

UCH-FC
MAG-EBE
A597
C.1

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE



**Efecto del número de plantas
conespecíficas sobre la visita de
polinizadores y la reproducción de
la planta invasora
Eschscholzia californica:
¿Existirá un efecto Allee mediado
por polinizadores?**

Tesis

**Entregada A La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De**

**Magíster en Ciencias Biológicas con Mención en
Ecología Y Biología Evolutiva**

**Facultad De Ciencias
Por**

Vinka Mileva Anic Thomas

Octubre, 2012

**Director de Tesis: Dr. Ramiro Bustamante Araya
Co-Director: Dra. Carolina Henríquez Leiva**

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por la candidata.

VINKA MILEVA ANIC THOMAS

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 20 de Julio de 2012.

Director de Tesis:

Dr. Ramiro Osciel Bustamante Araya



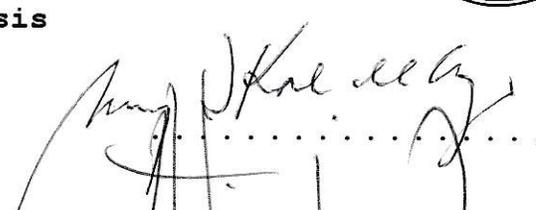
Co-Director de Tesis:

Dra. Carolina Andrea Henríquez Leiva

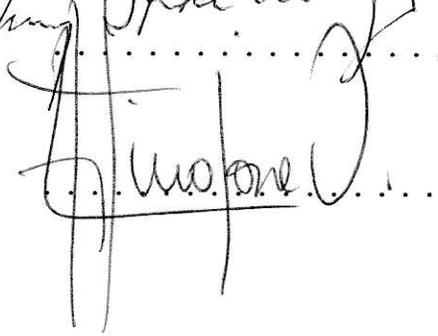


Comisión de Evaluación de la Tesis

Dra. Mary Therese Kalin Arroyo



Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo





A mis seres queridos...

AGRADECIMIENTOS



Agradezco especialmente a mi tutor de tesis Ramiro Bustamante y a mi co-tutora Carolina Henríquez, por el apoyo y dedicación otorgados.

A quienes me ayudaron en la realización del experimento de campo: Mi hermano, Ronny Zúñiga y Christian Fierro.

A Francisca Castillo y Belén Parada por su gran ayuda en el registro de polinizadores y los buenos momentos compartidos.

A los revisores del presente trabajo: Dra. Mary Kalin y Dr. Felipe Hinojosa, por los buenos consejos que ayudaron a enriquecer la tesis.

A Carlos Rodríguez y Romy Farías por acogerme amablemente en su casa. A su pequeña hija Sofía.

A Kathy Collao y Daniel Tapia quienes me ayudaron en la identificación de insectos.

A Dennis Navea y Karina Díaz Valle, por su ayuda en la búsqueda del sitio de estudio y al Sr. José Liberona por permitirme trabajar en su terreno. También a los señores que me permitieron ingresar a sus predios durante la búsqueda del sitio de estudio.

A mis compañeros de laboratorio Daniel y Francisco.

A la beca de magíster de CONICYT, al Proyecto FONDECYT 1100076 y al Proyecto ICM PO5-002, por el financiamiento de la presente investigación.



ÍNDICE DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	iii
ÍNDICE.....	iv
ÍNDICE DE TABLAS.....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT.....	xi
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ESPECIE Y ÁREA DE ESTUDIO.....	10
3. METODOLOGÍA.....	12
3.1. Dependencia de polinizadores para la producción de semillas.....	12
3.2. Efecto del número de plantas conespecíficas sobre la tasa de visita de polinizadores y la reproducción de individuos de <i>Eschscholzia californica</i>	13
3.3. Tasa de visita de polinizadores.....	17
3.4. Producción de frutos y semillas.....	18
3.5. Germinación y masa de semillas de <i>Eschscholzia californica</i> en parches de diferente tamaño.....	19
3.6. Análisis de datos.....	21
4. RESULTADOS.....	24
4.1. Dependencia de polinizadores para la producción de semillas en <i>Eschscholzia californica</i>	24
4.2. Composición de insectos polinizadores en parches de <i>E. californica</i>	25
4.3. Número de plantas conespecíficas y visita de polinizadores.....	28
4.4. Número de plantas conespecíficas y éxito reproductivo de <i>E. californica</i>	33
4.5. Relación entre el éxito reproductivo de <i>E. californica</i> y la tasa de visita de insectos polinizadores.....	40

4.6. Número de plantas conespecíficas y calidad de semillas de <i>Eschscholzia californica</i>	43
5. DISCUSIÓN.....	45
6. CONCLUSIONES.....	55
7. REFERENCIAS.....	57
8. ANEXO.....	64

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Lista de insectos polinizadores registrados en parches de *Eschscholzia californica* que difieren en número de plantas conespecíficas con flores.

TABLA 2. ANCOVA para las variables producción de frutos (número de frutos / número de flores marcadas) y número de semillas por fruto.

TABLA 3. Número de visitas total esperado durante la vida de una flor en los parches de *E. californica*.

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Ubicación geográfica del área de estudio, correspondiente a Santo Domingo, V Región.

FIGURA 2. Bolsa de género tul usada en el tratamiento de exclusión de polinizadores.

FIGURA 3. Diseño del montaje experimental constituido por tratamientos de número de individuos de *Eschscholzia californica* en floración.

FIGURA 4. Sitio de estudio antes de la realización del experimento manipulativo de campo (A) y montaje experimental establecido (B), constituido por parches con 2, 8 y 16 individuos de *E. californica* en floración.

FIGURA 5. Flor en etapa de pre-antesis o botón floral marcado con hilo, para la posterior determinación de la formación de fruto y cuantificación del número de semillas por fruto.

FIGURA 6. Producción de semillas por fruto (valores promedio) en *E. californica*, en los tratamientos de exclusión de polinizadores y polinización natural.

FIGURA 7. Composición taxonómica de visitas de insectos polinizadores registradas (nivel de familia para el orden Himenoptera) en parches de *E. californica* con: (A) 2 plantas, (B) 8 plantas y (C) 16 plantas en floración.

FIGURA 8. Valores promedio de tasa de visita de insectos polinizadores en parches de *E. californica* con diferente número de plantas.

FIGURA 9. Valores promedio de tasa de visita de *Apis mellifera* en tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*.

FIGURA 10. Número de flores abiertas en parches de *E. californica* que difieren en número de plantas conespecíficas.

FIGURA 11. Relación entre la tasa de visita promedio del ensamble de insectos polinizadores y el número de flores abiertas en parches de *E. californica*.

FIGURA 12. Relación entre la tasa de visita promedio de *Apis mellifera* y el número de flores abiertas en parches de *E. californica*.

FIGURA 13. Relación entre la tasa de visita promedio del ensamble de insectos polinizadores y la densidad de flores abiertas en parches de *E. californica* (de distinta área).

FIGURA 14. Relación entre la tasa de visita promedio de *Apis mellifera* y la densidad de flores abiertas en parches de *E. californica* (de distinta área).

FIGURA 15. Valores promedio de proporción de frutos producidos por flores marcadas en tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*.

FIGURA 16. Valores promedio de número de semillas por fruto, para tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*.

FIGURA 17. Valores promedio de número de semillas por flor, para tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*.

FIGURA 18. Relación entre la proporción de flores marcadas que produjeron frutos y el número de flores abiertas en parches de *E. californica*.

FIGURA 19. Relación entre el número de semillas por fruto y el número de flores abiertas en parches de *E. californica*.

FIGURA 20. Diagrama de ordenación de parches de *E. californica*, variables respuesta (proporción de flores que produjeron frutos y número de semillas por fruto) y dos variables predictoras, obtenido a través de un Análisis de Redundancia.

FIGURA 21. Relación entre la proporción de frutos producidos por flores marcadas en parches de *E. californica* y la tasa de visita promedio de insectos polinizadores.

FIGURA 22. Relación entre el número de semillas por fruto determinado en parches de *E. californica* y la tasa de visita promedio de insectos polinizadores.

FIGURA 23. Relación entre la proporción de frutos producidos por flores marcadas determinada en individuos de *E. californica* y la tasa de visita promedio de insectos polinizadores obtenida para cada planta.

FIGURA 24. Relación entre el número promedio de semillas por fruto determinado en individuos de *E. californica* y la tasa de visita promedio de insectos polinizadores obtenida para cada planta.

FIGURA 25. Valores promedio de masa de semillas por fruto, para tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*.

FIGURA 26. Valores promedio de proporción de semillas germinadas en el tiempo, determinados para tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*.

FIGURA 27. Modelo conceptual de las relaciones entre el éxito reproductivo (Producción de frutos y de semillas por fruto), la tasa de visita de polinizadores, el número de plantas y el número de flores abiertas en parches experimentales de *E. californica*.

FIGURA 28. Valores promedio de porcentaje de semillas abortadas por fruto para parches con 2, 8 y 16 individuos de *E. californica* en floración.

RESUMEN

Las interacciones positivas constituyen un importante determinante de la estructura de poblaciones y comunidades vegetales. A nivel intraespecífico, las interacciones positivas incluyen al efecto Allee, el cual ha sido clasificado en dos tipos: componente y demográfico. El efecto Allee componente ha sido definido como “una relación positiva entre algún componente cuantificable de la adecuación biológica individual y el número o densidad de conespecíficos”. El efecto Allee demográfico, corresponde a una relación positiva entre la adecuación biológica individual completa (cuantificada a través de la tasa de crecimiento per cápita de una población) y el número o densidad de conespecíficos. En plantas, el fenómeno de efecto Allee ha sido escasamente evaluado, siendo descrito principalmente en la reproducción de especies cuya polinización depende de la actividad de vectores animales. En poblaciones o parches vegetales de mayor tamaño se ha evidenciado una mayor tasa de visita de polinizadores, lo que puede condicionar un efecto Allee en la reproducción de especies vegetales. Mediante un experimento manipulativo de campo se evaluó el efecto del número de plantas conespecíficas sobre la visita de insectos polinizadores y la reproducción de individuos de la especie *Eschscholzia californica*, la cual ha sido descrita como invasora en Chile. También fue evaluado el efecto del número de plantas de *E. californica* sobre la calidad de las semillas (masa y germinación) en individuos de esta especie. El montaje experimental correspondió al diseño de parches de 2, 8 y 16 individuos de *E. californica* en floración, los cuales fueron establecidos en un predio caracterizado por la dominancia de la especie vegetal de estudio y localizado en Santo Domingo, V Región. Se establecieron 11 réplicas por cada tratamiento de número de plantas conespecíficas y una distancia entre parches experimentales correspondiente a 14 m. Se determinó que *E. californica* presenta un efecto Allee componente, dado que el número de plantas de esta especie tiene un efecto positivo sobre las variables producción de frutos (proporción de frutos producidos por flores marcadas) y número de semillas por fruto. Estas variables reproductivas fueron significativamente mayores en parches de dieciséis plantas de *E. californica* en floración y no presentaron diferencias entre los tratamientos de dos y ocho plantas conespecíficas. La tasa de visita de insectos

polinizadores no presentó diferencias significativas entre tratamientos de número de plantas de *E. californica*, debido a lo cual no constituye un factor condicionante de la mayor producción de frutos y semillas por fruto determinada en el tratamiento de mayor número de plantas conespecíficas. La masa de las semillas y la proporción de semillas germinadas no fueron afectadas por el número de plantas conespecíficas en los parches experimentales, lo que indica que *E. californica* no presenta un efecto Allee genético en relación a la calidad de las semillas. El principal vector de transferencia de polen en los tratamientos de número de plantas conespecíficas podría ser el viento, dado que la tasa de visita de polinizadores no presentó un efecto significativo sobre la producción de frutos y el número de semillas por fruto y tampoco da cuenta del efecto Allee componente. Además, se determinó que el número de plantas conespecíficas tiene un efecto altamente significativo y positivo sobre una medida de la disponibilidad de polen, correspondiente al número total de flores en los parches de *E. californica*. Esta última variable presentó una correlación positiva con la producción de frutos y el número de semillas por fruto. Sobre la base de estos resultados, una mayor disponibilidad de polen en el tratamiento de mayor número de plantas de *E. californica*, la cual sería transferida a éste principalmente por viento, es propuesta como un factor condicionante de la relación positiva encontrada entre el número de plantas conespecíficas con flores y las variables producción de frutos y número de semillas por fruto. Mediante un análisis de redundancia se determinó que el número de plantas conespecíficas en floración y el número total de flores en los parches de *E. californica* explican conjuntamente el 16,5 % de la varianza total en los datos de producción de frutos y producción de semillas por fruto. El efecto Allee determinado en la reproducción de *E. californica* podría dar cuenta de una menor tasa de crecimiento per cápita en poblaciones de menor tamaño de esta especie vegetal, lo que podría condicionar un efecto Allee demográfico débil. La ocurrencia de este efecto podría determinar una disminución en la tasa de propagación de *E. californica*, debido a lo cual su conocimiento sería de utilidad para el manejo de esta planta invasora en Chile.

Palabras clave: Efecto Allee, número de plantas conespecíficas, visita de polinizadores, producción de frutos y semillas, disponibilidad de polen, *Eschscholzia californica*.

ABSTRACT

Positive interactions are an important determinant of population structure and plant communities. At the intraspecific level, positive interactions include the Allee effect, which has been classified into two types: component Allee effect and demographic Allee effect. The component Allee effect has been defined as "a positive relationship between any measurable component of individual fitness (survival or reproduction) and the number or density of conspecifics". The demographic Allee effect corresponds to a positive relationship between the overall individual fitness, quantified by the per capita population growth rate, and the number or density of conspecifics. In plants, the phenomenon of Allee effect has been poorly evaluated, being described mainly in the reproduction of species whose pollination depends on animal vectors. Larger populations or plant patches have shown a higher pollinator visitation rate, which may condition an Allee effect on reproduction of plants. Through a manipulative field experiment was evaluated the effect of number of conspecific plants on the pollinator visitation and reproduction of individuals of the species *Eschscholzia californica*, which has been described as an invasive plant in Chile. Was also evaluated the effect of number of individuals of this species on the quality of seeds (mass and germination) in conspecifics. The field experiment consisted of the design of patches with 2, 8 and 16 flowering individuals of *E. californica*. These patches were established in an area characterized by the dominance of the study species and located in Santo Domingo, V Region. Were established 11 replicates for each treatment of number of conspecific plants and a distance between experimental patches corresponding to 14 m. It was determined that *E. californica* presents a component Allee effect given that the number of individuals of this species has a positive effect on fruit set and seed number per fruit, variables evaluated in conspecific individuals. These reproductive variables were significantly higher in patches with sixteen flowering individuals of *E. californica* and did not show differences between treatments of two and eight conspecific individuals. Pollinator visitation rate showed no significant differences between treatments of number of individuals of *E. californica* due to which it is not a determining factor of the highest fruit and seed set that was determined in

the treatment with the highest number of conspecific plants. Seed mass and proportion of germinated seeds were not affected by the number of conspecific plants in experimental patches indicating that *E. californica* does not present a genetic Allee effect in relation to the quality of seeds. The main vector of pollen transfer in treatments of number of conspecific plants could be the wind since the pollinator visitation rate was not correlated with fruit set and seed number per fruit and besides, does not account for the positive relationship that was determined between these reproductive variables and the number of flowering individuals of *E. californica*. Furthermore it was determined that the number of conspecific plants has a highly significant and positive effect on a measure of pollen availability, corresponding to the total number of flowers in the patches of *E. californica*. This variable was positively correlated with the variables fruit set and seed number per fruit. Based on these results, a higher pollen availability in the treatment with the highest number of individuals of *E. californica*, which would be transferred to this mainly by wind, is proposed as a conditioning factor of the positive relationship that was found between the number of flowering conspecifics and the variables fruit set and seed number per fruit. According to a Redundancy Analysis, the number of flowering conspecifics and the total number of flowers in the patches of *E. californica* jointly explain 16,5 % of the total variance in the fruit set and seed set per fruit data. The Allee effect in the reproduction of *E. californica* could account for a lower per capita growth rate in smaller populations of this plant species which could lead to a weak demographic Allee effect. The occurrence of this effect could determine a decrease in the rate of spread of *E. californica*, due to which their knowledge would be useful for the management of this invasive plant in Chile.

Key-words: Allee effect, number of conspecific plants, pollinator visitation, fruit and seed set, pollen availability, *Eschscholzia californica*.

1. INTRODUCCIÓN

Las interacciones positivas o de facilitación constituyen un determinante de la estructura y dinámica de poblaciones y comunidades vegetales (Feinsinger, 1987; Callaway, 1995). Éstas incluyen interacciones entre diferentes especies vegetales, entre plantas de una misma especie e interacciones planta-planta mediadas por terceros interactuantes tales como polinizadores y herbívoros (Callaway, 1995; Valiente-Banuet et al., 2009). A nivel intraespecífico, las interacciones positivas incluyen al efecto Allee, el cual ha sido clasificado en dos tipos: efecto Allee componente y efecto Allee demográfico (Stephens et al., 1999). El efecto Allee componente, ha sido definido como "una relación positiva entre algún componente cuantificable de la adecuación biológica individual (sobrevivencia o reproducción) y el número o densidad de conespecíficos" (Stephens et al., 1999; Courchamp et al., 2008). El efecto Allee demográfico, corresponde a una relación positiva entre la adecuación biológica individual completa, la cual es cuantificada a través de la tasa de crecimiento per cápita de una población, y el número o densidad de conespecíficos (Courchamp et al., 2008). Existen dos variantes del efecto Allee demográfico, aquel denominado efecto Allee fuerte que determina una tasa de crecimiento per cápita negativa cuando la densidad o tamaño poblacional desciende bajo un determinado umbral y aquel denominado efecto Allee débil, en el cual las poblaciones experimentan menores tasas de crecimiento a bajas densidades, pero no experimentan tasas de crecimiento per cápita negativas (Taylor et al., 2004). Los primeros ejemplos del efecto Allee fueron descritos en especies animales, tales como rotíferos y platelmintos, en las cuales se encontró una mayor sobrevivencia en grupos de individuos de una misma especie

expuestos a químicos o radiación ultravioleta, en comparación a individuos en ausencia de conespecíficos y expuestos a los mismos factores externos (Allee & Wilder, 1938; Allee & Rosenthal, 1949). En plantas, el fenómeno de efecto Allee ha sido escasamente evaluado, siendo descrito principalmente en la reproducción de especies raras o amenazadas por factores tales como la fragmentación de poblaciones y la herbivoría (Silander, 1978; Lamont et al., 1993; Widén, 1993; Hackney & McGraw, 2001). En la reproducción de plantas, el efecto Allee puede producirse en respuesta a una disminución en la polinización de poblaciones vegetales de reducido tamaño y/o un alto grado de aislamiento (Groom, 1998; Rathcke & Jules, 1993; Stephens et al., 1999). Esta disminución estaría determinada por la actividad de polinizadores y la cantidad de polen disponible, factores que constituyen importantes limitantes del éxito reproductivo de las plantas (Bierzychudek, 1981; Ashman et al., 2004). La disminución del éxito reproductivo individual en poblaciones vegetales de menor tamaño, que se produce como consecuencia de una reducción en la polinización, ha sido denominada efecto Allee ecológico (Courchamp et al., 2008). Las especies vegetales cuya polinización depende de la actividad de vectores animales presentarían una mayor susceptibilidad de experimentar este efecto (Vázquez, 2007), aunque también podría presentarse en plantas polinizadas por el viento, debido a que pequeñas poblaciones de estas plantas tendrían una menor probabilidad de recepción de polen en estigmas (Courchamp et al., 2008).

