus* tenían una mayor lluvia de semillas, lo que se puede deber a que en este período (marzo-abril), la mayoría de las especies de plantas estaban ya sin frutos, quedando casi exclusivamente frutos de *T. corymbosus* y *R. spinosus*, lo que hizo más visible el efecto. Ahora bien, analizando el período de febrero-marzo (2013), se encontró un efecto marginalmente significativo, en donde las plantas sin parásito tuvieron una mayor cantidad de lluvia de semillas, que las plantas parasitadas, siendo este período de muestreo en donde las plantas de *T. corymbosus* tuvieron la menor cantidad de frutos de quintral (datos no publicados). Esto apoyaría la afirmación de que los frutos de quintral generan un efecto atrayente para los frugívoros. Además ocurrió que en el lugar donde estaban las plantas estaban infectadas se acabaron los frutos más rápido (datos no publicados), y los frugívoros migraron a otros sectores.

Reclutamiento

El reclutamiento de plántulas de *R. spinosus* fue mayor cerca de las plantas infectadas que las no infectadas, tomando en cuenta las potenciales diferencias que pueden emerger del tamaño de cosecha (se incluyó como covariable para compensar su potencial efecto). Esto puede deberse a que hay una mayor lluvia de semillas de *R. spinosus* en las plantas infectadas, lo que aumenta las probabilidades de que haya germinación. Adicionalmente podría indicar que puede que el lugar sea más propicio para la germinación de las plantas, por ejemplo debido a la cantidad de luz, humedad que reciben, o que por ejemplo *T. corymbosus* haya cambiado las condiciones del suelo por algún componente que libere al suelo, como se ha visto que ocurre en otras especies de plantas parásitas que actúan como ingenieros ecosistémicos (Decleer y col, 2013; Pennings & Callaway, 1996; Press & Phoenix, 2005). También puede deberse a que el o los frugívoro que están consumiendo los frutos de las plantas parasitadas propician la germinación de éstas al pasar por su tracto digestivo, y que sean estos frugívoros los que están en mayor cantidad donde se encuentran las plantas parasitadas. Además los frugívoros puede que consuman parte o completamente la pulpa, lo que puede propiciar la germinación, sin ser necesariamente dispersores legítimos, ya que la sola remoción (total o parcial) de la pulpa y la remoción del fruto de la planta (sin pasar por el tracto digestivo) puede dar lugar a un cierto reclutamiento (Fedriani y col, 2012). Además de lo anterior, se encontró que las plántulas se encuentran más agregadas en la cercanía de las plantas infectadas con *T. corymbosus* que en las no infectadas, habiendo un máximo de densidad de plántulas entre uno y dos metros y medio. Este patrón nos estaría sugiriendo que el

causante probablemente sean las aves, como se ha evaluado en trabajos anteriores (Morales & Carlo, 2006).

Autocorrelación espacial

En el total de las plantas estudiadas, no se encontró autocorrelación espacial entre los frutos colectados por trampa de semillas, ni en los frutos por árbol. En concordancia con lo anterior, en las plantas con *T. corymbosus* y control separadamente, tampoco se detectó autocorrelación espacial para el número de frutos colectados por trampa de semillas. Para la variable frutos por árbol no se observó autocorrelación espacial en las plantas parasitadas, pero sí en las no parasitadas. Esta autocorrelación fue positiva en los rangos de distancia de 1,6 a 2,5 km, lo que sugiere una potencial influencia de los polinizadores. Adicionalmente, el análisis de los residuales de los GLM indicó que hay independencia espacial de los datos, por lo que se cumple con los supuestos de este análisis.

