

UCH-FC  
HAG-B  
L579  
c. 1

EFECTO DEL ESPACIAMIENTO ENTRE PLANTAS EN LA PRODUCCION DE  
FRUTOS Y SEMILLAS EN Kageneckia angustifolia Don., UN ARBOL  
DIOICO DEL BOSQUE ESCLEROFILO MONTANO DE CHILE CENTRAL.

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

FACULTAD DE CIENCIAS

PEDRO MAURICIO LEON LOBOS

Junio 1993

Director de Tesis : Dra. Mary T. Kalin Arroyo

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

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

PEDRO MAURICIO LEON LOBOS

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

Director de Tesis:

Dr. Mary Kalin Arroyo



Comisión Informante de Tesis:

Dr. Alicia Hoffmann



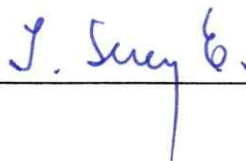
Dr. Gloria Montenegro

---

Dr. Juan Armesto



Dr. Italo Serey



A RUBY Y NEFTALI, MIS PADRES

A ALEJANDRA, ROBERTO, DORIS, GLORIA Y

ANDREA, MIS HERMANOS

A ROSARIO.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mis agradecimientos al director de mi tesis Dra. Mary Kalin Arroyo, por su importante respaldo y colaboración en la realización de este trabajo.

A los Doctores Juan Armesto, Alicia Hoffmann, Italo Serey, Gloria Montenegro y Peter Feinsinger por sus valiosos comentarios que enriquecieron la versión final de la tesis.

A mis amigos Susana Maldonado, Diana Marco, Juan Fernando Hernández, Cecilia Smith y mis hermanas Doris y Andrea por su valiosa y necesaria colaboración en las actividades de terreno. Especialmente, quiero agradecer a mis amigos Anita Flores, José García Franco, Héctor Jiménez, Francisca Saavedra, Juan Armesto y Emma Elgueta por su constante preocupación y apoyo en varias etapas de esta tesis.

A mis amigos Alejandro Peñaloza y Lohengrin Cavieres por sus interesantes aportes a la discusión de la tesis.

A los profesores Jaime Solervicens y Haroldo Toro quienes indentificaron los insectos que visitan flores de Kageneckia angustifolia.

A la Corporación Nacional Forestal (CONAF) por el apoyo logístico brindado. Especialmente, quiero agradecer a los Guardaparques del Santuario De la Naturaleza "Yerba Loca" David Alegría, Julio Bruna, Estanislao Prado y su señora Guadalupe Curiqueo.

A la Srta. Ximena Oñate por su valioso apoyo en la etapa de impresión de esta tesis.

Esta tesis fue financiada por los Proyectos FONDECYT 88-1177 de la Dra. Mary Kalin y FONDECYT 92-1135 del Dr. Juan Armesto y, el Proyecto 89-BINAC4 de la Red Latinoamericana de Botánica.

## INDICE

LISTA DE TABLAS .....	iii
LISTA DE FIGURAS .....	iv
RESUMEN .....	1
INTRODUCCION .....	3
OBJETIVOS ESPECIFICOS .....	9
ESPECIE DE ESTUDIO .....	10
AREA DE ESTUDIO .....	14
1. Localización Geográfica y Vegetación .....	14
2. Clima .....	17
3. Poblaciones de Estudio .....	17
METODOLOGIA .....	20
1. BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE <u>Kageneckia angustifolia</u> ... 20	
Detección de Agamospermia .....	20
2. CARACTERIZACION DE LAS POBLACIONES .....	22
2.1. Densidad, espaciamiento y	
proporción de sexos .....	22
2.2. Fenología de floración .....	22
2.3. Producción de Flores .....	25
2.3.1. Número de flores por inflorescencia .....	25
2.3.2. Número de flores por planta .....	25
3. PRODUCCION Y ABORTO DE FRUTOS Y SEMILLAS .....	26
4. ESPACIAMIENTO ENTRE PLANTAS Y	
PRODUCCION DE FRUTOS Y SEMILLAS .....	31
4.1. Distancia a la planta masculina más	
cercana .....	32
4.2. Distancia promedio a las 3 plantas	
masculinas más cercanas .....	32
4.3. Número de flores potencialmente	
disponibles del vecinos masculinos	
más cercano .....	33

4.4. Número de flores potencialmente disponibles de los 3 vecinos masculinos más cercanos .....	33
4.5. Número de flores masculinas y femeninas en vecindades de diferentes tamaños alrededor de las plantas femeninas .....	35
RESULTADOS .....	37
1. BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE <u>Kageneckia angustifolia</u> ... Detección de Agamospermia y Anemofilia.....	37
2. CARACTERIZACION DE LAS POBLACIONES .....	39
2.1. Densidad y espaciamiento y proporción de sexos .....	39
2.2. Fenología de floración .....	46
2.3. Producción de Flores .....	49
2.3.1. Número de flores por inflorescencia .....	49
2.3.2. Número de flores por planta .....	51
3. PRODUCCION Y ABORTO DE FRUTOS Y SEMILLAS .....	53
4. RELACION ENTRE EL ESPACIAMIENTO Y LA PRODUCCION DE FRUTOS Y SEMILLAS .....	59
4.1. Distancia al masculino más cercano y distancia promedio a los 3 masculinos cercanos .....	59
4.2. Número de flores potencialmente disponibles de 1 y 3 vecinos masculinos más cercanos .....	59
4.3. Número de flores masculinas y femeninas en vecindades de diferentes tamaños alrededor de las plantas femeninas .....	64
DISCUSION .....	69
CONCLUSIONES .....	86
ANEXO POLINIZADORES .....	88
BIBLIOGRAFIA .....	91