La actividad y la composición de polinizadores son directamente influenciadas por el número o densidad de plantas con flores (e.g. Thomson, 1982; Jennersten, 1988; Feinsinger et al. 1991; Steven et al., 2003). En general, las poblaciones o parches vegetales de mayor tamaño y/o densidad atraen un mayor número de polinizadores,

cada uno de los cuales además puede visitar una mayor cantidad de flores respecto a la cantidad visitada en parches de menor tamaño (Sih & Baltus, 1987; Goulson, 2003). La mayor llegada de polinizadores en parches vegetales de mayor tamaño sería explicada porque estos parches pueden ser más fácilmente detectados y/o porque al visitar poblaciones con una mayor concentración de recursos florales, los polinizadores pueden reducir el tiempo de búsqueda de polen o néctar y consecuentemente, reducir sus costos energéticos (Kacelnik et al., 1986; Goulson, 2003).

Dado que la tasa de visita de polinizadores incrementa la recepción de polen en los estigmas (Engel & Irwin, 2003), un aumento en las tasas de visita de polinizadores a poblaciones vegetales de mayor tamaño o densidad puede condicionar la existencia de una relación positiva entre el éxito reproductivo individual (número de semillas por fruto o proporción de óvulos fertilizados) y la densidad de plantas de una misma especie (Sih & Baltus, 1987; Ågren, 1996; Groom, 1998; Forsyth, 2003; Ward & Johnson, 2005). Sin embargo, cabe destacar que la relación entre el éxito reproductivo individual y el número o densidad de plantas conespecíficas sería principalmente unimodal, dado que la facilitación intraespecífica por polinizadores se produciría hasta un determinado nivel o umbral de tamaño poblacional, sobre el cual la competencia intraespecífica por el servicio de polinización puede llegar a ser más importante (Feinsinger, 1987; Hegland et al., 2009). En adición al número de polinizadores atraídos (tasas de visita), el número o densidad de plantas con flores influencia la cantidad y tipo de polen transferido por visita de polinizador. En una especie vegetal que presenta una densidad poblacional muy baja, la cantidad de polen intraespecífico transferida por visita puede ser reducida e insuficiente (Rathcke, 1983). Esto estaría vinculado a una menor disponibilidad de polen intraespecífico y a la conducta de forrajeo de polinizadores

generalistas, los cuales realizan una polinización ineficiente en plantas raras dado que pueden transferir a éstas una mayor cantidad de polen heteroespecífico proveniente de especies con mayor densidad poblacional (Kunin, 1993). El tamaño de las poblaciones vegetales puede afectar también la calidad del polen transferido por los polinizadores, la cual constituye un factor limitante del éxito reproductivo individual, el que incluye no sólo la producción de semillas, sino que también su calidad (Ashman et al., 2004). En poblaciones de reducido tamaño, las plantas pueden recibir polen de menor calidad, dado que la transferencia de polen puede producirse principalmente entre individuos relacionados genéticamente, lo que podría dar cuenta de depresión por endogamia biparental (Ellstrand & Elam, 1993). Adicionalmente, en estas poblaciones se ha evidenciado un mayor nivel de autofertilización como consecuencia de una menor visita de polinizadores, lo cual puede condicionar la existencia de depresión por endogamia uniparental (Raijmann et al., 1994; Courchamp et al., 2008). Debido a los efectos de la depresión por endogamia, las semillas de plantas en poblaciones de bajo tamaño pueden presentar un menor porcentaje de germinación y un menor peso, en comparación a las semillas provenientes de poblaciones de mayor tamaño (Menges, 1991; Heschel & Paige, 1995; Naito et al., 2008), lo que constituye un efecto Allee genético (Courchamp et al., 2008). Las plantas en poblaciones de reducido tamaño pueden presentar también una mayor proporción de semillas abortadas por fruto, como consecuencia de la depresión por endogamia (Donohue, 1998).

La variación en el número o densidad de plantas con flores puede ejercer una mayor influencia sobre el éxito reproductivo de especies vegetales con mecanismos de autoincompatibilidad genética que impiden la autopolinización (Ellstrand & Elam, 1993). Estas especies serían más vulnerables a los efectos de una reducción en el tamaño

poblacional sobre la actividad de polinizadores y podrían presentar una mayor probabilidad de experimentar un efecto Allee, debido a que su reproducción depende exclusivamente de la fertilización cruzada mediada por polinizadores y además, de la disponibilidad de individuos genéticamente compatibles (Aizen et al., 2002). Sin embargo, el éxito reproductivo de individuos de especies vegetales que presentan autocompatibilidad genética también sería afectado negativamente por una reducida actividad de polinizadores en poblaciones vegetales de baja densidad o tamaño, si mediante la fertilización cruzada incrementa el desempeño reproductivo en cuanto a producción y calidad de semillas (Travis, 1984; Karoly, 1992) y/o si las especies autocompatibles carecen de mecanismos de autopolinización autónoma (Parker, 1997; Groom, 1998).

Plantas invasoras y efecto Allee

Algunos modelos teóricos sugieren que la ocurrencia de un efecto Allee puede limitar la propagación y rango de distribución de especies invasoras (Keitt et al., 2001). La existencia de un efecto Allee determinaría una reducción en la tasa de propagación de un organismo invasor (Lewis & Kareiva, 1993; Taylor et al., 2004) y podría afectar la probabilidad de su establecimiento, la cual constituye un componente crítico del proceso de invasión (Leung et al., 2004). La evaluación de los efectos de la densidad o número de conespecíficos sobre la adecuación biológica de individuos de especies invasoras podría permitir una mejor estimación de la probabilidad de invasión de organismos que pueden producir una gran pérdida de biodiversidad, tales como algunas plantas exóticas invasoras (Richardson et al., 2000; Sala et al., 2000). Existen pocos estudios que evalúen la existencia de efectos Allee en plantas invasoras, a

pesar de que la mayoría de las invasiones se inician con un reducido número de individuos, lo cual incrementa la probabilidad de ocurrencia de un efecto Allee (Lewis & Kareiva, 1993). En plantas invasoras, este fenómeno ha sido determinado específicamente en la reproducción de algunas especies introducidas tales como *Raphanus sativus* y *Vincetoxicum rossicum*, encontrándose en individuos un descenso en la proporción de flores que producen frutos, la producción de semillas por fruto y la tasa de germinación de semillas, a menores tamaños poblacionales (Cappuccino, 2004; Davis et al., 2004 a, b; Elam et al., 2007). Sin embargo, estos estudios no han evaluado si la actividad de polinizadores condiciona o media la existencia de un efecto Allee en la reproducción. Dado que la reproducción y propagación de muchas especies vegetales introducidas depende de polinizadores mutualistas (Richardson et al., 2000), el grado de invasividad de una planta introducida podría depender de la forma en que su tamaño o densidad poblacional influencia la actividad de polinizadores.

En el presente estudio se evaluará el efecto del número de individuos de la especie vegetal *Eschscholzia californica* (Papaveraceae) sobre la visita de polinizadores y la reproducción de individuos conespecíficos. Esta especie es originaria de la zona oeste de Norteamérica y fue introducida en otras áreas del mundo, entre las que se encuentra Chile (Cook, 1962). La introducción de *Eschscholzia californica* en Chile se habría producido durante la segunda mitad del siglo XIX y a comienzos del siglo XX como consecuencia de su incorporación en jardines botánicos y de la importación desde California de semillas de alfalfa contaminadas (Leger & Rice, 2003). *Eschscholzia californica* es considerada una especie invasora en nuestro país (Arroyo et al., 2000; Leger & Rice, 2003). Esta especie vegetal en su área geográfica de origen es polinizada principalmente por insectos, entre los que destacan abejas y abejorros

(Cook, 1962). En un estudio en el cual se registraron las tasas de visita de insectos en parcelas establecidas en poblaciones de *Eschscholzia californica* de la zona central de Chile, se determinó que las flores de esta especie vegetal son visitadas por especies de los órdenes Himenoptera, Coleoptera, Diptera y Lepidoptera y que la producción de semillas de *Eschscholzia californica* depende de la actividad de polinizadores (Arredondo-Núñez, 2011). Además, se ha descrito que los individuos de *Eschscholzia californica* en poblaciones de localidades de Chile y en California son en su mayoría autoincompatibles (Cook, 1962; Leger & Rice, 2007). En un estudio posterior realizado en un gradiente altitudinal en Chile central, Arredondo-Núñez (2011) determinó la existencia de poblaciones autoincompatibles y poblaciones que presentan autocompatibilidad parcial. Se ha descrito que aquellos individuos de *Eschscholzia californica* que exhiben un grado de autocompatibilidad genética producen más semillas mediante la fertilización cruzada, en comparación a la autopolinización (Cook, 1962; Arredondo-Núñez, 2011). En consideración a las características anteriormente mencionadas, *Eschscholzia californica* constituiría un modelo de estudio adecuado para evaluar si existe un efecto positivo del número de plantas conespecíficas sobre la visita de polinizadores y si este efecto puede condicionar una relación positiva entre la reproducción de individuos de *E. californica* y el número de conespecíficos.

Hipótesis

H₁: Si un incremento en el número de individuos de *Eschscholzia californica* resulta más atractivo para el forrajeo de polinizadores, se esperaría encontrar:

1. Una relación positiva entre el número de individuos de *E. californica* y la tasa de visita de polinizadores a individuos conespecíficos.
2. Una relación positiva entre el número de individuos de *E. californica* y la producción de frutos y semillas de individuos conespecíficos (efecto Allee).

H₂: Si la tasa de visita de polinizadores es afectada positivamente por el número de individuos de *E. californica* y la fertilización cruzada aumenta con la visita de polinizadores, se esperaría encontrar:

Una relación positiva entre el número de individuos de *E. californica* y la calidad de las semillas de individuos conespecíficos.

OBJETIVO GENERAL

- Evaluar el efecto del número de individuos de *E. californica* sobre la visita de polinizadores y la reproducción de plantas conespecíficas.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- I. Evaluar el grado de dependencia de la producción de semillas de *E. californica* sobre la visita de polinizadores.
- II. Caracterizar la composición y tasa de visita de polinizadores a individuos de *E. californica* en parches que difieren en número de plantas conespecíficas.
- III. Evaluar la producción de frutos y semillas de individuos de *E. californica* en parches que difieren en número de plantas conespecíficas.
- IV. Evaluar la calidad de las semillas de *E. californica* (germinación y masa), en parches que difieren en número de plantas conespecíficas.

2. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE Y DEL ÁREA DE ESTUDIO

Eschscholzia californica pertenece a la familia Papaveraceae y ha sido descrita como una hierba perenne (Quiroz et al., 2009). Presenta hojas de láminas muy divididas, con segmentos lineares, de 10 a 25 cm de largo y glaucas. Las flores son solitarias, anaranjadas, dialipétalas y de 2 a 8 cm de diámetro (Hoffmann, 1998). Presentan un estilo filiforme y estambres numerosos, insertos en una dilatación del eje floral (Villagrán et al., 2007). La apertura de la flor se prolonga por cinco días y durante este tiempo las flores se cierran de noche y en las horas del día en que llueve o el cielo está nublado (Villagrán et al., 2007). Se reproduce a través de semillas y el fruto es una vaina dehiscente. El período de floración de *E. californica* abarca desde septiembre hasta mayo (Hoffmann, 1998). El hábitat de esta especie vegetal corresponde a terraplenes de la línea férrea, sitios baldíos, praderas perturbadas y ocasionalmente invade cultivos (Quiroz et al., 2009). En Chile se distribuye desde la Región de Coquimbo y hasta la Región de la Araucanía (Quiroz et al., 2009). La distribución altitudinal de *E. californica* en su área nativa abarca desde el nivel del mar y hasta los 2.000 m.s.n.m. (Cook, 1962). En nuestro país, *E. californica* presenta una distribución altitudinal similar (Arredondo-Núñez, 2011).

El sitio de estudio corresponde a un predio particular localizado en Santo Domingo (33°52' S; 71°35' W), V Región, perteneciente a Chile central (Fig. 1). El sitio de estudio se encuentra a una altitud de 115 m.s.n.m. y se caracteriza por la dominancia de la especie vegetal *E. californica* (Fig. 4a). En baja frecuencia fueron observadas especies vegetales tales como: *Chrysanthemum coronarium*, *Verbascum virgatum*, *Rubus*

ulmifolius, *Muehlenbeckia hastulata* y *Rumex* sp. El área de estudio presenta un bioclima Mediterráneo pluviestacional (Luebert & Pliscoff, 2006).

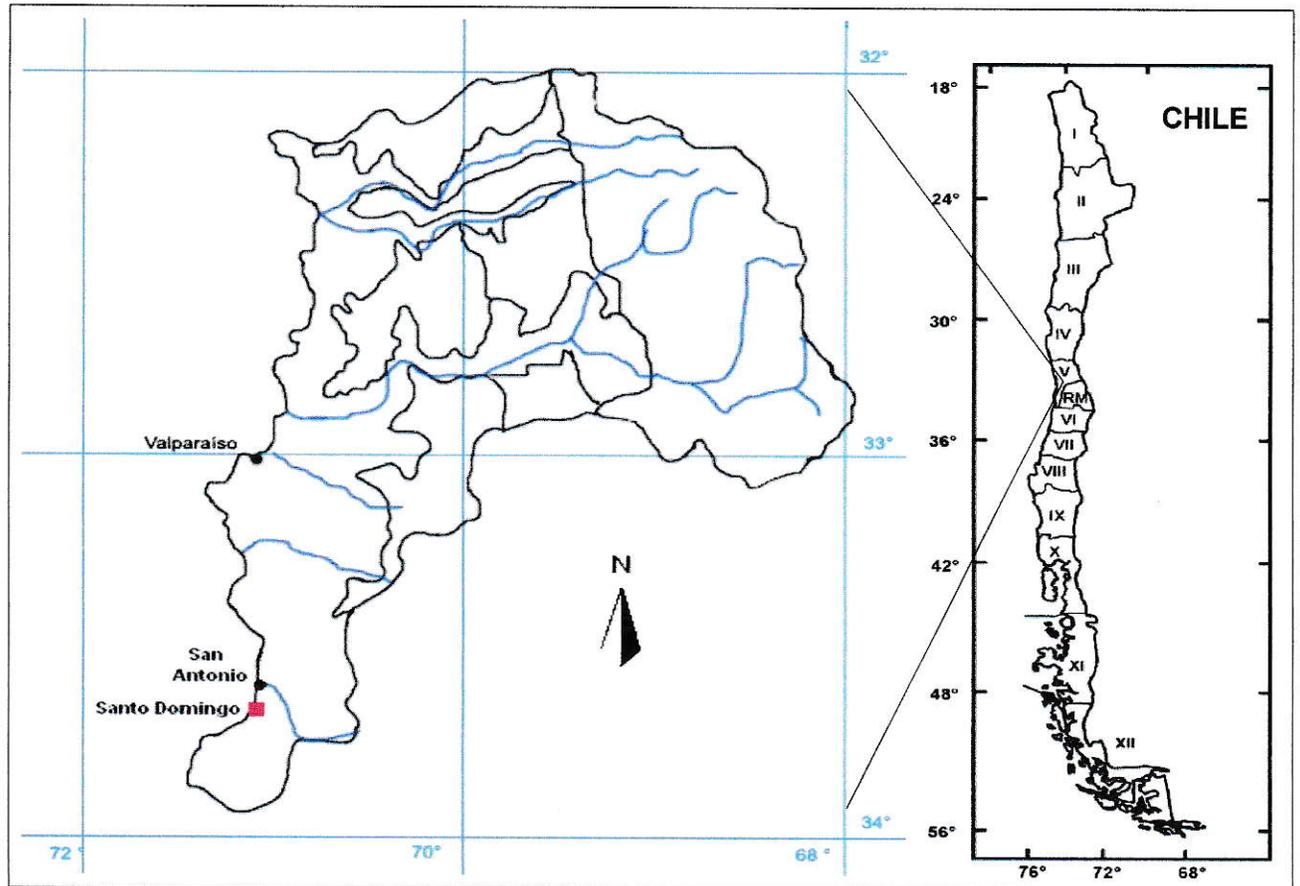


Fig. 1: Ubicación geográfica del área de estudio, la cual se encuentra destacada en rojo.

3. METODOLOGÍA

3.1. Dependencia de polinizadores para la producción de semillas

Mediante un experimento de exclusión de polinizadores (e.g. Muñoz & Cavieres, 2008) se evaluó si los individuos de *Eschscholzia californica* del área de estudio dependen de la visita de insectos polinizadores para producir semillas. En el mes de noviembre de 2010, durante el máximo de la época de floración de *E. californica* (V. Anic, observación personal), se seleccionaron en forma aleatoria un total de 65 individuos de esta especie, los cuales se encontraban separados por una distancia igual o superior a 2 m. En cada uno de estos individuos se seleccionó en forma aleatoria a una flor en etapa de pre-antesis para ser asignada a un tratamiento de exclusión de polinizadores y a otra flor en etapa de pre-antesis para permanecer expuesta a polinizadores (control). Los botones florales asignados al tratamiento de exclusión de polinizadores fueron cubiertos con bolsas de género (tul) semi-transparente (Fig. 2) y los botones florales asignados al tratamiento de polinización natural fueron marcados con un hilo. En el mes de diciembre de 2010 se colectaron los frutos (vainas) de los dos tratamientos para cuantificar el número de semillas por fruto.

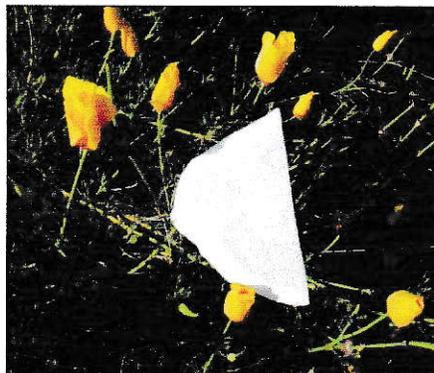


Fig. 2: Bolsa de género tul usada en el tratamiento de exclusión de polinizadores.

3.2. Efecto del número de plantas conespecíficas sobre la tasa de visita de polinizadores y la reproducción de individuos de *Eschscholzia californica*

Mediante la realización de un experimento manipulativo de campo se evaluó el efecto del número de individuos de *E. californica* en floración sobre la visita de polinizadores y la reproducción de individuos de esta especie. En el sitio de estudio se estableció durante el mes de noviembre de 2010 un montaje experimental constituido por un total de 33 parches, en los cuales se dispuso en forma aleatoria a los siguientes tratamientos: i) 2 individuos, ii) 8 individuos y iii) 16 individuos de *E. californica* en floración (Fig. 3 y 4 b). Se establecieron 11 réplicas por cada tratamiento y cada parche estuvo constituido por individuos de *E. californica* en flor pre-existentes en el área de estudio y adyacentes (vecinos). La distancia entre parches experimentales correspondió a 14 m. Esta distancia fue seleccionada con el objeto de evitar que la respuesta de los polinizadores a los tratamientos de número de plantas conespecíficas (tamaño de parche) fuese afectada por parches adyacentes (e.g. Elliott & Irwin, 2009). En montajes experimentales de parches vegetales separados por una distancia superior a 10 m, se ha evidenciado que la visita de algunas especies de abejas se encuentra restringida a determinados parches vegetales, lo que restringe por consiguiente el flujo de polen (Osborne & Williams, 2001).