Asociación espacial

La cantidad de frutos por árbol y la cantidad de frutos colectados en las trampas de semillas en las plantas parasitadas y controles no están agregadas espacialmente, lo que sugiere una distribución que no es significativamente diferente de una aleatoria de estas variables en el sitio de estudio. Sin embargo, ambas variables están espacialmente asociadas, como se pudo apreciar al tener un índice de asociación espacial positivo y significativo. Esto significa que si un árbol presenta una mayor cantidad de frutos, la cantidad de estos que caerán en los canastos será mayor, lo que es esperable y le da una

mayor significancia a los resultados de la remoción de frutos. Ahora bien, al analizar la asociación espacial entre las plantas control y sus respectivas cantidades de frutos en las plantas y las trampas de semilla, se encontró que están asociadas, por lo que la cantidad de frutos que caen en los colectores dependería de la cantidad de frutos presentes en la planta. Por el contrario, al realizar este análisis para las plantas que están parasitadas con *T. corymbosus* y sus respectivas trampas de semillas, no se encontró asociación espacial, lo que sugiere que otros factores (por ejemplo, la acción de los frugívoros) podrían estar afectando esta relación, haciendo que los quintrales con más frutos no tengan una contribución proporcional en las semillas colectadas.

CONCLUSIONES

Este estudio trató de poner a prueba si el parasitismo de *Tristerix corymbosus* provocaba un efecto positivo indirecto en la reproducción de *Rhaphithamnus spinosus*. Esto se puede afirmar, ya que las plantas de *R. spinosus* parasitadas con *T. corymbosus* presentaron una lluvia de semillas mayor que las no parasitadas, tomando en consideración algunas covariables importantes como el tamaño de cosecha. En este mismo sentido, se halló que hay una mayor cantidad de reclutamiento (plántulas) de *R. spinosus* en las cercanías de plantas parasitadas. Este reclutamiento es más denso en las cercanías de las plantas parasitadas. Esta evidencia permite sugerir que en los lugares donde están las plantas de *R. spinosus* parasitadas por *T. corymbosus* se produciría un foco de regeneración del bosque. Esto es particularmente relevante para la regeneración de ambientes perturbados ya que *T. corymbosus* necesita lugares luminosos (como los bordes de los bosques o los claros) para sobrevivir, siendo estos lugares donde usualmente regenera *R. spinosus*, que es una planta sucesional temprana y sombra-intolerante. La coincidencia espacial de ambas especies da lugar a la infección de una cierta proporción de los hospederos (*R. spinosus*) disponibles, y su interacción podría estar generando focos de regeneración al atraer una mayor cantidad de polinizadores y frugívoros. Aunque no se encontraron diferencias en la polinización entre plantas parasitadas y no parasitadas, en *R. spinosus* no se sabe su dependencia de los polinizadores, lo que sería un dato a considerar para futuros estudios. Sería relevante seguir realizando investigaciones sobre el efecto de *T. corymbosus* en *R. spinosus* y sobre otras especies nativas, para evaluar la real contribución del sistema parásito-

hospedero a la regeneración natural. Además se debería considerar la medición de otros parámetros, como el crecimiento del individuo parasitado, la dependencia de los polinizadores, la tasa de germinación de los frutos, la tasa de remoción efectiva de frutos, entre otras, que no se pudieron medir en esta investigación. Esto deja una puerta abierta para futuras investigaciones, que consideren a los muérdagos como una medida de restauración, mediante la infección intencionada de especies nativas en lugares con zonas con bosque fragmentado o degradado, para acelerar o dirigir la regeneración de este.

BIBLIOGRAFÍA

- Aizen M.A. 2003. Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology* 84: 2613-2627.
- Aizen M.A. 2005. Breeding system of *Tristerix corymbosus* (Loranthaceae), a winter-flowering mistletoe from the southern Andes. *Aust. J. Bot.* 53: 357-361.
- Amico G.C., M.A. Rodríguez-Cabaly M.A. Aizen. 2009. The potential key seed-dispersing role of the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides*. *Acta Oecol.* 35: 8-13.
- Amico G.C., M.A. Rodríguez-Cabaly M.A. Aizen. 2011. Geographic variation in fruit colour is associated with contrasting seed disperser assemblages in a south-Andean mistletoe. *Ecography* 34: 318-326.
- Anderson G.J., G. Bernardello, T.F. Stuessy D.J. Crawford. 2001. Breeding system and pollination of selected plant endemic to Juan Fernández Islands. *Am. J. Bot.* 88: 220-233.
- Armesto J.J., J. Días-Forestier, C. Tejoy J.L. Celis-Diez. 2011. *Botánica Ecológica: Guía de campo de la flora leñosa de Chiloé*. Santiago, Chile: Andros impresores.
- Bolstad P.V. y K.S. Bawa. 1981. Self incompatibility in *Gmelia arborea* L. (Verbenaceae). *Silvae Genetica* 31: 19-21.
- Bremer B., K. Bremer, M.W. Chase, M.F. Fayy J.L. Reveal. 2009. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105-121.