Las flores de todos los individuos de *E. californica* presentes en un radio de 14 m alrededor de cada parche experimental fueron eliminadas. También se eliminaron (cortaron) las flores de todos los individuos heteroespecíficos que se encontraban alrededor y dentro de cada parche, con el objeto de evitar que la respuesta de los polinizadores a los tratamientos de número de individuos de *E. californica* fuese

afectada por la presencia de otras especies vegetales que pudiesen ser atractivas para los polinizadores (Molina-Montenegro et al., 2008). Se mantuvo a todos los individuos de *Eschscholzia californica* que se encontraban alrededor de cada parche experimental y sólo fueron cortadas sus flores, con el objeto de evitar alterar la posible existencia de competencia intraespecífica por agua o nutrientes, dado que ésta puede afectar la producción de semillas (Wallace & O'Dowd, 1989). Por cada uno de los parches experimentales se determinó el número total de flores abiertas (en antesis) y el espaciamiento entre individuos vecinos o densidad *sensu stricto*, dado que estos factores pueden influenciar la visita de polinizadores (Kunin, 1997). El número total de flores abiertas por parche fue cuantificado en la mitad del período de registro de visitas de polinizadores. Para evaluar el espaciamiento entre individuos, se determinó en los parches la distancia promedio al vecino (individuo con flores) más cercano. En las réplicas de los tratamientos (i) y (ii) se midió la distancia al vecino más cercano en todos los individuos presentes, mientras que en el tratamiento de 16 individuos de *E. californica* en floración, se midió la distancia al vecino más cercano en 8 individuos elegidos aleatoriamente. También se midió el largo y ancho de cada parche experimental.

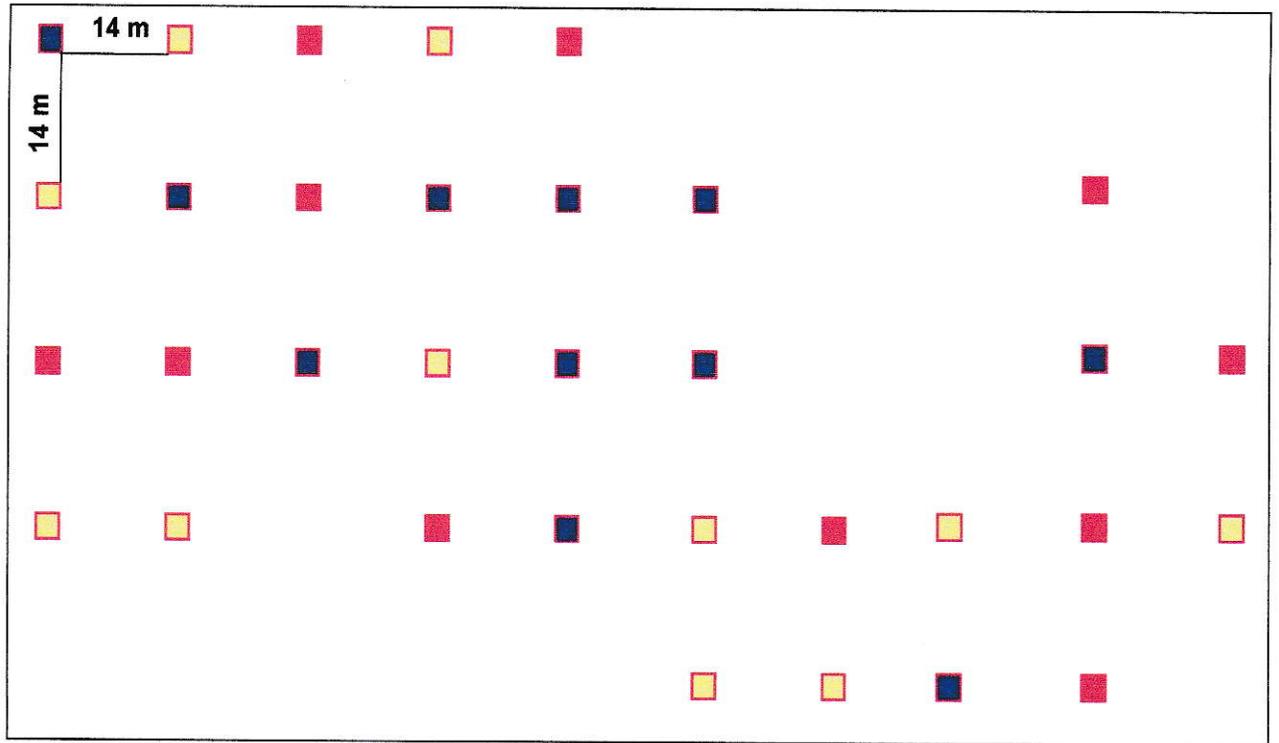


Fig. 3: Diseño del montaje experimental constituido por tratamientos de número de individuos de *Eschscholzia californica* en floración (N = 33 parches). Los cuadrados azules, amarillos y rojos corresponden a los tratamientos de 2, 8 y 16 plantas conespecíficas, respectivamente.



Fig. 4: Sitio de estudio en Santo Domingo (V Región), antes de la realización del experimento manipulativo de campo (A) y montaje experimental establecido (B), constituido por parches con 2, 8 y 16 individuos de *Eschscholzia californica* en floración.

3.3. Tasa de visita de polinizadores

La tasa de visita de insectos polinizadores a individuos de *Eschscholzia californica* y la identidad de los polinizadores, fueron registradas en cada uno de los parches experimentales durante 17 días soleados, desde el día 5 y hasta el día 23 de noviembre de 2010. Se consideró como una visita de un insecto polinizador a una planta, cuando éste se posicionó sobre una flor abierta de la planta y tuvo contacto con el estigma o las anteras. La metodología de observación de la visita de polinizadores fue similar a la usada por Muñoz & Cavieres (2008). Se realizaron 4 períodos de observación de 10 minutos por hora. La hora de inicio de observación de polinizadores varió entre las 10:15 y 11:50 A.M. y la hora de término fluctuó entre las 4:30 y 5:00 P.M. La hora de inicio y de término de registro de polinizadores fue dependiente de las condiciones del tiempo climático, las cuales afectaron la apertura y cierre de las flores. La tasa de visita de polinizadores fue calculada como el número de visitas de polinizadores por planta y por 10 minutos de observación. Las tasas de visita fueron corregidas por el número total de flores en anthesis registradas para cada planta focal. Se obtuvo un valor promedio de tasa de visita de polinizadores por parche, con las tasas de visita determinadas para los períodos de 10 minutos de observación. En los parches del tratamiento de menor número de individuos de *E. californica*, se registró la visita de polinizadores en un individuo, mientras que en los parches de los tratamientos (ii) y (iii) se registró la visita de polinizadores en 4 y 8 individuos focales, respectivamente. Los parches del tratamiento de 16 plantas conespecíficas fueron divididos en dos áreas, en las cuales se efectuó la observación de polinizadores en 4 individuos focales en forma simultánea. Las visitas de polinizadores fueron registradas por 3 observadores. Por cada planta focal de los parches experimentales, se obtuvieron registros de visitas de polinizadores para cada una de las horas de

observación. Para ello, cada observador registró la visita de polinizadores en 11 parches y en forma secuencial, comenzando cada día con un parche diferente. El tiempo total de observación por planta focal ($n = 143$) fluctuó entre las 2 horas y 40 minutos y las 3 horas y 50 minutos, con un valor promedio correspondiente a 3 horas y 13 minutos. Fueron considerados como insectos polinizadores, aquellos pertenecientes a las familias señaladas en la Tabla 1. En el cálculo de tasa de visita, no fueron incluidos visitantes florales pertenecientes a familias tales como: Coccinellidae y Scarabaeidae (Coleoptera), Muscidae (Diptera), Tiphiidae (Himenoptera) y hemípteros.

3.4. Producción de frutos y semillas

Se determinó la proporción de flores que produjeron frutos y la cantidad de semillas por fruto (vaina) y por flor, en individuos de *E. californica* presentes en los parches experimentales. Para determinar estas variables, fueron seleccionados los 4 individuos focales del tratamiento de 8 plantas de *E. californica* (que fueron escogidos aleatoriamente) y 10 individuos del tratamiento de 16 plantas conespecíficas, siendo incluidos los focales. En cada uno de los individuos seleccionados y en todos los individuos del tratamiento de menor número de conespecíficos, fueron elegidas en forma aleatoria 10 flores en etapa de pre-antesis. Estas flores fueron marcadas con hilo (Fig. 5), para la posterior determinación de la proporción de flores que produjeron frutos y la cuantificación de la producción de semillas por fruto. Las flores en etapa de pre-antesis fueron marcadas los días 4 (3 flores por planta), 7 (5 flores por planta) y 12 (2 flores por planta) de noviembre de 2010, dentro del período de registro de visitas de polinizadores. La apertura de flores seleccionadas fue registrada dos días después de su marcaje. Durante la segunda mitad del mes de diciembre de 2010, fueron colectadas las vainas (maduras) producidas por las flores marcadas por individuo, las

cuales fueron dispuestas en bolsas de papel individuales y almacenadas en oscuridad y a temperatura ambiente. Debido a la existencia de herbivoría de frutos, algunas vainas fueron colectadas en forma previa a que las semillas alcanzaran su tamaño máximo (maduración completa). Las semillas de estas vainas no fueron incluidas en la determinación de la masa y germinación de semillas de los tratamientos de número de individuos de *E. californica*.

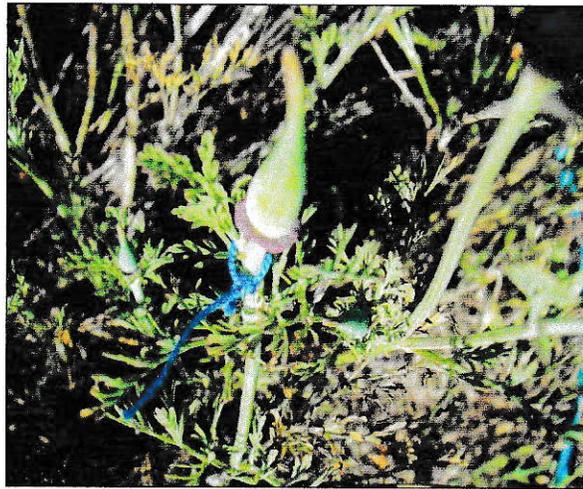


Fig. 5: Flor en etapa de pre-antesis o botón floral marcado con hilo, para la posterior determinación de la formación de fruto y cuantificación del número de semillas por fruto.

3.5. Germinación y masa de semillas de *Eschscholzia californica* en parches de diferente tamaño

Se determinó la proporción de semillas germinadas en el tiempo en cada uno de los tratamientos de número de individuos de *E. californica*. De las vainas colectadas, fueron seleccionadas al azar entre 2 y 6 vainas por individuo de los parches del tratamiento de dos plantas conespecíficas, mientras que para el tratamiento de ocho plantas de *E. californica*, fueron seleccionados aleatoriamente entre 3 y 4 individuos y

por cada uno de éstos entre 2 y 5 vainas. Se seleccionó en forma aleatoria a 5 individuos de los parches del tratamiento de mayor número de plantas conespecíficas y por cada uno de estos individuos, fueron seleccionadas al azar entre 2 y 3 vainas. Por cada vaina fueron seleccionadas 5 semillas para ser germinadas sobre papel filtro húmedo dispuesto en placas de Petri. Las placas de Petri con las semillas fueron colocadas en una cámara de crecimiento para que la germinación se produjera en una condición controlada de temperatura (20° C) y en oscuridad. Se ha probado que estas condiciones son requeridas para la germinación de semillas de *E. californica* (Cook, 1962). En general, el tiempo de aparición de la radícula en las semillas varía entre 3 y 6 días, pero algunas semillas pueden requerir de una mayor cantidad de tiempo (Cook, 1962). En consideración a lo anterior, el conteo de las semillas germinadas por cada tratamiento de número de individuos de *E. californica* se efectuó cada dos o tres días y durante 3 semanas consecutivas. Al término de cada observación se determinó la proporción de semillas germinadas. En forma previa al experimento de germinación, se determinó la masa promedio de semillas por fruto en cada una de las réplicas de los tratamientos de tamaño poblacional. Se seleccionaron entre 4 y 5 vainas de un individuo del tratamiento de menor número de plantas de *E. californica* en floración, mientras que para el tratamiento de 8 plantas conespecíficas, fueron seleccionados entre 4 y 5 individuos y por cada uno de éstos entre 3 y 5 vainas. Se seleccionaron 9 individuos por réplica del tratamiento de 16 plantas conespecíficas (a excepción de dos réplicas, donde se dispuso de 5 y 6 individuos) y por cada uno de estos individuos fueron seleccionadas entre 4 y 5 vainas. Las semillas de las vainas seleccionadas fueron contabilizadas y pesadas en una balanza analítica HiTech ($\pm 0,0001g$ de precisión). En forma previa a la determinación de su masa, todas las semillas fueron almacenadas en un sitio seco por cinco meses.

3.6. Análisis de datos

Mediante la prueba de Wilcoxon (no paramétrica), se analizaron las diferencias en la producción de semillas por fruto (vaina) de *E. californica* entre los tratamientos de exclusión de polinizadores y polinización natural. Respecto al experimento manipulativo de campo, se evaluó el efecto de los tratamientos de número de individuos conespecíficos en floración sobre: la tasa de visita de polinizadores a plantas, la producción de semillas por fruto, la proporción de flores que produjeron frutos y la masa de las semillas, mediante un análisis de covarianza (ANCOVA) de un factor, correspondiente al tamaño de las poblaciones o parches experimentales. En este análisis, el espaciamiento entre individuos (densidad) en los parches experimentales fue incorporado como una covariable. Para cuantificar el espaciamiento entre los individuos o densidad *sensu stricto* (Kunin, 1997) se calculó para cada parche el índice de Clark y Evans (CE, ecuación 1), el cual permite determinar si los individuos se encuentran distribuidos en forma agregada o aleatoria (Clark & Evans, 1954). El efecto de los tratamientos de número de individuos conespecíficos sobre la germinación de las semillas de *E. californica* en el tiempo, fue evaluado mediante un análisis de varianza (ANOVA) unifactorial de medidas repetidas.

$$CE = \frac{[\sum r / N]}{[1 / 2 \sqrt{\rho}]}$$

Ecuación 1

Donde:

N = Número de mediciones de distancia tomadas en una población o muestra.

r = Distancia de un individuo a su vecino más cercano.

ρ = Número de individuos por unidad de área.

Se realizó un análisis de varianza para evaluar el efecto de los tratamientos de número de plantas de *E. californica* sobre el número de flores abiertas en los parches experimentales. Mediante análisis de correlación (paramétrica y no paramétrica de Spearman), se examinó la relación entre el número de flores abiertas en parches de *E. californica* y las variables tasa de visita de insectos polinizadores y producción de frutos y semillas por fruto. La relación entre la tasa de visita de insectos polinizadores y las variables proporción de flores que produjeron frutos y número de semillas por fruto, también fue evaluada mediante análisis de correlación.

Se realizó un análisis de redundancia (RDA) para determinar la cantidad de varianza en la proporción de flores que produjeron frutos y el número de semillas por fruto que es explicada por las variables número de plantas de *E. californica* en floración y número de flores por parche experimental. El RDA es una técnica de análisis de gradiente directo, en la cual la variación en las variables respuesta es directa e inmediatamente relacionada a las variables predictoras determinadas (Lepš & Šmilauer, 2003). El uso de esta técnica es apropiado cuando existen variables explicativas categóricas y las variables respuesta presentan una respuesta de tipo lineal (Lepš & Šmilauer, 2003). La significancia estadística del modelo de ordenación (RDA) fue evaluada usando un test de permutación de Monte Carlo basado en la suma de todos los valores propios canónicos (Ter Braak & Šmilauer, 2002), considerando 499 permutaciones. Se realizaron análisis de redundancia parciales para determinar la fracción de la variación en la proporción de flores que produjeron frutos y el número de semillas por fruto que puede ser atribuida exclusivamente al número de plantas de *E. californica* en floración y la fracción de esta variación explicada sólo por el número de flores abiertas por parche experimental. Se realizó un RDA parcial donde el número de

flores por parche experimental fue considerado una covariable del número de plantas de *E. californica* en floración y un RDA parcial, donde el número de plantas conespecíficas fue considerado una covariable del número de flores por parche de *E. californica*. La significancia estadística de los modelos de ordenación parciales fue evaluada usando un test de permutación de Monte Carlo basado en la suma de todos los valores propios canónicos, considerando 499 permutaciones.

La tasa de visita de insectos polinizadores y la producción de frutos fueron normalizadas mediante la función arcoseno de la raíz cuadrada. Cuando los datos no presentaron normalidad a pesar de ser apropiadamente transformados, se realizaron pruebas no paramétricas (prueba de Wilcoxon, prueba de Kruskal-Wallis).

Se utilizó el programa CANOCO 4.5 para realizar el análisis de redundancia y los análisis de redundancia parciales (Ter Braak & Šmilauer, 2002) y el programa STATISTICA 6.0 para realizar las pruebas no paramétricas, los análisis de covarianza, el análisis de varianza de medidas repetidas y los análisis de correlación.

4. RESULTADOS

4.1. Dependencia de polinizadores para la producción de semillas en *Eschscholzia californica*

El número de semillas por fruto presenta diferencias altamente significativas entre los tratamientos de exclusión de polinizadores y polinización natural (prueba de Wilcoxon, $Z = 6,02$; $P < 0,05$). El tratamiento de exclusión de polinizadores presenta una producción de semillas por fruto muy baja, mientras que el tratamiento de polinización natural (control) presenta una producción de semillas mayor (Figura 6). La producción de frutos en el tratamiento de exclusión de polinizadores corresponde al 30,8 %, mientras que el tratamiento de polinización natural presenta un 92,3 % de frutos formados.

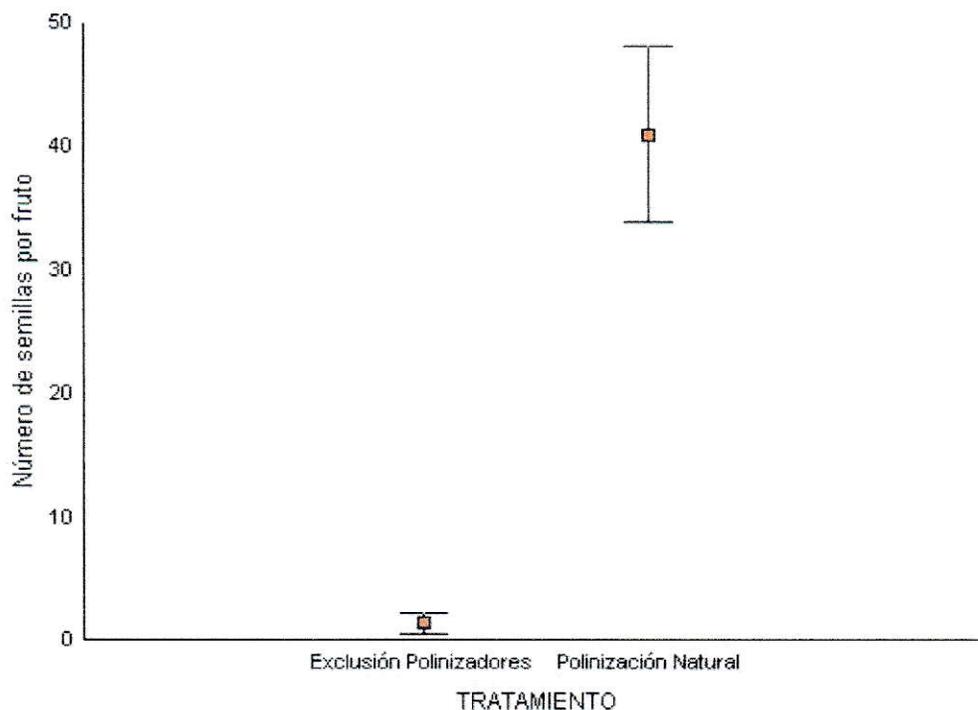


Fig. 6: Producción de semillas por fruto (valores promedio \pm 2 EE) en *Eschscholzia californica*, en los tratamientos de exclusión de polinizadores y polinización natural (en ambos casos N = 52 frutos).

4.2. Composición de insectos polinizadores en parches de *Eschscholzia californica*

Se identificó un total de 15 especies de insectos polinizadores pertenecientes a 4 órdenes y 7 familias (Tabla 1). Las familias más representadas fueron Apidae (4 especies) y Halictidae (4 especies). El orden Himenoptera presenta el mayor porcentaje de visitas registradas, correspondiente a 95,5 %. Este orden fue representado principalmente por la especie *Apis mellifera*, la cual presenta el 94,1 % del total de visitas registradas (2.724), siendo el insecto polinizador más abundante observado en los parches de *E. californica*. El orden Coleoptera presenta el 4,2 % del total de visitas registradas. La especie más abundante de este orden corresponde a *Arthrobrachus nigromaculatus*, la cual presenta el 4 % del número total de visitas registrado. Se registró un escaso número de visitas de insectos polinizadores pertenecientes a los órdenes Lepidoptera y Diptera, los que presentan el 0,2% y 0,1% del total de visitas registradas, respectivamente.

Tabla 1: Lista de insectos polinizadores registrados en parches de *Eschscholzia californica* que difieren en número de plantas conespecíficas con flores.

Orden/Familia	Especie
Himenoptera	
Apidae	<i>Apis mellifera</i>
	<i>Bombus terrestris</i>
	<i>Bombus funebris</i>
	Apidae 1
Colletidae	Colletidae 1
Halictidae	<i>Corynura chilensis</i>
	<i>Lasioglossum</i> sp.
	Halictidae 3
	Halictidae 4
1 No identificado	
Coleoptera	
Melyridae	<i>Arthrobrachus nigromaculatus</i>
1 No identificado	
Diptera	
Syrphidae	Syrphidae 1
Lepidoptera	
Nymphalidae	<i>Vanessa terpsichore</i>
Hesperiidae	<i>Hylephila</i> sp.

Los tratamientos de 2, 8 y 16 plantas de *E. californica* en floración presentan especies del orden Himenoptera compartidas, pertenecientes a las familias Apidae, Halictidae y Colletidae. Los porcentajes de visita determinados para estas familias son similares entre los tratamientos de número de plantas conespecíficas (Fig. 7). La especie *Apis mellifera* (Apidae) presenta el mayor porcentaje del total de visitas registradas en cada tratamiento (Fig. 7).

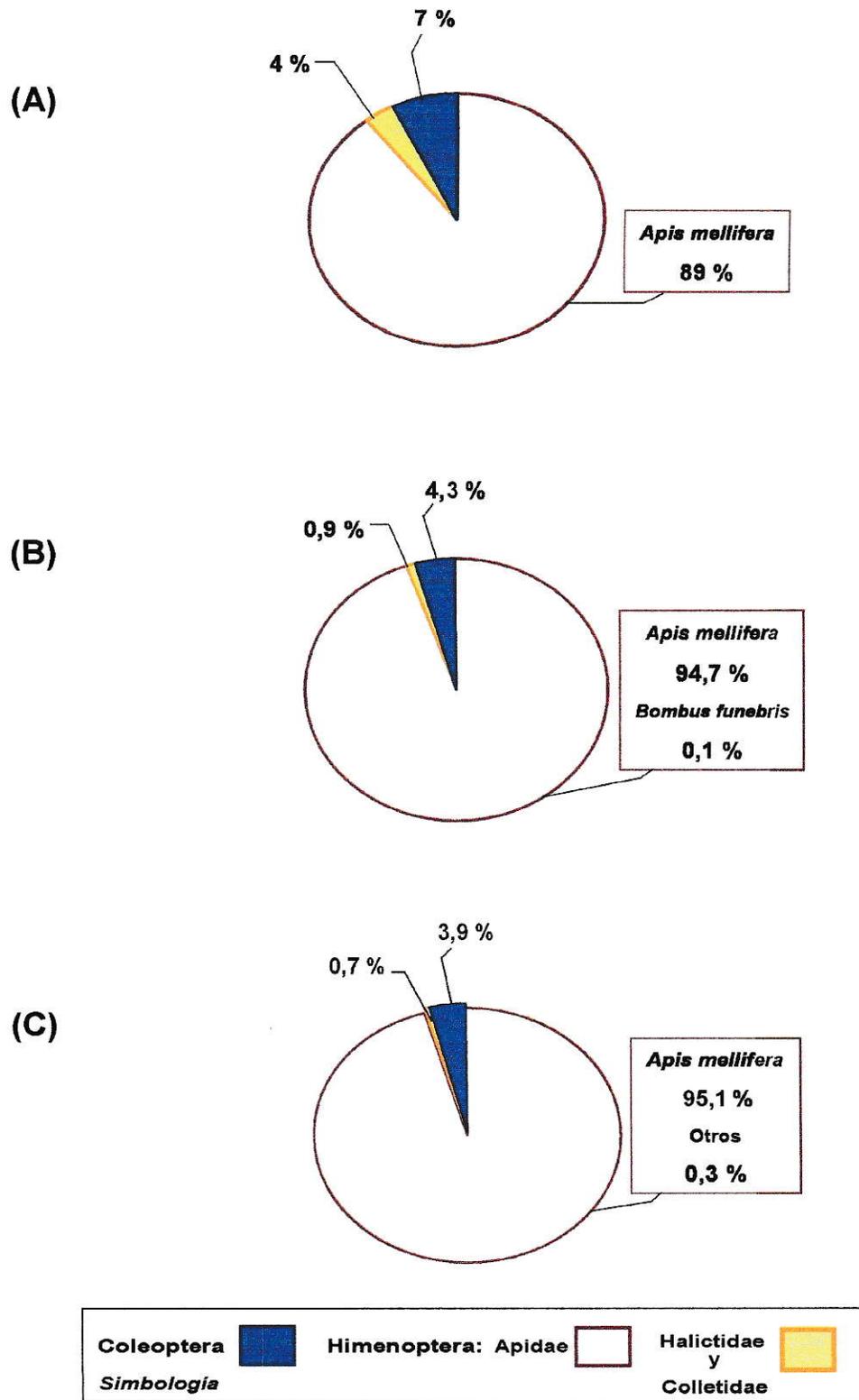


Fig. 7: Composición taxonómica de visitas de insectos polinizadores registradas (nivel de familia para el orden Himenoptera) en parches de *Eschscholzia californica* con: (A) 2 plantas, (B) 8 plantas y (C) 16 plantas en floración. En el recuadro se indica la abundancia relativa (%) del polinizador dominante.

4.3. Número de plantas conespecíficas y visita de polinizadores

Se determinó que el número de plantas de *E. californica* no afecta la tasa de visita de todo el ensamble de insectos polinizadores ($F_{(2, 29)} = 2,10$; $P = 0,141$; Fig. 8). El espaciamiento entre plantas o densidad *sensu stricto* tampoco afecta la tasa de visita de insectos polinizadores ($F_{(1, 29)} = 1,67$; $P = 0,206$).

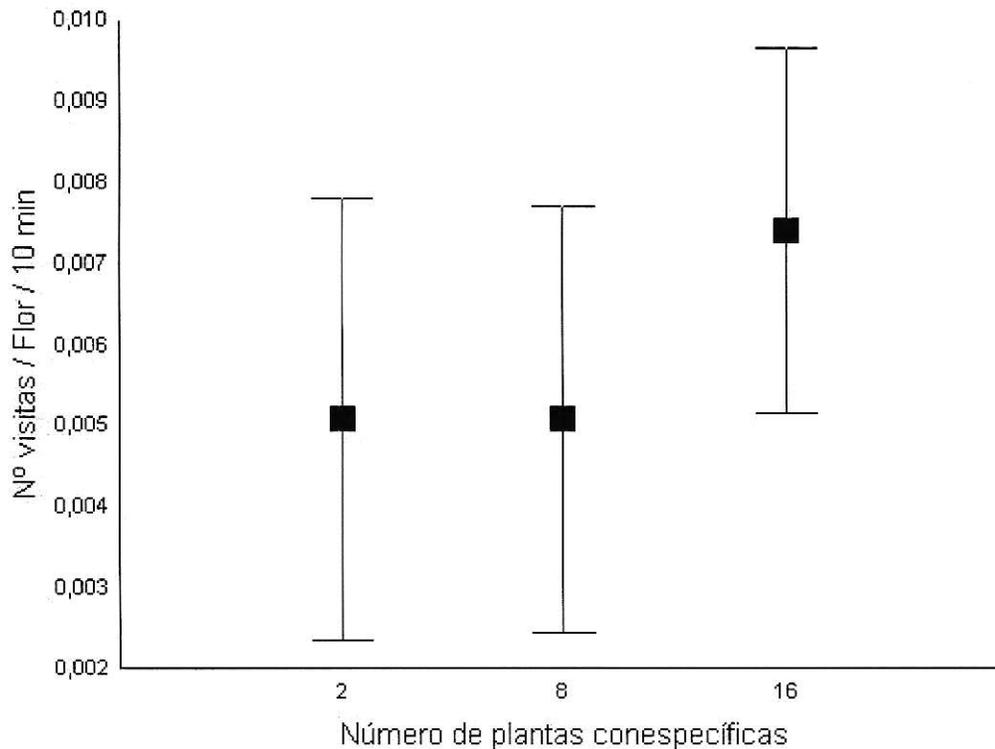


Fig. 8: Tasa de visita de insectos polinizadores (valores promedio \pm 2 EE) en parches de *E. californica* con diferente número de plantas.

Se realizó un análisis para evaluar sólo la respuesta de *Apis mellifera*, el polinizador dominante, en función del número de plantas conespecíficas (Fig. 9). La tasa de visita de esta especie no es afectada por el número de plantas de *E. californica* (prueba de

Kruskal-Wallis, $H = 3,267$; $P = 0,195$) y tampoco por la densidad o espaciamiento entre plantas conespecíficas ($r_s = 0,23$; $P > 0,05$).

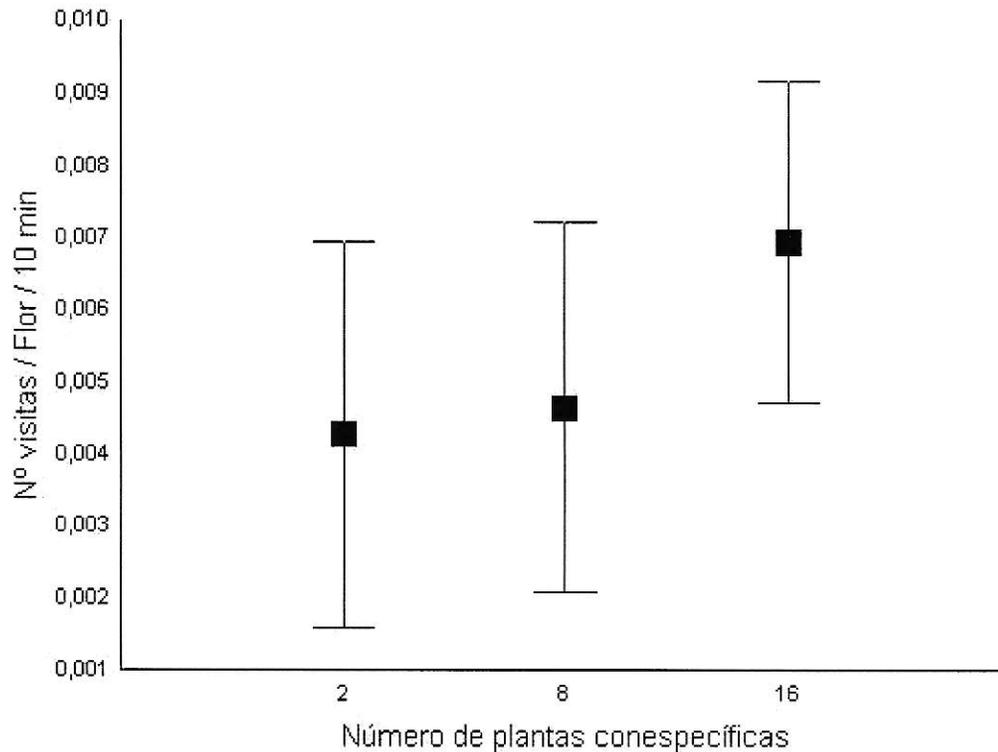


Fig. 9: Tasa de visita de *Apis mellifera* (valores promedio \pm 2 EE) en tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*.

El número de plantas conespecíficas se relacionó en forma positiva y significativa con el número de flores por parche experimental ($F_{(2, 30)} = 72,126$; $P < 0,0001$) (Fig. 10). Se evaluó el efecto de esta última variable sobre la tasa de visita de insectos polinizadores (Fig. 11 y 12). La tasa de visita de todo el ensamble de insectos polinizadores presenta una correlación positiva y significativa con el número de flores por parche de *E. californica* ($r_s = 0,38$; $P < 0,05$). La tasa de visita de *Apis mellifera* presenta una mayor correlación positiva y también significativa con el número de flores por parche de *E. californica* ($r_s = 0,46$; $P < 0,05$).

La tasa de visita de todo el ensamble de insectos polinizadores y la tasa de visita de *Apis mellifera*, no se correlacionan con otra medida de atracción, correspondiente a la densidad de flores por parche (Fig. 13 y 14).

Se determinó que el número total de flores por parche presenta una correlación positiva y significativa con el número promedio de flores ($r = 0,92$; $P < 0,0001$), el cual fue calculado con el número de flores de la mitad de las plantas por parche.

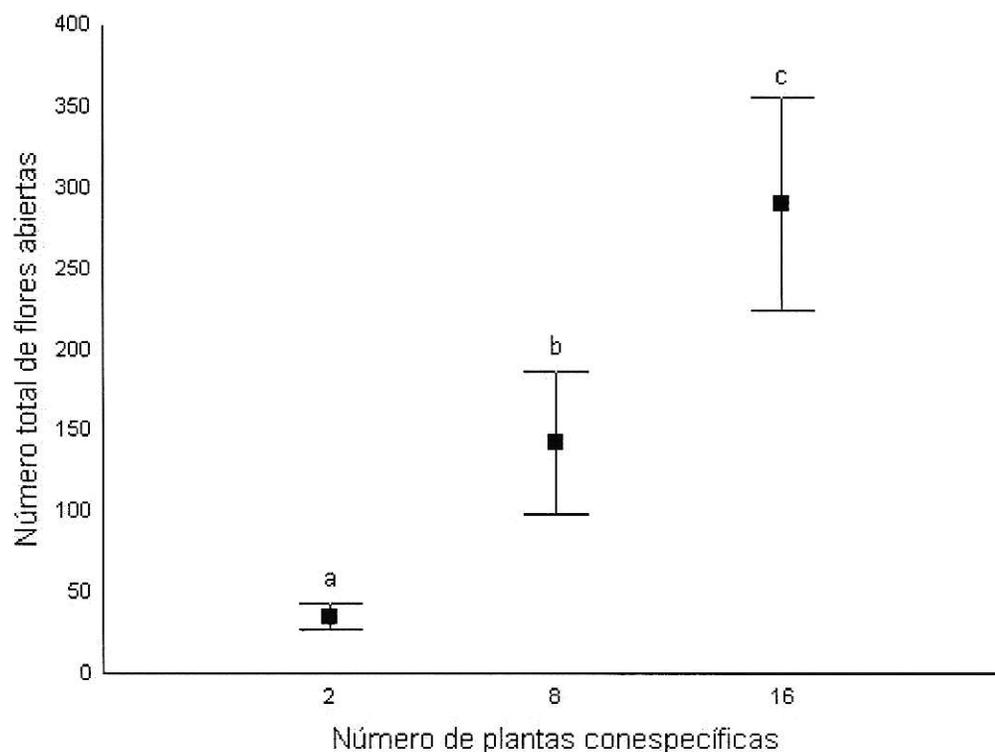


Fig. 10: Número de flores abiertas (valores promedio \pm 2 EE) en parches de *E. californica* que difieren en número de plantas conespecíficas. Letras diferentes en las barras de error indican diferencias significativas ($P < 0,001$) entre los valores promedio de número de flores abiertas, de acuerdo a comparaciones múltiples (test de Tukey). Se aplicó la transformación logarítmica $\ln(X+1)$ a los valores.

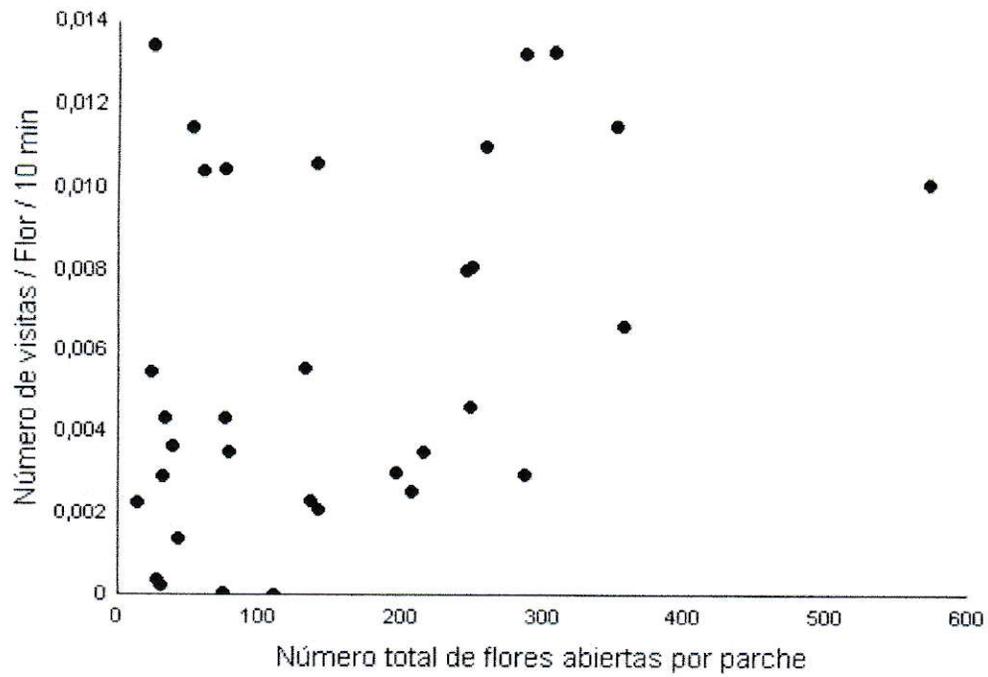


Fig. 11: Relación entre la tasa de visita promedio del ensamble de insectos polinizadores y el número de flores abiertas en parches de *E. californica*.

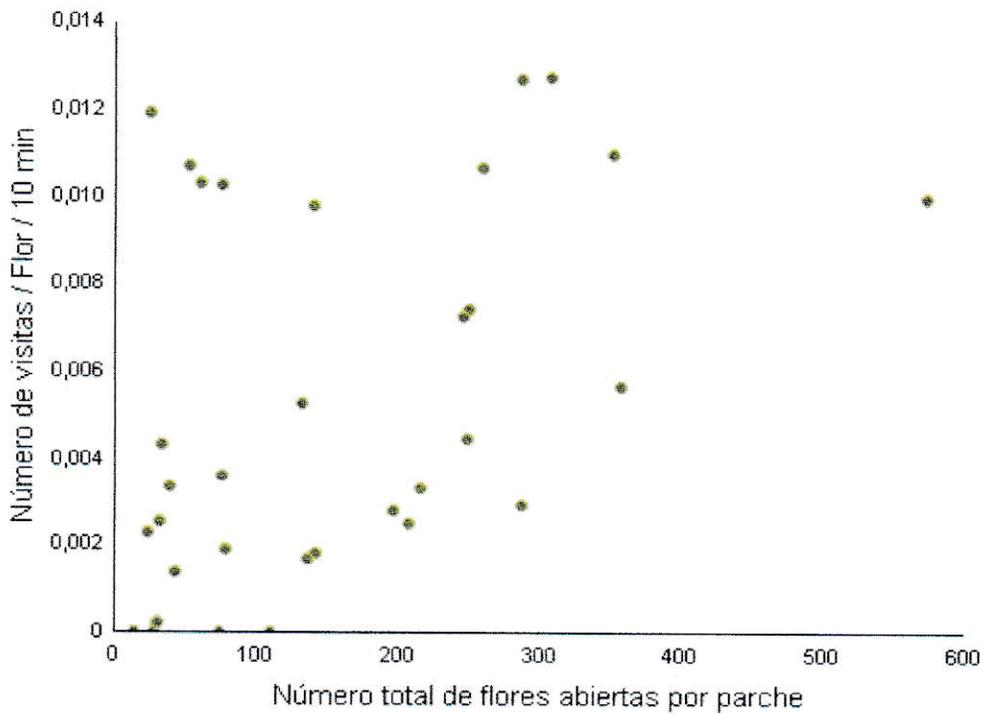


Fig. 12: Relación entre la tasa de visita promedio de *Apis mellifera* y el número de flores abiertas en parches de *E. californica*.