- Caruso C.M. 1999. Pollination of *Ipomopsis aggregate* (Polemoniaceae): effects of intra- vs. interspecific competition. *Am. J. Bot.* 86: 663-668.
- Conard K. 2001. SADIEShell version 1.22:
<http://www.ecologicalresearch.co.uk/kfconrad/download.htm>.
- Crawley M.J. 2007. *The R book*. Chichester, UK.
- Decler K., D. Bontey R. Van Diggelen. 2013. The hemiparasite *Pedicularis palustris*: "Ecosystem engineer" for fen-meadow restoration. *J. Nat. Conserv.* 21: 65-71.
- Delgado C. 2010. Plan de manejo Reserva Costera Valdiviana. Arlington VA: The Nature Conservancy.
- Farías A.y D. Tecklin. 2003. Caracterización preliminar de los predios Chaihuín-Venecia, Cordillera de la Costa, Décima Región. Programa Ecorregión Valdiviana. Vol. 6 of. Valdivia, Chile: WWF Chile.
- Fedriani J.M., M. Zywiecy M. Delibes. 2012. Thieves or mutualists? Pulp feeders enhance endozoochore local recruitment. *Ecology* 93: 575-587.
- Fenster C.B., W.S. Armbruster, P.W. Wilson, M.R. Dudashy J.D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375-403.
- García D., N.P. Chacoff, J.M. Herrera G.C. Amico. 2009. La escala espacial de las interacciones planta-animal En *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: Conceptos y aplicaciones*, eds Medel, R, Aizen, M and Zamora, R, 133-156. Santiago, Chile: Editorial Universitaria

- García D., R. Zamoray G.C. Amico. 2010. Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. *Conserv. Biol.* 24: 1070-1079.
- Hampe A., J.L. García-Castaño, E.W. Schuppy P. Jordano. 2008. Spatio-temporal dynamics and local hotspots of initial recruitment in vertebrate-dispersed trees. *J. Ecol.* 96: 668-678.
- Henríquez-Velásquez C., J.M. Henríquez J.C. Aravena. 2012. Damage caused by mistletoe *Misodendrum punctulatum* Banks Ex Dc. on architecture and radial growth of *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser forests of southern Chile. *Austral Ecol.* 37: 816-824.
- Jaramillo A. 2003. *Aves de Chile*. Barcelona, España: Lynx Edicions.
- Jiménez J.E. 2000. Effects of sample size, plot size, and counting time on estimates of avian diversity and abundance in a Chilean rainforest. *J. Field Ornithol.* 71: 66-87.
- Lemaitre A.B., A.J. Troncosoy H.M. Niemeyer. 2012. Host preference of a temperate mistletoe: disproportional infection on three co-occurring host species influenced by differential success. *Austral Ecol.* 37: 339-345.
- Logan M. 2010. *Biostatistical design and analysis using R: A practical guide*. Chichester, UK: Wiley-Blackwell.
- Mathiasen R., D. Nickrent, D. Shawy D. Watson. 2008. Mistletoes: Pathology, systematics, ecology, and management. *The American Phytopathological Society* 92: 988-1006.