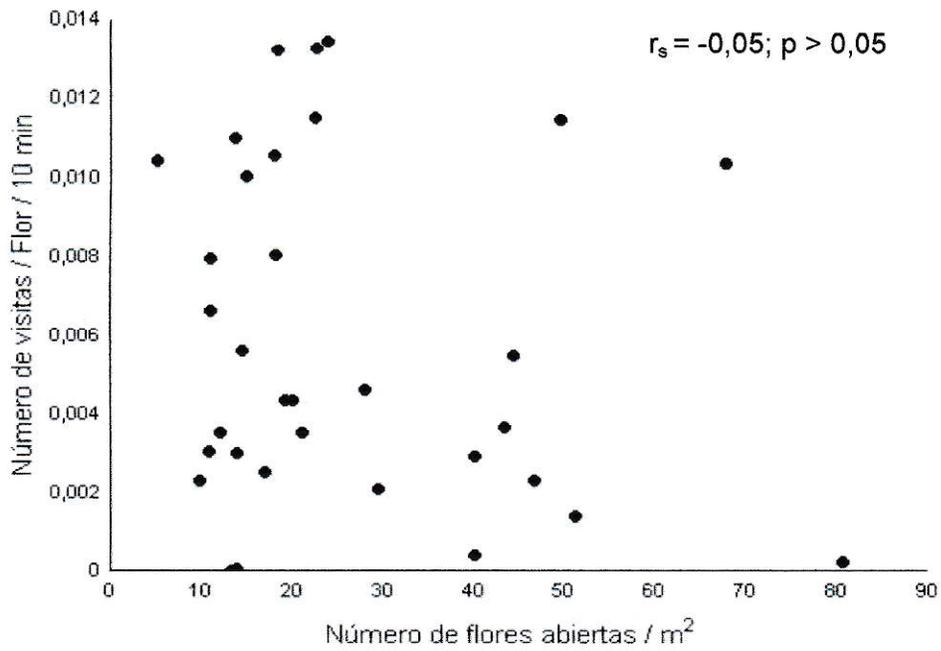


Fig. 13: Relación entre la tasa de visita promedio del ensamble de insectos polinizadores y la densidad de flores abiertas en parches de *E. californica* (de distinta área).

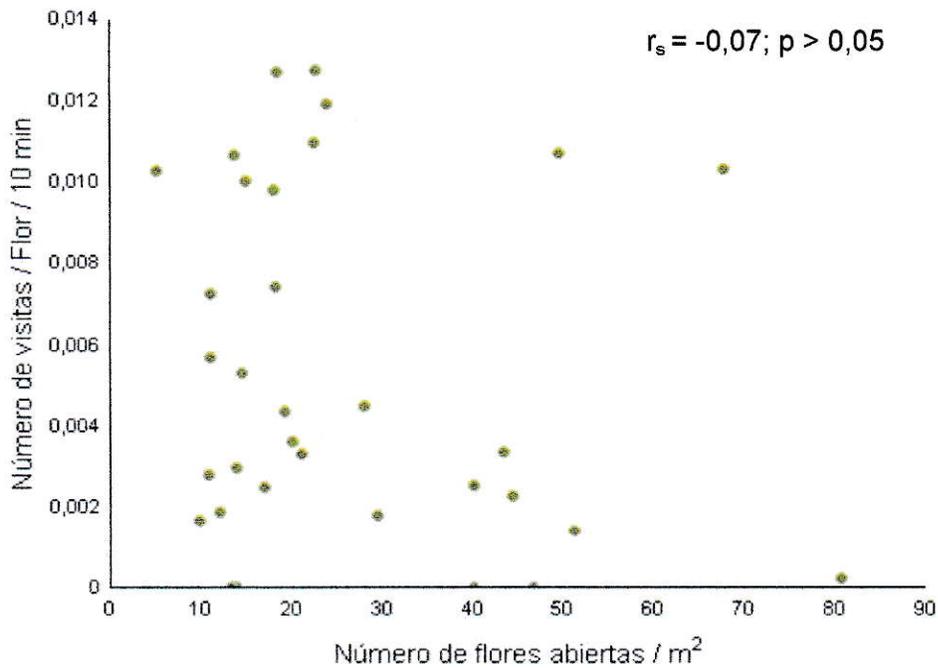


Fig. 14: Relación entre la tasa de visita promedio de *Apis mellifera* y la densidad de flores abiertas en parches de *E. californica* (de distinta área).

4.4. Número de plantas conespecíficas y éxito reproductivo individual en *Eschscholzia californica*

La proporción de frutos producidos por flores marcadas en parches de *E. californica* varía significativamente en función del número de plantas conespecíficas (Fig. 15, Tabla 2). Esta proporción es significativamente mayor en los parches con mayor número de plantas conespecíficas y no difiere significativamente entre los tratamientos de 2 y 8 plantas de *E. californica* (Fig. 15). La proporción de frutos producidos por flores marcadas no es afectada por el espaciamiento entre plantas o densidad (Tabla 2).

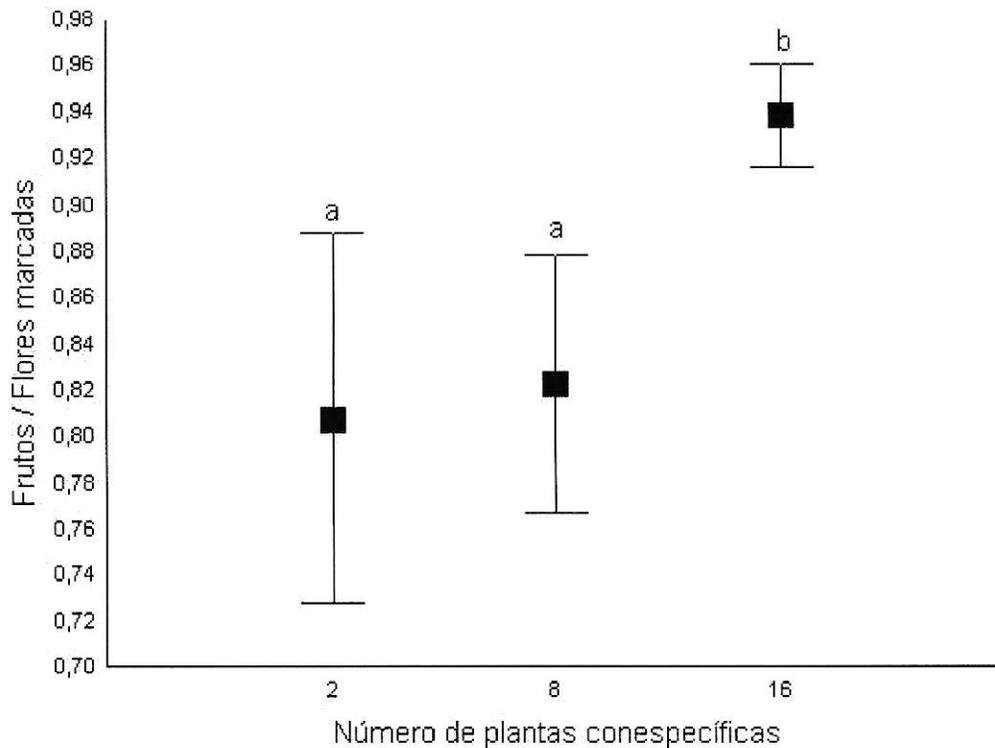


Fig. 15: Proporción de frutos producidos por flores marcadas (valores promedio \pm 2 EE) en tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*. Letras diferentes en las barras de error indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre los valores promedio, de acuerdo a comparaciones múltiples (test de Tukey).

Tabla 2: ANCOVA para las variables producción de frutos (número de frutos / número de flores marcadas) y número de semillas por fruto. El factor corresponde al número de plantas de *E. californica* y el espaciamiento entre plantas es una covariable. La variable producción de frutos fue transformada con la función arcoseno de la raíz cuadrada.

Fuente	g.l.	Producción de frutos		Número de semillas por fruto	
		F	p	F	p
Número de plantas	2	7,479	0,002*	3,866	0,032*
Espaciamiento (Densidad)	1	0,107	0,746	0,938	0,341
Error	29				

* Indica valores significativos

El número de plantas de *E. californica* tiene un efecto significativo sobre el número de semillas por fruto, mientras que el espaciamiento entre plantas conespecíficas no tiene efecto sobre esta variable reproductiva (Tabla 2). El tratamiento de 16 plantas conespecíficas presenta el mayor valor promedio de número de semillas por fruto (Fig. 16).

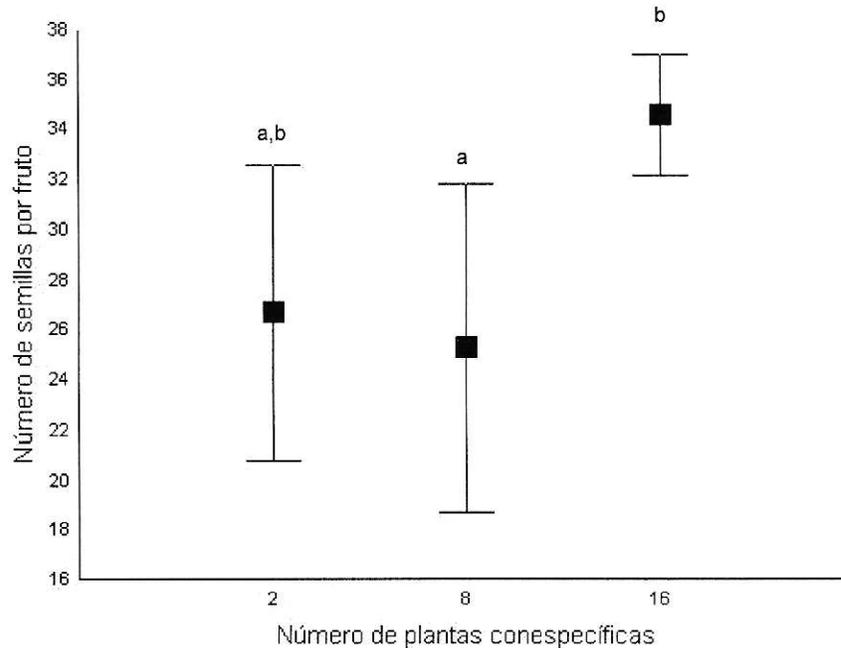


Fig. 16: Número de semillas por fruto (valores promedio \pm 2 EE), para tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*. Letras diferentes en las barras de error indican diferencias marginalmente significativas ($P = 0,053$) entre los valores promedio, según un test de Tukey.

El número de semillas por flor marcada varía significativamente en función del número de plantas conespecíficas ($F_{(2, 29)} = 4,695$; $P = 0,017$; Fig.17). Esta variable es significativamente mayor en los parches con mayor número de plantas conespecíficas y no difiere significativamente entre los tratamientos de 2 y 8 plantas de *E. californica* (Fig. 17). El espaciamiento entre plantas o densidad no tiene efecto sobre el número de semillas por flor ($F_{(1, 29)} = 0,332$; $P = 0,569$).

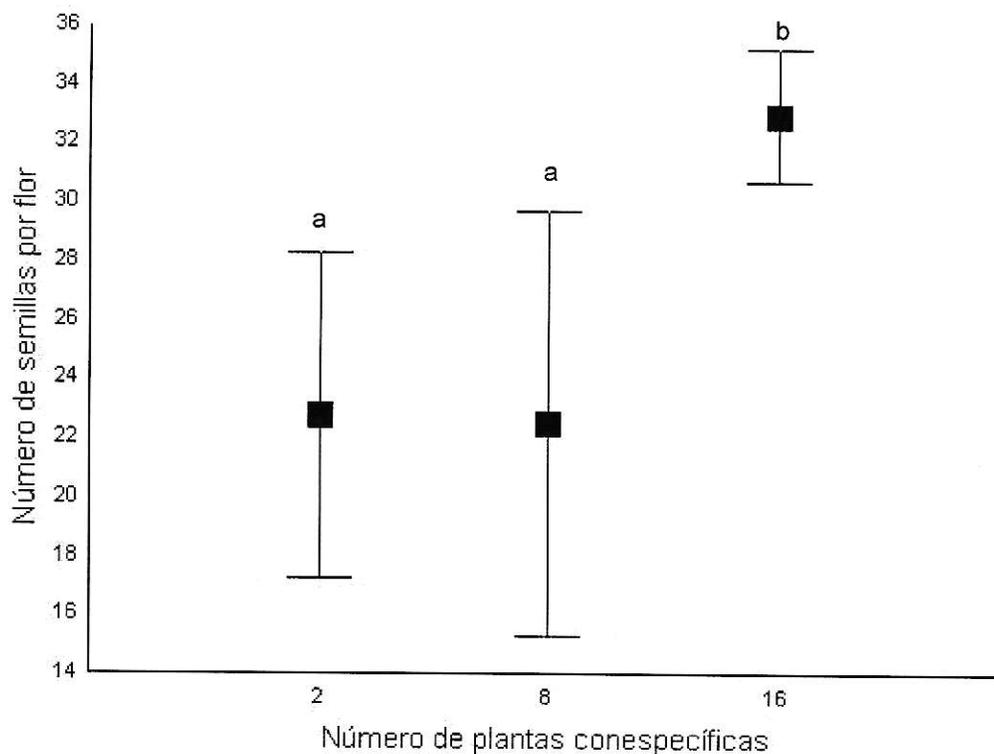


Fig. 17: Número de semillas por flor (valores promedio \pm 2 EE), para tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*. Letras diferentes en las barras de error indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre los valores promedio, de acuerdo a comparaciones múltiples (test de Tukey).

Se determinó que la proporción de flores marcadas que produjeron frutos y el número de semillas por fruto, presentan una correlación positiva y significativa con la variable número de flores abiertas en parches de *E. californica*, la cual fue considerada una medida de la disponibilidad de polen en los parches experimentales (Fig. 18 y 19).

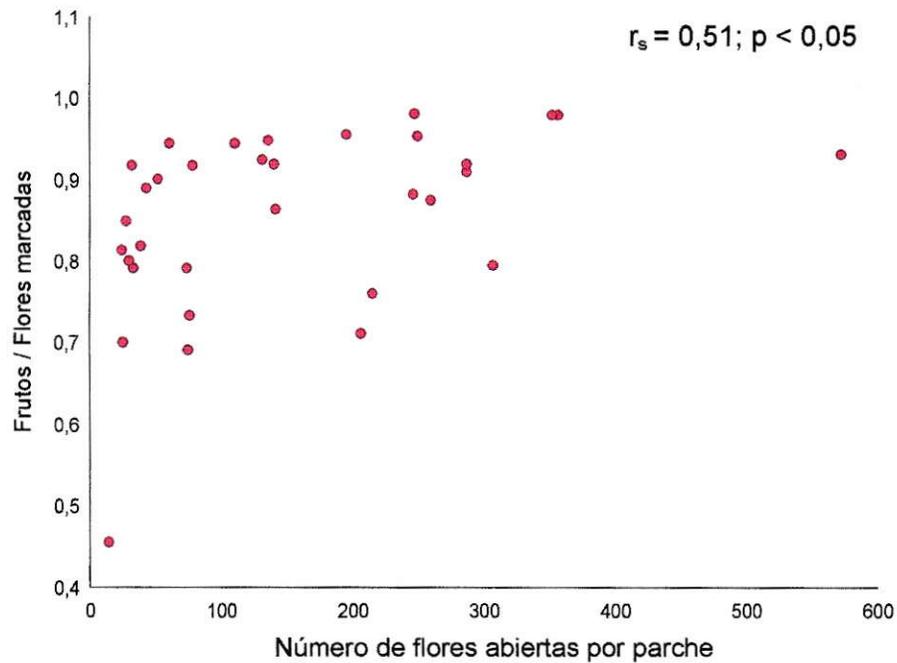


Fig. 18: Relación entre la proporción de flores marcadas que produjeron frutos y el número de flores abiertas en parches de *E. californica*.

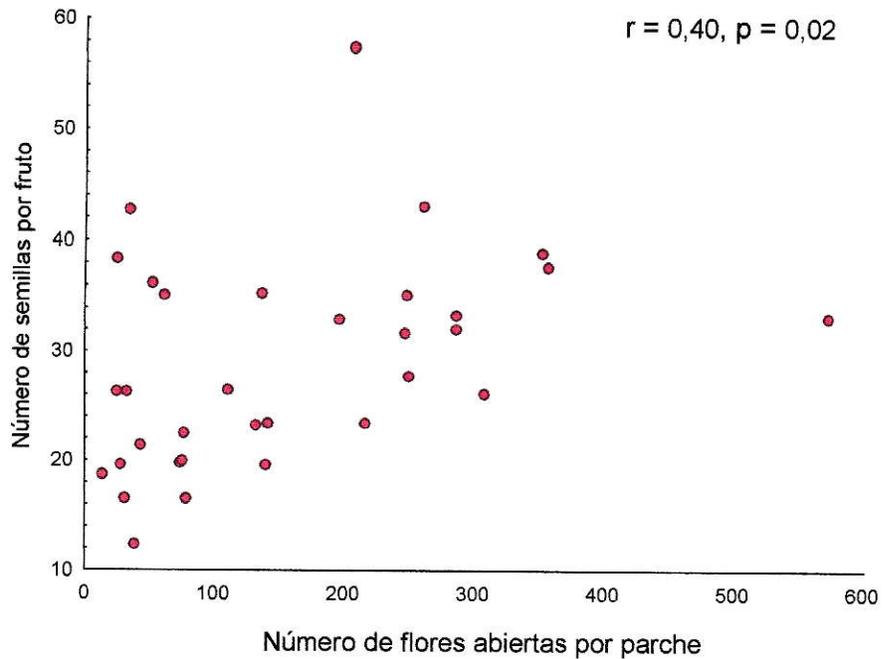


Fig. 19: Relación entre el número de semillas por fruto y el número de flores abiertas en parches de *E. californica*.

Mediante un Análisis de Redundancia (Fig. 20) se determinó el porcentaje de la variabilidad total en los datos de proporción de flores marcadas que produjeron frutos y número de semillas por fruto que es explicado por el número de plantas de *E. californica* y el número de flores abiertas en los parches. La relación entre la variación en la proporción de flores que produjeron frutos, el número de semillas por fruto y las dos variables explicativas incluidas en el Análisis de Redundancia es marginalmente significativa ($F\text{-ratio} = 2,97$; $P = 0,054$). El 16,5 % de la varianza total es explicado por los dos primeros ejes de la ordenación (Fig. 20). El diagrama de ordenación del Análisis de Redundancia muestra la distribución de 33 parches de plantas de *E. californica* según la proporción de flores marcadas que produjeron frutos y el número de semillas por fruto determinados para cada parche, valores que son relacionados

directamente con las variables número de plantas de *E. californica* y número de flores abiertas en los parches experimentales (Fig. 20). El número de plantas de *E. californica* y el número de flores abiertas en los parches de plantas conespecíficas presentan una correlación positiva y equivalente con el primer eje de la ordenación ($r_{\text{canónico}} = 0,36$ y $r_{\text{canónico}} = 0,40$; respectivamente). La variable que explica en mayor grado la distribución de los sitios en el segundo eje de la ordenación corresponde al número de plantas de *E. californica* ($r_{\text{canónico}} = -0,07$).

Dado que las variables número de plantas conespecíficas y número de flores por parche están correlacionadas (Fig. 10), se realizaron Análisis de Redundancia parciales para determinar la fracción de la variación en la proporción de flores que produjeron frutos y el número de semillas por fruto que puede ser atribuida exclusivamente al número de plantas de *E. californica* y la fracción de esta variación explicada sólo por el número de flores abiertas en los parches de plantas conespecíficas. Sin embargo, el Análisis de Redundancia donde el número de plantas de *E. californica* es considerado una covariable ($F\text{-ratio} = 1,22$; $P = 0,26$) y el Análisis de Redundancia donde el número de flores abiertas en los parches es considerado una covariable ($F\text{-ratio} = 0,13$; $P = 0,71$) no son estadísticamente significativos. Esto se debe a que las variables predictoras se encuentran altamente correlacionadas (Lepš & Šmilauer, 2003) y señala que sólo puede determinarse el porcentaje de la variación total en los datos de proporción de flores que produjeron frutos y número de semillas por fruto, que es explicado en forma conjunta por el número de plantas de *E. californica* en floración y el número de flores abiertas en los parches.

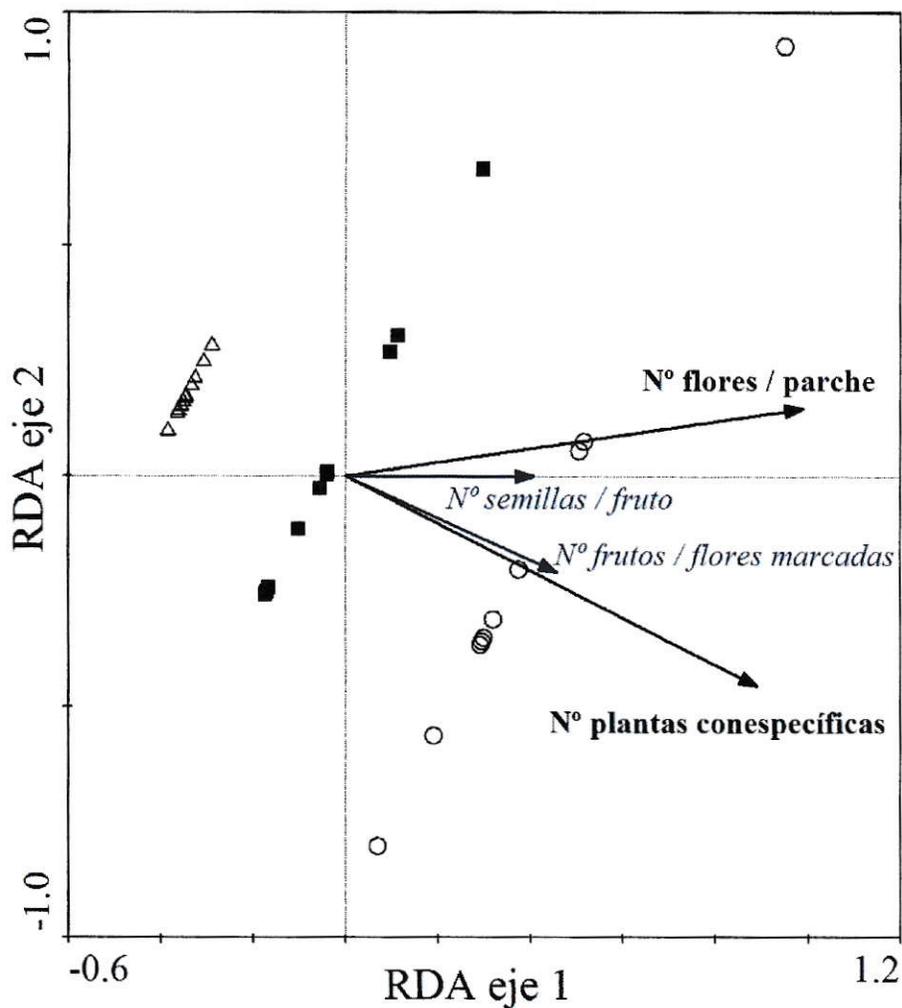


Fig. 20: Diagrama de ordenación de parches de *E. californica* (N = 33), variables respuesta (proporción de flores que produjeron frutos y número de semillas por fruto) y dos variables predictoras, obtenido a través de un Análisis de Redundancia. Los triángulos, cuadrados y círculos representan respectivamente a los tratamientos de 2, 8 y 16 plantas de *E. californica*. Las flechas negras corresponden a los vectores de las variables explicativas y las flechas azules corresponden a las variables respuesta. Los dos primeros ejes canónicos explican el 16,5 % de la varianza total.

4.5. Relación entre el éxito reproductivo de *Eschscholzia californica* y la tasa de visita de insectos polinizadores

Las variables proporción de flores marcadas que produjeron frutos y número de semillas por fruto determinadas en parches de *E. californica*, no se correlacionan significativamente con la tasa de visita de insectos polinizadores (Fig. 21 y 22).

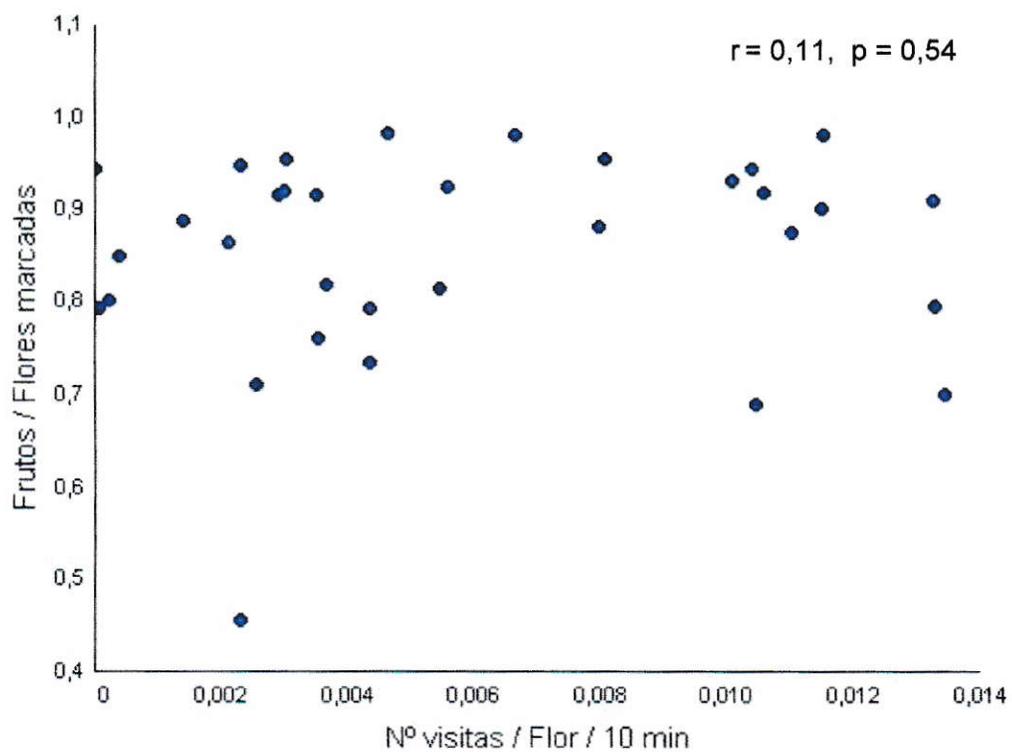


Fig. 21: Relación entre la proporción de frutos producidos por flores marcadas en parches de *E. californica* y la tasa de visita promedio de insectos polinizadores.

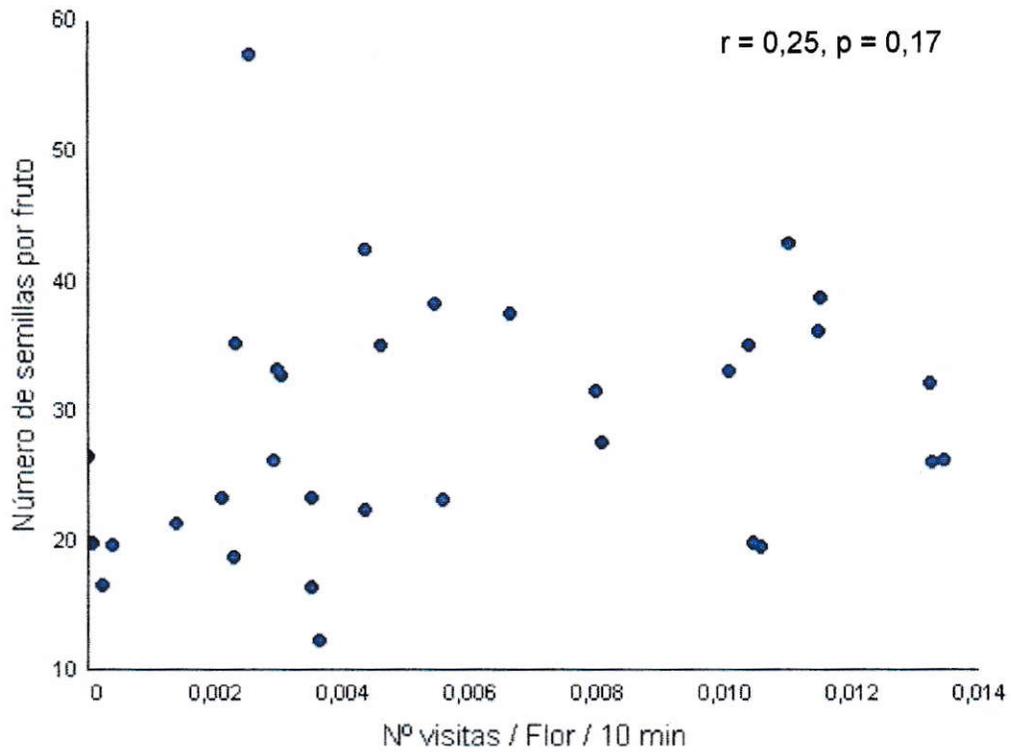


Fig. 22: Relación entre el número de semillas por fruto determinado en parches de *E. californica* y la tasa de visita promedio de insectos polinizadores.

En adición al análisis realizado con valores promedio obtenidos por parche de *E. californica*, se evaluó la respuesta del éxito reproductivo de individuos de esta especie, en función de la tasa de visita promedio de insectos polinizadores determinada por planta. La tasa de visita de insectos polinizadores obtenida por individuo de *E. californica* no presenta una correlación significativa con las variables proporción de flores marcadas que produjeron frutos y número de semillas por fruto (Fig. 23 y 24).

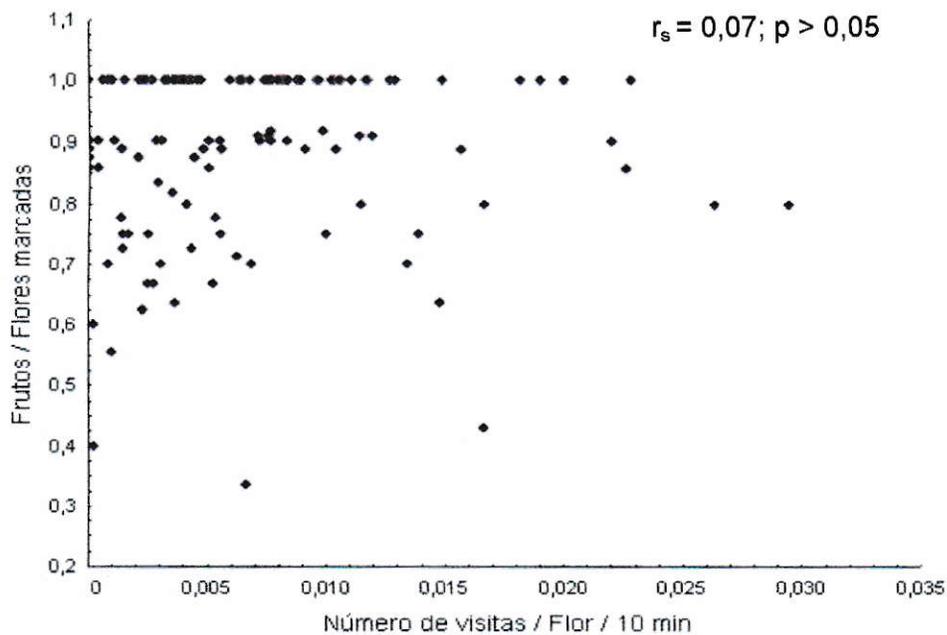


Fig. 23: Relación entre la proporción de frutos producidos por flores marcadas determinada en individuos de *E. californica* y la tasa de visita promedio de insectos polinizadores obtenida para cada planta (N = 135).

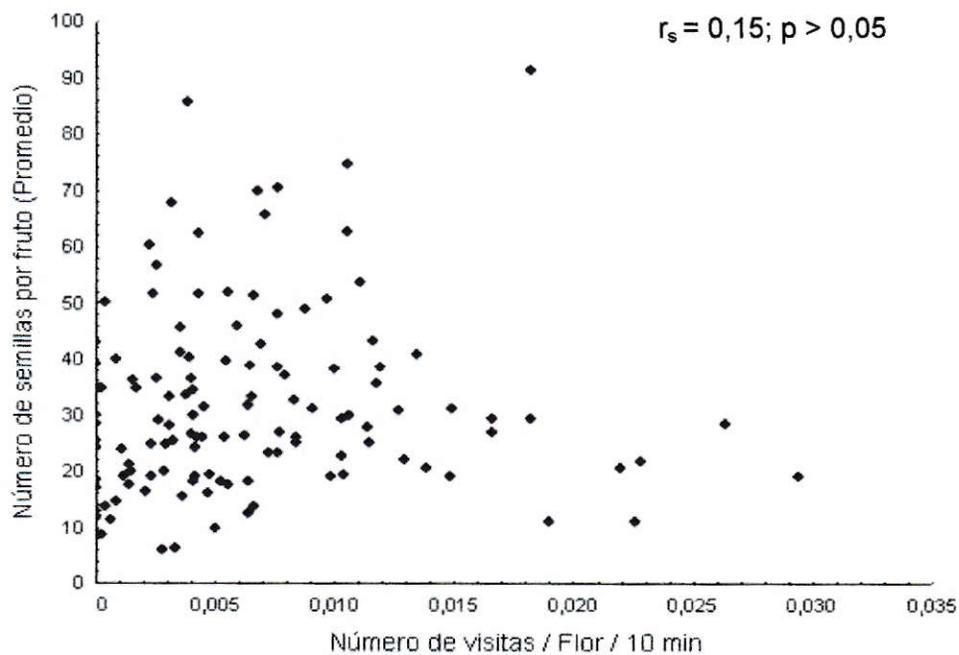


Fig. 24: Relación entre el número promedio de semillas por fruto determinado en individuos de *E. californica* y la tasa de visita promedio de insectos polinizadores obtenida para cada planta (N = 123).

4.6. Número de plantas conespecíficas y calidad de semillas de *Eschscholzia californica*

La masa de semillas de *E. californica* por fruto, no es afectada por el número de plantas conespecíficas ($F_{(2, 29)} = 0,193$; $P = 0,826$) (Fig. 25) y el espaciamiento entre plantas ($F_{(1, 29)} = 1,196$; $P = 0,283$).

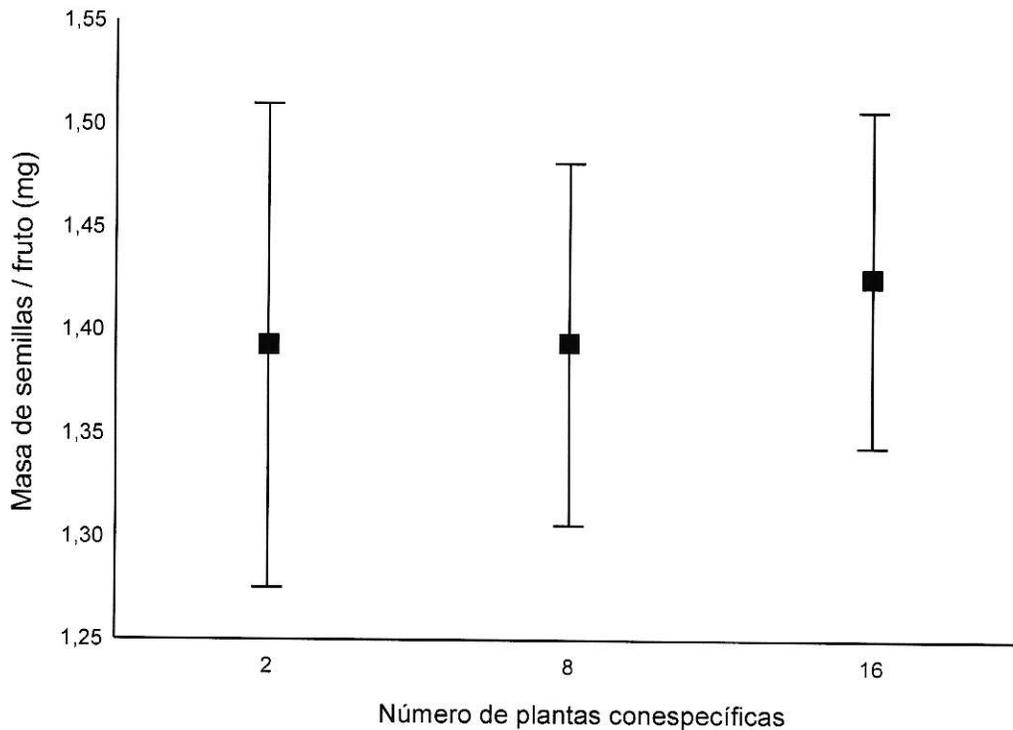


Fig. 25: Valores promedio de masa de semillas por fruto, para tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*. Las barras corresponden a intervalos de confianza del 95%.

Mediante un análisis de varianza de medidas repetidas se determinó que el número de plantas de *E. californica* no presenta un efecto significativo sobre la variable proporción de semillas germinadas en el tiempo (Fig. 26). Después de 14 días de iniciado el experimento de germinación, se observa que comienza a disminuir la variación en la

proporción de semillas germinadas de los tratamientos de 8 y 16 plantas conespecíficas (Fig. 26).

Se determinó que el tamaño de la planta (medido como el número promedio de flores abiertas), no tiene un efecto significativo sobre la proporción final de semillas germinadas por planta ($n = 83$; $r_s = -0,04$; $P > 0,05$).