- Medel R. 2000. Assessment of parasite-mediated selection in a host-parasite system in plants. *Ecology* 81: 1554-1564.
- Medel R., C.V. Botto-Mahan, C.C. Smith-Ramírez, M.A. Méndez, C.G. Ossa, L. Caputoy W.L. Gonzáles. 2002. Quantitative natural history of a host-parasite relationship: the *Tristerix*-cactus system in semiarid Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 127-140.
- Morales J.M.y T.A. Carlo. 2006. The effects of plant distribution and frugivore density on the scale and shape of dispersal kernels. *Ecology* 87: 1489-1496.
- Morales J.M., M.D. Rivarola, G.C. Amicoy T.A. Carlo. 2012. Neighborhood effects on seed dispersal by frugivores: testing theory with a mistletoe-marsupial system in Patagonia. *Ecology* 93: 741-748.
- Nickrent D.L. 2002. Parasitic plant of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. En *Parasitic plant of the world*, eds López-Sáez, JA, Catalán, P and Sáez, L, 7-27: Ediciones Multiempresa.
- Nickrent D.L. 2011. Santales (Including Mistletoes). En *Encyclopedia of Life Sciences*. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd.
- Pennings S.C.y R.M. Callaway. 1996. Impact of parasitic plant on the structure and dynamics of salt marsh vegetation. *Ecol. Lett.* 2: 1410-1419.
- Perry J.N., A.M. Liebhold, M.S. Rosenberg, J. Dungan, M. Miriti, A. Jakomulskay S. Citron-Pousty. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578-600.

- Perry J.N., L. Winder, J.M. Hollandy R.D. Alston. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecol. Lett.* 2: 106-113.
- Press M.C.y G.K. Phoenix. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytol.* 166: 737-751.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing, reference index version 2.15.2. Viena, Austria: Foundation for Statistical Computing.
- Rawsthorne J., D.A. Roshier S.R. Murphy. 2009. A simple parametric method for reducing sample sizes in gut passage time trails. *Ecology* 90: 2328-2331.
- Reid N. 1989. Dispersal of mistletoes by Honeyeaters and Flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70: 137-145.
- Rosenberg M.S.y C.D. Anderson. 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exercise. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 229-232.
- Saracco J.F., J.A. Collazo, M.J. Groomy T.A. Carlo. 2005. Crop size and fruit neighborhood effects on bird visitation to fruiting *Schefflera morototoni* trees in Puerto Rico. *Biotropica* 37: 80-86.
- Schupp E.W., P. Jordanoy J.M. Gómez. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytol.* 188: 333-353.
- Smith-Ramírez C. 1993. Los picaflores y su recurso floral en el bosque templado de la isla de Chiloé, Chile [Hummingbirds and their floral resources in temperate forests of Chiloé island, Chile]. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 66: 65-73.

- Ramirez C. y J.J. Armesto. 1994. Flowering and Fruiting Patterns in the Temperate Rainforest of Chiloe, Chile--Ecologies and Climatic Constraints. *J. Ecol.* 82: 353-365.
- Y., T.F. Stuessy, A.M. Humaña, M. Riveros y D.J. Crawford. 1996. Evolution of *Rhaphithamnus venustus* (Verbenaceae), a gynodioecious hummingbird-pollinated endemic of the Juan Fernández Islands, Chile. *Pac. Sci.* 50: 55-65.
- so A.J., N.J. Cabezas, E.H. Faúndez, A. Urzúay H.M. Niemeyer. 2010. Host-mediated volatile polymorphism in a parasitic plant influences its attractiveness to pollinators. *Oecologia* 162: 413-425.
- 1 D.M. 2001. Mistletoe-a keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 32: 568-576.
- 3., D. Huamán, M. Moreno y J. Ollerton. 2011. Pollinator effectiveness of native and non-native flower visitors to an apparently generalist Andean shrub, *Duranta mandonii* (Verbenaceae). *Plant Species Biology* 27: 147-158.
- R., C.J. Alexander, J.M. Hollands, C. Woolley y J.N. Perry. 2001. Modelling the dynamic spacio-temporal response of predator to transient prey patches in the field. *Ecol. Lett.* 4: 568-576.

Anexo I: En a) y b) se muestran los las flores y frutos de *Tristerix corymbosus*. En c) y d) se muestran las flores y frutos de *Rhaphithamnus spinosus*