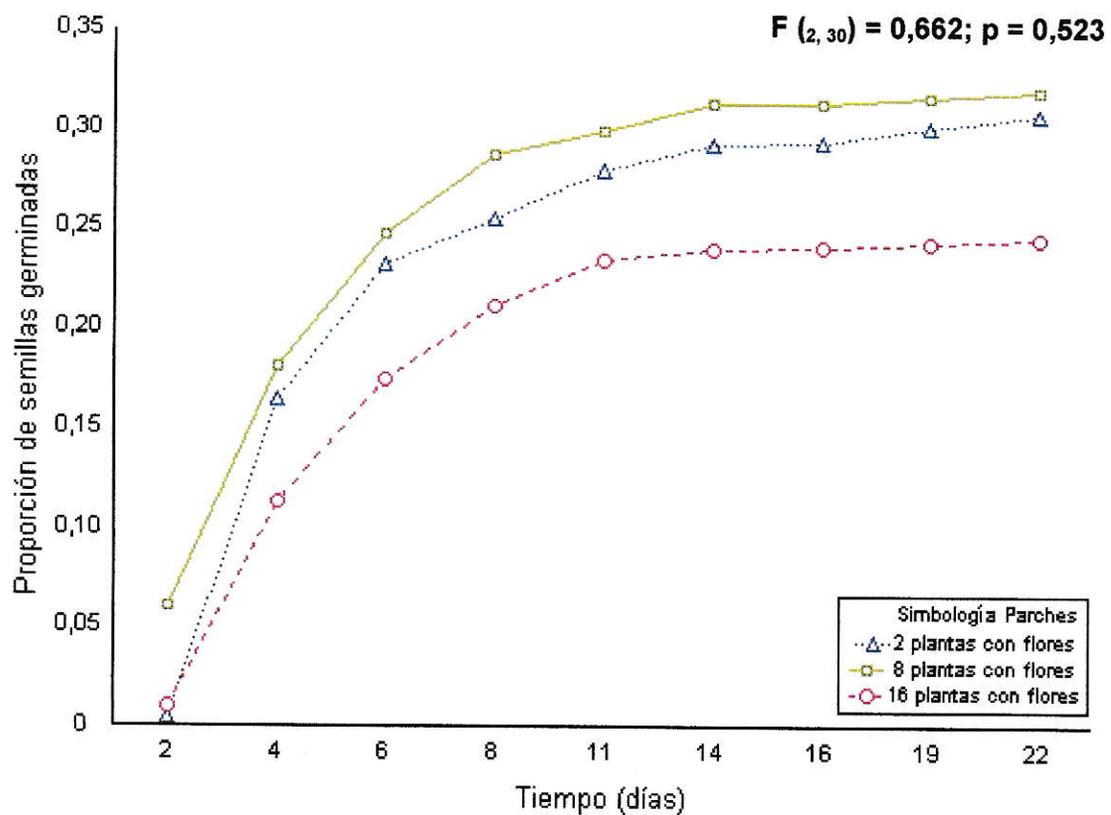


Fig. 26: Valores promedio de proporción de semillas germinadas en el tiempo, determinados para tres tratamientos de número de plantas de *E. californica*. Se indica el valor del estadístico y nivel de significancia de un análisis de varianza de medidas repetidas.

5. DISCUSIÓN

En el presente estudio se determinó que *Eschscholzia californica* presenta un efecto Allee componente, dado que el número de plantas conespecíficas tiene un efecto positivo sobre la producción individual de frutos y de semillas por fruto y por flor. Estas variables reproductivas son significativamente mayores en parches de dieciséis plantas de *E. californica* en floración y no difieren entre los tratamientos de dos y ocho plantas conespecíficas. Sin embargo, la tasa de visita de insectos polinizadores es independiente del número de plantas de *E. californica* en los parches experimentales, contrario a lo esperado según la hipótesis de trabajo. Debido a que no existe una relación significativa entre la tasa de visita de insectos polinizadores y el número de plantas de *E. californica* en los parches experimentales, la tasa de visita de polinizadores no constituye un factor condicionante de la mayor producción de frutos y de semillas (por fruto y por flor) determinada en el tratamiento de mayor número de plantas conespecíficas. Estudios realizados en otras especies vegetales también han descrito que la visita de insectos polinizadores no se relaciona con el número de plantas conespecíficas en parches (Jennersten & Nilsson, 1993; Kunin, 1997; Cappuccino, 2004). La visita de insectos polinizadores puede ser dependiente de otras variables tales como el número y/o densidad de flores en los parches (Heinrich, 1979; Hegland & Boeke, 2006). Esto fue determinado en este estudio, dado que la tasa de visita de los insectos polinizadores de *E. californica* considerados en forma conjunta y la tasa de visita del polinizador dominante *Apis mellifera*, se correlacionaron positivamente con el número total de flores abiertas en los parches experimentales. Sin embargo, estas tasas de visita no se correlacionaron con la densidad de flores en los parches.

Cabe señalar que la densidad floral calculada podría no ser representativa de la proximidad de las flores en los parches, dado que las flores no se encuentran uniformemente distribuidas dentro de éstos. Una forma más adecuada de cuantificar la densidad floral, requiere que ésta sea evaluada en parches de igual área (e.g. Hegland & Boeke, 2006), lo que daría cuenta de la relación inversa existente entre distancia y densidad (Waites & Ågren, 2004).

La relación encontrada entre la tasa de visita de insectos polinizadores y el número de flores en los parches de *E. californica*, no explicaría la variación en la reproducción asociada a la cantidad de polen recibido, dado que la tasa de visita de insectos polinizadores no se correlacionó con las variables producción de frutos y número de semillas por fruto. Esto sugiere que el número de visitas registrado y/o la carga de polen depositada por los polinizadores en los estigmas, podrían ser insuficientes para dar cuenta de la variación en las variables reproductivas anteriormente mencionadas. De hecho, las tasas de visita determinadas son consideradas bajas (Steven et al., 2003; Torres-Díaz et al., 2011). Estudios realizados en otras especies vegetales han determinado la ausencia de correlación entre la tasa de visita de polinizadores y la deposición o recepción de polen conespecífico en los estigmas (Waites & Ågren, 2004; Elliott & Irwin, 2009). Esto podría constituir otro factor explicativo de la ausencia de un efecto significativo de la tasa de visita de insectos polinizadores sobre la producción de frutos y el número de semillas por fruto, debido a que estas variables reproductivas son dependientes de la cantidad de polen depositada en los estigmas (Rathcke, 1983).

A pesar de que no existe correlación entre la tasa de visita de insectos polinizadores y la producción de semillas por fruto determinada en los parches experimentales, el experimento de exclusión de polinizadores señala que la producción de semillas en *E. californica* requiere de la visita de polinizadores, debido a que la producción autónoma de semillas es significativamente menor en comparación a la producción de semillas del tratamiento de polinización natural. Sin embargo, este experimento, así como también otros experimentos de exclusión de polinizadores usados para determinar la dependencia de la producción de frutos y semillas respecto de polinizadores bióticos (e.g. Muñoz & Cavieres, 2008; Vale et al., 2011), no excluye el posible efecto de la polinización anemófila sobre la recepción de polen en estigmas y la producción de frutos y semillas por fruto. Por consiguiente, es necesario evaluar la recepción de polen en estigmas y su correlación con la tasa de visita de insectos polinizadores y la producción de frutos y semillas, para determinar la influencia de los polinizadores sobre estas variables reproductivas en *E. californica*.

Cook (1962) señala que *E. californica* presenta polinización anemófila y que ésta sería facilitada por la gran cantidad de polen producida por las flores y por el tamaño de los granos de polen (29-55 x 29-36 μm), el cual es semejante al de especies polinizadas por viento (Heusser, 1971). Lo anterior, junto con la ausencia de un efecto significativo de la tasa de visita de polinizadores sobre las variables producción de frutos y número de semillas por fruto, sugiere que el viento podría ser el principal vector de transferencia de polen en los tratamientos de número de plantas conespecíficas del presente estudio. Esto también es sugerido por la baja probabilidad total de que una flor sea polinizada por un insecto, determinada en los parches experimentales (Tabla 3, Anexo).

Se determinó que el número de plantas conespecíficas tiene un efecto altamente significativo y positivo sobre el número total de flores en los parches de *E. californica*, variable que fue considerada una medida de la disponibilidad de polen. Esta última variable presentó una correlación positiva con la producción de frutos y el número de semillas por fruto debido a lo cual, se propone que una mayor disponibilidad de polen en el tratamiento de mayor número de plantas de *E. californica*, la cual sería transferida a éste principalmente por el viento, constituiría un factor condicionante de la relación positiva encontrada entre el número de plantas conespecíficas con flores y las variables reproductivas. La ausencia de un efecto significativo de la tasa de visita de polinizadores sobre las variables reproductivas y la correlación positiva de estas variables con el número de flores en los parches de *E. californica*, sugieren que la recepción de polen en estigmas sería dependiente principalmente de la disponibilidad de polen en los parches experimentales, siendo mayor en aquellos parches que presentan una mayor cantidad de polen disponible. Sin embargo, esto debe ser evaluado experimentalmente.

Se ha descrito que la recepción de polen en estigmas de plantas polinizadas por el viento es afectada por la disponibilidad de polen a nivel poblacional (Wilcock & Neiland, 2002). Debido a esto, un estudio realizado en poblaciones naturales de una especie con polinización anemófila determinó que existe una relación positiva entre la disponibilidad de polen en las poblaciones y las variables proporción de óvulos fertilizados y producción de semillas (Allison, 1990). Esta relación da cuenta de efectos Allee descritos en la reproducción de especies vegetales polinizadas por el viento (Nilsson & Wästljung, 1987; Davis et al., 2004 a, b). En plantas anemófilas, la recepción de polen en estigmas es afectada también por la distancia entre individuos

dentro de las poblaciones (Allison, 1990). En especies anemófilas del género *Thalictrum*, se ha determinado que un incremento en la distancia al individuo conespecífico más cercano da cuenta de una disminución en la producción de semillas en individuos de poblaciones con bajo número de plantas por unidad de área, mientras que no presenta efecto sobre la producción individual de semillas en poblaciones con mayor número de individuos (Steven & Waller, 2007). En el presente estudio, se determinó que el espaciamiento o distancia entre individuos no afecta la producción de frutos y semillas por fruto en los tratamientos de número de plantas conespecíficas. Esto indica que el efecto del número de individuos de *E. californica* sobre las variables reproductivas es independiente del espaciamiento entre plantas en los parches experimentales.

Cabe señalar que otro factor explicativo del efecto Allee componente podría ser una mayor carga de polen depositada por cada polinizador en los parches de mayor tamaño, lo que se produciría si en estos parches un polinizador visita un mayor número de flores. Por ello, debe determinarse el número de flores visitadas por un polinizador dentro de los parches de *E. californica*. Sin embargo, la contribución de la carga de polen depositada por polinizador en la explicación del efecto Allee encontrado podría ser reducida, debido al bajo número de visitas registrado y en consideración a que se ha determinado que un polinizador visita proporcionalmente menos flores en parches de mayor tamaño (Goulson, 2000).

De acuerdo a un análisis de redundancia, el número de plantas conespecíficas en floración y el número total de flores en los parches de *E. californica* explican conjuntamente el 16,5 % de la varianza de las variables producción de frutos y número

de semillas por fruto. Una parte de la variación no explicada podría ser atribuida a factores no considerados en la presente investigación, tales como una disponibilidad diferencial de nutrientes del suelo y de agua, dado que estos recursos limitan la producción de frutos y semillas (Stephenson, 1981; Zimmerman & Pyke, 1988). Debido a que la herbivoría floral afecta el desarrollo de los frutos (Wallace & O'Dowd, 1989; Alexandersson & Ågren, 1996), diferencias en la herbivoría de flores entre los tratamientos de número de plantas de *E. californica* también podrían dar cuenta de una fracción de la varianza en la producción de frutos.

Respecto a las semillas de *E. californica*, se determinó que el número de plantas conespecíficas en los parches experimentales no tiene efecto sobre su masa y germinación, lo que indica que *E. californica* no presenta un efecto Allee genético en relación a la calidad de las semillas. Esto podría ser atribuido a la actividad de la especie *Apis mellifera*, cuya capacidad de dispersión de polen a gran distancia, determinada por su gran capacidad de vuelo (Núñez, 1982), incrementa la probabilidad de fertilización cruzada y afecta el flujo génico entre poblaciones vegetales (Schmitt, 1983; Richards et al., 1999). La tasa de visita de *Apis mellifera* no difiere entre los tratamientos de número de plantas de *E. californica*, lo que sugiere que la probabilidad de recibir polen de individuos no emparentados sería similar entre tratamientos, lo que no daría cuenta de grandes diferencias respecto a la calidad del polen recibido en los tratamientos de número de plantas conespecíficas. Aunque las tasas de autopolinización y de fecundación cruzada no fueron evaluadas, la ausencia de un efecto Allee genético en las variables masa y germinación de semillas, sugiere que estas tasas serían similares entre tratamientos de número de plantas de *E. californica*, dado que la fertilización cruzada produce un aumento en la masa y germinación de

semillas de la progenie, en comparación a la autopolinización (Naito et al., 2008; Collin et al., 2009). Se determinó que el tamaño de las plantas de los parches de *E. californica* no presenta un efecto significativo sobre la proporción de semillas germinadas por individuo, lo que sugiere que la germinación de las semillas no sería influenciada por efectos maternos asociados a las condiciones ambientales que afectaron a las plantas madre (Roach & Wulff, 1987).

La ausencia de un efecto Allee genético en las variables masa y germinación de semillas sugiere que las diferencias encontradas en la producción de semillas por fruto entre tratamientos de número de individuos de *E. californica*, se deberían principalmente a la cantidad del polen recibido (Courchamp et al., 2008). Esto también es sugerido por la ausencia de diferencias significativas en la proporción de semillas abortadas por fruto, entre los tratamientos (ver Anexo). Cabe señalar, que los efectos de la cantidad y calidad del polen sobre la producción de semillas por fruto, podrían distinguirse mediante la descripción de curvas dosis-respuesta entre el polen recibido y las semillas producidas en condiciones naturales y además, con la determinación del número de semillas que producen las flores cuando reciben experimentalmente una cantidad ilimitada de polen alógamo solamente (Aizen & Harder, 2007).

Mediante experimentos de polinización manual realizados en *E. californica*, se ha determinado que el número de semillas por fruto en un tratamiento de autopolinización es significativamente menor, en comparación a la producción de semillas de un tratamiento de fertilización cruzada (Arredondo-Núñez, 2011), lo que indica que los efectos negativos de la endogamia se expresan en la etapa inicial del ciclo de vida de *E. californica*. Sin embargo, cabe mencionar que en algunas especies vegetales, los

efectos de factores genéticos asociados a la calidad del polen pueden expresarse con mayor intensidad en etapas del desarrollo de la progenie posteriores a la germinación de las semillas, debido a lo cual son evaluados a través de medidas tales como el tamaño y la sobrevivencia de plantas de la descendencia (Fischer & Matthies, 1998; van Kleunen & Johnson, 2005). Se ha encontrado una correlación positiva entre el tamaño de poblaciones vegetales y algunas medidas de la adecuación biológica de la progenie, tales como la sobrevivencia de plantas y el número de flores producidas por planta (Fischer & Matthies, 1998). En consideración a lo anterior, la relación entre el número de plantas de *E. californica* en los parches experimentales y medidas de la adecuación biológica de plantas de la descendencia debería ser evaluada, con el objeto de determinar si existe un efecto Allee genético en relación a estas medidas.

En síntesis, se determinó que *E. californica* presenta un efecto Allee en la reproducción, el cual no es condicionado por la tasa de visita de insectos polinizadores, dado que ésta no fue afectada por el número de plantas conespecíficas en los parches experimentales (Fig. 27). También se determinó que la tasa de visita de polinizadores no se correlaciona con la producción de frutos y de semillas por fruto. Se propone que una mayor disponibilidad de polen en los parches con mayor número de individuos de *E. californica*, la cual sería transferida a éstos principalmente por el viento, constituiría un factor condicionante del efecto Allee componente encontrado. Por consiguiente, la disponibilidad de polen en las poblaciones podría ser un factor limitante del proceso de invasión de *E. californica*. Sin embargo, cabe señalar que se requiere de un estudio posterior que evalúe en forma conjunta, la tasa de visita de polinizadores, la recepción de polen en estigmas y la lluvia de polen, en función del número de individuos de *E.*

californica, lo que permitiría una mejor comprensión del rol del viento y de polinizadores bióticos respecto a la polinización de *E. californica*.

Cabe mencionar que la disponibilidad de polen a nivel poblacional puede ser dependiente no sólo del número de plantas, sino que también del número de flores por individuo (Allison, 1990). Debido a esto, si existiese gran variación en el número de flores por planta entre poblaciones naturales, esta última variable podría tener una mayor influencia sobre el éxito reproductivo individual, en comparación al número de plantas por población. Por ello, esta variable debería ser considerada en estudios futuros que evalúen la relación entre reproducción individual y número de conespecíficos en poblaciones naturales de *E. californica* o de otras especies.

La ocurrencia de un efecto Allee en la reproducción podría ser un condicionante de la evolución de autopolinización en poblaciones reducidas y aisladas de *E. californica* (Moeller & Geber, 2005), lo cual dependerá de la fuerza del efecto Allee y del grado de depresión por endogamia en las poblaciones (Courchamp et al., 2008). Además, la existencia de un efecto Allee en la reproducción de *E. californica* podría limitar la propagación de esta especie invasora en Chile, a través de sus efectos sobre la tasa de crecimiento per cápita de las poblaciones. La reducción en la producción de frutos y de semillas por fruto evidenciada en pequeñas poblaciones experimentales de *E. californica* podría dar cuenta de una menor tasa de crecimiento per cápita en estas poblaciones, en comparación a poblaciones de mayor tamaño, lo que podría condicionar un efecto Allee demográfico débil. La ocurrencia de este efecto podría determinar una disminución en la tasa de propagación de *E. californica*, mientras que no afectaría la probabilidad de establecimiento de sus poblaciones (Taylor & Hastings,

2005). Una mejor comprensión del proceso de invasión de *E. californica* requerirá del conocimiento de las etapas de dispersión de semillas y post-dispersión, las cuales podrían afectar distintos aspectos de este proceso.

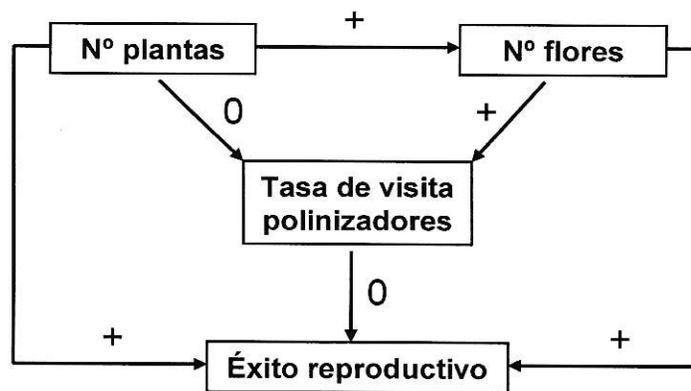


Fig. 27: Modelo conceptual de las relaciones entre el éxito reproductivo (Producción de frutos y de semillas por fruto), la tasa de visita de polinizadores, el número de plantas y el número de flores abiertas en parches experimentales de *Eschscholzia californica*. Las flechas indican la dirección del efecto, el signo positivo su tendencia y el cero indica ausencia de efecto.

6. CONCLUSIONES

Se determinó que *Eschscholzia californica* presenta un efecto Allee componente, dado que existe una relación positiva entre el número de plantas conespecíficas en floración y las variables producción de frutos y número de semillas por fruto, evaluadas en individuos conespecíficos. Esta relación no es explicada por la tasa de visita de insectos polinizadores, dado que esta variable no difiere entre tratamientos de número de plantas de *E. californica*. Las variables masa y germinación de semillas, no son afectadas por el número de plantas conespecíficas en los parches experimentales.

El número de plantas de *E. californica* tiene un efecto positivo sobre una medida de la disponibilidad de polen en los parches de conespecíficos, correspondiente al número total de flores abiertas. Esta variable se correlaciona positivamente con la producción de frutos y la producción de semillas por fruto. En consideración a estos resultados, se plantea que un factor condicionante del efecto Allee componente determinado en *E. californica* correspondería a la existencia de una mayor disponibilidad de polen en el tratamiento de mayor número de plantas conespecíficas en floración.

El principal vector de transferencia del polen disponible en los tratamientos de número de plantas conespecíficas podría ser el viento, dado que la tasa de visita de polinizadores no presenta un efecto significativo sobre las variables producción de frutos y número de semillas por fruto y tampoco da cuenta de la relación positiva determinada entre el número de plantas de *E. californica* en floración y las variables reproductivas. Sin embargo, se requiere cuantificar la lluvia de polen y la recepción de

polen en estigmas, para determinar si los parches con mayor número de plantas de *E. californica* presentan una mayor lluvia y recepción de polen, lo que podría explicar el efecto Allee componente y la relación positiva encontrada entre una medida de la disponibilidad de polen en los parches experimentales y las variables reproductivas de *E. californica*.

La reducción en la producción de frutos y de semillas por fruto evidenciada en pequeñas poblaciones experimentales de *E. californica* podría dar cuenta de una menor tasa de crecimiento per cápita en estas poblaciones, en comparación a poblaciones de mayor tamaño, lo que podría condicionar un efecto Allee demográfico débil. Este efecto podría determinar una disminución en la tasa de propagación de *E. californica*. La evaluación del efecto de la relación positiva encontrada entre variables reproductivas de *E. californica* y el número de plantas conespecíficas sobre la tasa de crecimiento per cápita, junto con el análisis de otros factores densodependientes que afectan esta tasa, tales como la sobrevivencia (Courchamp et al., 2008), permitirá determinar si *E. californica* presenta un efecto Allee demográfico. El conocimiento de este efecto sería de utilidad para el manejo y erradicación de esta planta invasora en Chile.

7. REFERENCIAS

- ÅGREN J (1996) Population size, pollinator limitation and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779-1790.
- AIZEN MA, L ASHWORTH & L GALETTO (2002) Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science* 13: 885-892.
- AIZEN MA & LD HARDER (2007) Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology* 88: 271-281.
- ALEXANDERSSON R & J ÅGREN (1996) Population size, pollinator visitation and fruit production in the deceptive orchid *Calypso bulbosa*. *Oecologia* 107: 533-540.
- ALLEE WC & GMJ ROSENTHAL (1949) Group survival value for *Philodina roseola*, a rotifer. *Ecology* 30: 395-397.
- ALLEE WC & J WILDER (1938) Group protection for *Euplanaria dorotocephala* from ultraviolet radiation. *Physiological Zoology* 12: 110-135.
- ALLISON TD (1990) Pollen production and plant density affect pollination and seed production in *Taxus canadensis*. *Ecology* 71: 516-522.
- ARREDONDO-NÚÑEZ A (2011) Diferenciación de los sistemas reproductivos y despliegues florales en *Eschscholzia californica* (Papaveraceae) en un gradiente altitudinal. Tesis de magíster, facultad de ciencias, Universidad de Chile. 36 pp.
- ARROYO MTK, C MARTICORENA, O MATTHEI & L CAVIERES (2000) Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions. En: Mooney HA & RJ Hobbs (eds) *Invasive Species in a Changing World*: 385–421. Island Press, Washington DC.
- ASHMAN T-L, TM KNIGHT, JA STEETS, P AMARASEKARE, M BURD, DR CAMPBELL, MR DUDASH, MO JOHNSTON, SJ MAZER, RJ MITCHELL, MT MORGAN & WG WILSON (2004) Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85: 2408–2421.
- BIERZYCHUDEK P (1981) Pollinator Limitation of Plant Reproductive Effort. *The American Naturalist* 117: 838-840.
- CALLAWAY RM (1995) Positive Interactions among Plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- CAPPUCCINO N (2004) Allee effect in an invasive alien plant, pale swallow-wort *Vincetoxicum rossicum* (Asclepiadaceae). *Oikos* 106: 3-8.

CLARK PJ & FC EVANS (1954) Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations. *Ecology* 35: 445-453.

COLLIN CL, L PENET & JA SHYKOFF (2009) Early inbreeding depression in the sexually polymorphic plant *Dianthus Sylvestris* (Caryophyllaceae): Effects of selfing and biparental inbreeding among sex morphs. *American Journal of Botany* 96: 2279–2287.

COOK SA (1962) Genetic System, Variation, and Adaptation in *Eschscholzia californica*. *Evolution* 16: 278-299.

COURCHAMP F, L BEREK & J GASCOIGNE (2008) *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford University Press, Great Britain. 256 pp.

DAVIS HG, CM TAYLOR, JC CIVILLE & DR STRONG (2004 a) An Allee effect at the front of a plant invasion: *Spartina* in a Pacific estuary. *Journal of Ecology* 92: 321–327.

DAVIS HG, CM TAYLOR, JG LAMBRINOS, DR STRONG & HA MOONEY (2004 b) Pollen Limitation Causes an Allee Effect in a Wind-Pollinated Invasive Grass (*Spartina alterniflora*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 13804-13807.

DOMÍNGUEZ DF (2010) Detección de rasgos que compensarían la disminución altitudinal del servicio de polinización comunitaria en una especie heterostílica en la cordillera de los Andes de Chile central. Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 87 pp.

DONOHUE K (1998) Effects of inbreeding on traits that influence dispersal and progeny density in *Cakile edentula* var. *lacustris* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 85: 661–668.

ELAM DR, CE RIDLEY, K GOODELL & NC ELLSTRAND (2007) Population Size and Relatedness Affect Fitness of a Self-Incompatible Invasive Plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 549-552.

ELLIOTT SE & RE IRWIN (2009) Effects of Flowering Plant Density on Pollinator Visitation, Pollen Receipt, and Seed Production in *Delphinium barbeyi* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 96: 912–919.

ELLSTRAND NC & DR ELAM (1993) Population Genetic Consequences of Small Population Size: Implications for Plant Conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.

ENGEL EC & RE IRWIN (2003) Linking Pollinator Visitation Rate and Pollen Receipt. *American Journal of Botany* 90:1612-1618.

FEINSINGER P (1987) Effects of plant species on each other's pollination: Is community structure influenced? *Trends in Ecology & Evolution* 2:123-126.

- FEINSINGER P, HM TIEBOUT III & BE YOUNG (1991) Do Tropical Bird-Pollinated Plants Exhibit Density-Dependent Interactions? Field Experiments. *Ecology* 72: 1953-1963.
- FISCHER M & D MATTHIES (1998) Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *Journal of Ecology* 86: 195-204.
- FORSYTH SA (2003) Density-Dependent Seed Set in the Haleakala Silversword: Evidence for an Allee Effect. *Oecologia* 136: 551-557.
- GOULSON D (2000) Why do pollinators visit proportionally fewer flowers in large patches? *OIKOS* 91: 485-492.
- GOULSON D (2003) *Bumblebees: their behaviour and ecology*. Oxford University Press, Oxford. 246 pp.
- GROOM MJ (1998) Allee Effects Limit Population Viability of an Annual Plant. *The American Naturalist* 151: 487-496.
- HACKNEY EE & JB McGRAW (2001) Experimental Demonstration of an Allee Effect in American Ginseng. *Conservation Biology* 15: 129-136.
- HEGLAND SJ & L BOEKE (2006) Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology* 31: 532-538.
- HEGLAND SJ, J-A GRYTNES & Ø TOTLAND (2009) The relative importance of positive and negative interactions for pollinator attraction in a plant community. *Ecological Research* 24: 929-936.
- HEINRICH B (1979) Resource Heterogeneity and Patterns of Movement in Foraging Bumblebees. *Oecologia* 40: 235-245.
- HESCHEL MS & KN PAIGE (1995) Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology* 9: 126-133.
- HEUSSER A (1971) *Pollen and spores of Chile. Modern types of the Pteridophyta, Gymnospermae and Angiospermae*. The University of Arizona Press. 167 pp.
- HOFFMANN A (1998) *Flora Silvestre de Chile. Zona Central. Cuarta Edición*. Editorial Fundación Claudio Gay.
- JENNERSTEN O (1988) Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of Habitat Fragmentation on Visitation and Seed Set. *Conservation Biology* 2: 359-366.
- JENNERSTEN O & SG NILSSON (1993) Insect flower visitation frequency and seed production in relation to patch size of *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae). *Oikos* 68: 283-292.

- KACELNIK A, AI HOUSTON & P SCHMID-HEMPEL (1986) Central-place foraging in honey-bees: The effect of travel time and nectar flow on crop filling. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19:19-24.
- KAROLY K (1992) Pollinator limitation in the facultatively autogamous annual, *Lupinus nanus* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 79: 49-56.
- KEITT TH, MA LEWIS & RD HOLT (2001) Allee Effects, Invasion Pinning, and Species' Borders. *The American Naturalist* 157: 203-216.
- KUNIN WE (1993) Sex and the Single Mustard: Population Density and Pollinator Behavior Effects on Seed-Set. *Ecology* 74: 2145-2160.
- KUNIN WE (1997) Population Size and Density Effects in Pollination: Pollinator Foraging and Plant Reproductive Success in Experimental Arrays of *Brassica Kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234.
- LAMONT BB, PGL KLINKHAMER & ETF WITKOWSKI (1993) Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii*- a demonstration of the Allee effect. *Oecología* 94: 446-450.
- LEGER EA & KJ RICE (2003) Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology Letters* 6: 257-264.
- LEGER EA & KJ RICE (2007) Assessing the speed and predictability of evolution in an invasive species: a comparison of traits between native and invasive California poppies (*Eschscholzia californica*) across similar geographic gradients. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1090-1103.
- LEPŠ J & P ŠMILAUER (2003) *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge. 269 pp.
- LEUNG B, JM DRAKE & DM LODGE (2004) Predicting Invasions: Propagule Pressure and the Gravity of Allee Effects. *Ecology* 85:1651-1660.
- LEWIS MA & P KAREIVA (1993) Allee Dynamics and the Spread of Invading Organisms. *Theoretical Population Biology* 43: 141-158.
- LUEBERT F & P PLISCOFF (2006) *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. Primera edición. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 316 pp.
- MENGES ES (1991) Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* 5: 158-164.
- MOELLER DA & MA GEBER (2005) Ecological Context of the Evolution of Self-Pollination in *Clarkia xantiana*: Population Size, Plant Communities, and Reproductive Assurance. *Evolution* 59: 786-799.

- MOLINA-MONTENEGRO MA, EI BADANO & LA CAVIERES (2008) Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the 'magnet species' concept with invasive species. *Oikos* 117: 1833-1839.
- MUÑOZ AA & LA CAVIERES (2008) The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *Journal of Ecology* 96: 459-467.
- NAITO Y, M KANZAKI, H IWATA, K OBAYASHI, SL LEE, N MUHAMMAD, T OKUDA & Y TSUMURA (2008) Density-dependent selfing and its effects on seed performance in a tropical canopy tree species, *Shorea acuminata* (Dipterocarpaceae). *Forest Ecology and Management* 256: 375-383.
- NILSSON SG & U WÄSTLJUNG (1987) Seed Predation and Cross-Pollination in Mast-Seeding Beech (*Fagus Sylvatica*) Patches. *Ecology* 68: 260-265.
- NÚÑEZ J (1982) Honeybee foraging strategies at a food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *Journal of Apicultural Research* 21: 139-150.
- OSBORNE JL & WILLIAMS IH (2001) Site constancy of bumble bees in an experimentally patchy habitat. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 83: 129-141.
- PARKER IM (1997) Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch Broom), an invasive exotic shrub. *Ecology* 78:1457-1470.
- QUIROZ CL, A PAUCHARD, A MARTICORENA & LA CAVIERES (2009) Manual de Plantas Invasoras del Centro-Sur de Chile. Laboratorio de Invasiones Biológicas, Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Concepción, Chile. 45 pp.
- RAIJMANN LEL, NC VAN LEEUWEN, R KERSTEN, JGB OOSTERMEIJER, HCM DEN NIJS & SBJ MENKEN (1994) Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. *Conservation Biology* 8: 1014-1026.
- RATHCKE B (1983) Competition and facilitation among plants for pollination. En: Real L (ed) *Pollination biology*: 305-329. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- RATHCKE BJ & ES JULES (1993) Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science* 65: 273-277.
- RICHARDS CM, S CHURCH & DE McCauley (1999) The influence of population size and isolation on gene flow by pollen in *Silene alba*. *Evolution* 53: 63-73.
- RICHARDSON DM, N ALLSOPP, CM D'ANTONIO, SJ MILTON & M REJMÁNEK (2000) Plant invasions-the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65-93.
- ROACH DA & RD WULFF (1987) Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 209-235.

- SALA OE, FS CHAPIN III, JJ ARMESTO, E BERLOW, J BLOOMFIELD, R DIRZO, E HUBER-SANWALD, LF HUENNEKE, RB JACKSON, A KINZIG, R LEEMANS, DM LODGE, HA MOONEY, M OESTERHELD, N LEROY POFF, MT SYKES, BH WALKER, M WALKER & DH WALL (2000) Biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- SCHMITT J (1983) Density-dependent pollinator foraging, flowering phenology and temporal pollen dispersal pattern in *Linanthus bicolor*. *Evolution* 37: 1247-1257.
- SIH A & MS BALTUS (1987) Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679-1690.
- SILANDER JA (1978) Density-Dependent Control of Reproductive Success in *Cassia biflora*. *Biotropica* 10: 292-296.
- STEPHENS PA, WJ SUTHERLAND & RP FRECKLETON (1999) What is the Allee Effect? *Oikos* 87: 185-190.
- STEPHENSON AG (1981) Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- STEVEN JC, TP ROONEY, OD BOYLE & DM WALLER (2003) Density-Dependent Pollinator Visitation and Self-Incompatibility in Upper Great Lakes Populations of *Trillium grandiflorum*. *Journal of the Torrey Botanical Society* 130: 23-29.
- STEVEN JC & DM WALLER (2007) Isolation Affects Reproductive Success in Low-Density but Not High-Density Populations of Two Wind-Pollinated *Thalictrum* Species. *Plant Ecology* 190: 131-141.
- TAYLOR CM, HG DAVIS, JC CIVILLE, FS GREVSTAD & A HASTINGS (2004) Consequences of an Allee Effect in the Invasion of a Pacific Estuary by *Spartina alterniflora*. *Ecology* 85: 3254-3266.
- TAYLOR CM & A HASTINGS (2005) Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters* 8: 895-908.
- TER BRAAK CJF & P ŠMILAUER (2002) *Canoco Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, USA. 500 pp.
- THOMSON JD (1982) Patterns of visitation by animal pollinators. *Oikos* 39: 241-250.
- TORRES-DÍAZ C, S GÓMEZ-GONZÁLEZ, GC STOTZ, P TORRES-MORALES, B PAREDES, M PÉREZ-MILLAQUEO & E GIANOLI (2011) Extremely Long-Lived Stigmas Allow Extended Cross-Pollination Opportunities in a High Andean Plant. *PLoS ONE* 6 (5): e19497.

- TRAVIS J (1984) Breeding system, pollination, and pollinator limitation in a perennial herb, *Amianthium muscaetoxicum* (Liliaceae). *American Journal of Botany* 71: 941-947.
- VALE Á, D ROJAS, JC ÁLVAREZ & L NAVARRO (2011). Breeding system and factors limiting fruit production in the nectarless orchid *Broughtonia lindonii*. *Plant Biology* 13: 51-61.
- VALIENTE-BANUET A, E BARAZA, R ZAMORA & M VERDÚ (2009) Interacciones positivas planta-planta, reglas de ensamblaje y la conservación de la diversidad. En: Medel R, MA Aizen & R Zamora (eds). *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal*: 181-193. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- VAN KLEUNEN M & SD JOHNSON (2005) Testing for Ecological and Genetic Allee effects in the invasive shrub *Senna didymobotrya* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 92: 1124-1130.
- VAZQUEZ, DP (2007) Introduced herbivores and the Allee effect in animal-pollinated plants. *Ecología austral* 17: 21-36.
- VILLAGRÁN C, C MARTICORENA & JJ ARMESTO (2007) Flora de las Plantas Vasculares de Zapallar. Puntángenes y Fondo Editorial U.M.C.E. 646 pp.
- WAITES AR & J ÁGREN (2004) Pollinator Visitation, Stigmatic Pollen Loads and Among-Population Variation in Seed Set in *Lythrum salicaria*. *Journal of Ecology* 92: 512-526.
- WALLACE DD & O'DOWD DJ (1989) The effect of nutrients and inflorescence damage by insects on fruit set by *Banksia spinulosa*. *Oecologia* 79: 482-488.
- WARD M & SD JOHNSON (2005) Pollen limitation and demographic structure in small fragmented populations of *Brunsvigia radulosa* (Amaryllidaceae). *Oikos* 108: 253-262.
- WIDÉN B (1993) Demographic and genetic effects on reproduction as related to population size in a rare, perennial herb, *Senecio integrifolius* (Asteraceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 50:179-195.
- WILCOCK C & R NEILAND (2002) Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* 7: 270-277.
- ZIMMERMAN M & GH PYKE (1988) Reproduction in *Polemonium*: assessing the factors limiting seed set. *American Naturalist* 131: 723-738.

8. ANEXO

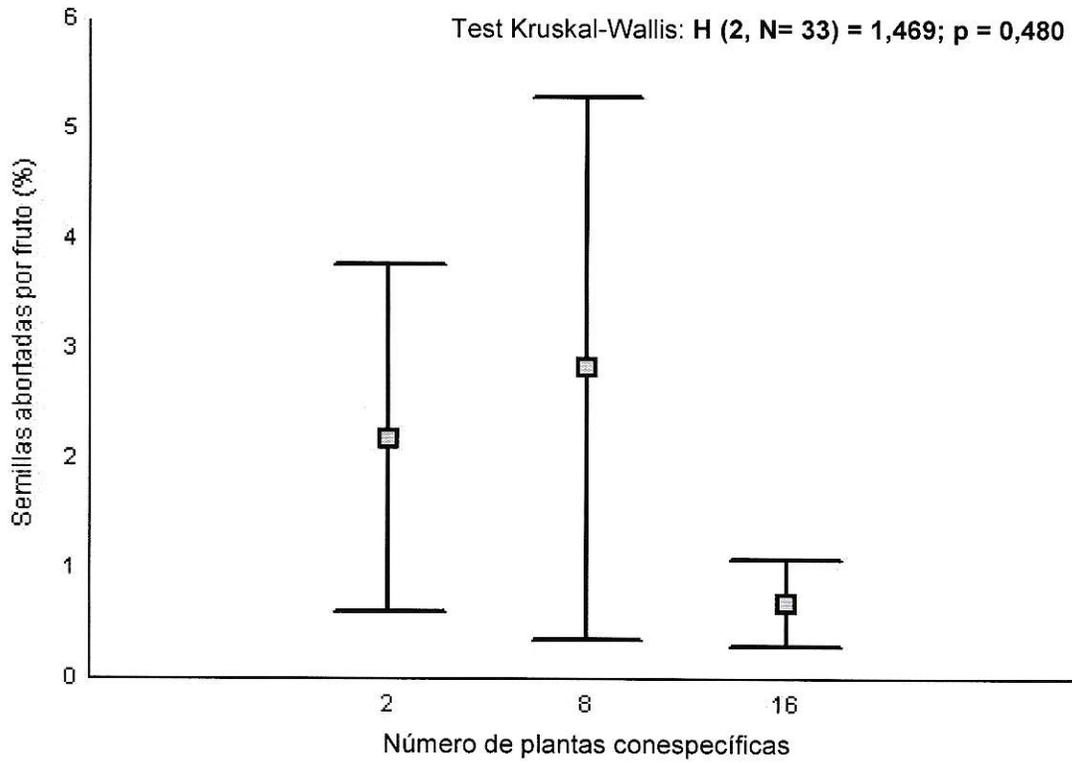


Fig. 28: Valores promedio de porcentaje de semillas abortadas por fruto (± 2 EE) para parches con 2, 8 y 16 individuos de *Eschscholzia californica* en floración (N = 1.271 frutos).

Tabla 3: Número de visitas total esperado durante la vida de una flor* en los parches de *E. californica*.

Número de plantas por parche	Número de visitas total esperado por flor
2	0,65
2	1,61
2	0,28
2	1,25
2	0,52
2	0,05
2	1,38
2	0,35
2	0,17
2	0,44
2	0,02
8	0,42
8	0,42
8	0,52
8	0,01
8	0
8	0,30
8	0,67
8	1,27
8	1,59
8	1,25
8	0,25
16	0,97
16	1,32
16	1,21
16	0,79
16	0,36
16	1,59
16	0,96
16	0,28
16	1,38
16	0,36
16	0,55

* La probabilidad total de que una flor sea polinizada (número de visitas total esperado por flor) fue calculada según Domínguez (2010). Se consideró para este cálculo, la longevidad floral señalada en Arredondo-Núñez (2011), para una altitud de 900 m.s.n.m.