## LISTA DE TABLAS

TABLA 1. Producción de frutos y semillas bajo diferentes condiciones en <u>Kageneckia angustifolia</u> .....	38
TABLA 2. Plantas reproductivas, no reproductivas y proporción de sexos .....	43
TABLA 3. Tiempo promedio de duración de la floración en plantas masculinas y femeninas .....	50
TABLA 4. Relación entre el éxito de fertilización y el número potencial de flores dadoras de polen en plantas masculinas incluidas en vecindades de 10, 20, 30, 40, 50 y 60 m de radio alrededor de una planta femenina. ....	66
TABLA 5. Regresión múltiple entre variables reproductivas y a) el número de flores de las plantas masculinas, b) número de flores de las plantas femeninas y c) número de flores de la planta femenina en que se evaluaron los parámetros reproductivos, en vecinades de 10 a 60 m de radio alrededor de una planta femenina en la población de baja densidad.....	68
TABLA 6. Insectos que visitan flores de <u>Kageneckia angustifolia</u> .....	88



## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Relación esperada entre el éxito de fructificación y la disponibilidad de polen de una especie dioica .....	8
FIGURA 2. <u>Kageneckia angustifolia</u> en su hábitat natural en el Santuario de la Naturaleza "Yerba Loca" .....	11
FIGURA 3. Esquemas de flor femenina, flor masculina, fruto, semilla madura, semilla abortada y óvulo no fecundado .....	12
FIGURA 4. Localización geográfica del Santuario de la Naturaleza "Yerba Loca" .....	15
FIGURA 5. Vista general del Cajón "Yerba Loca" .....	16
FIGURA 6. Aspecto de las poblaciones estudiadas .....	19
FIGURA 7. Variables reproductivas evaluadas .....	29
FIGURA 8. Determinación del número potencial de flores dadores de polen de las plantas masculinas .....	34
FIGURA 9. Distribución espacial de plantas masculinas y femeninas en dos poblaciones de <u>Kageneckia angustifolia</u> .....	40
FIGURA 10. Distribución de frecuencia de distancia de plantas femeninas a la masculina más cercana en <u>Kageneckia angustifolia</u> .....	41
FIGURA 11. Frecuencia de floración de plantas masculinas y femeninas en ambas poblaciones de <u>Kageneckia angustifolia</u> , para el período 1990-1992 .....	45
FIGURA 12. Porcentaje de flores en antesis en cada fecha respecto al total de flores que abrieron en todas las fecha de registro y, fenología de fructificación .....	47
FIGURA 13. Número promedio de flores en plantas masculinas y femeninas en <u>Kageneckia angustifolia</u> .....	52

FIGURA 14. Exito de polinización, aborto de frutos, éxito de fructificación y predación de frutos en dos poblaciones de <u>Kageneckia angustifolia</u> .....	54
FIGURA 15. Porcentaje de óvulos fertilizados, semillas abortadas y semillas formadas .....	56
FIGURA 16. Relación entre el aborto de frutos y éxito de polinización .....	57
FIGURA 17. Relación entre el aborto de semillas y el porcentaje de óvulos fertilizados en <u>Kageneckia angustifolia</u> .....	58
FIGURA 18. Exito de polinización y éxito de fructificación versus distancia a plantas masculinas cercanas, en la población de baja densidad .....	60
FIGURA 19. Porcentaje de óvulos fertilizados y semillas formadas versus distancia a plantas masculinas cercanas, en la población de baja densidad .....	62
FIGURA 20. Exito de fertilización versus número de flores en plantas masculinas localizadas dentro de la vecindad de 10 m alrededor de la planta femenina .....	65
FIGURA 21. Relación hipotética entre fecundidad (éxito de polinización) y número de flores en plantas masculinas dentro de la vecindad de 10 m de radio.....	81

## RESUMEN

El objetivo de esta tesis fue evaluar el efecto del espaciamiento entre plantas masculinas y femeninas en la producción de frutos y semillas en Kageneckia angustifolia (Rosaceae), un árbol dioico, en la precordillera de los Andes de Chile central.

En Octubre de 1990, se marcaron los árboles en dos poblaciones de diferentes densidades, en el Santuario de la Naturaleza "Yerba Loca" (33°20'S, 70°20'W; 1800 msnm). Se construyeron mapas para localizar espacialmente cada individuo. Se cuantificó (i) la producción de flores (ii) la fenología de floración de las plantas reproductivas y (iii) el número de frutos y semillas iniciados y maduros. Posteriormente, se evaluó la relación de estos parámetros con varias medidas de espaciamiento entre plantas masculinas y femeninas y con la producción de flores masculinas de plantas masculinas cercanas, como medidas de disponibilidad de polen. La floración de Kageneckia angustifolia fue sincrónica y ocurrió en un período corto (dos meses). Los individuos masculinos produjeron más flores por planta que los femeninos. En ambas poblaciones el éxito de polinización fué cercano al 80% y el porcentaje de óvulos fertilizados alrededor del 40%. El aborto de frutos y el aborto de semillas fueron menores al 7%, siendo ambos parámetros, significativamente mayores en la población de alta

7  
a } densidad. En general estos parámetros reproductivos no se relacionaron significativamente con ninguna de las medidas de espaciamiento ni con la producción de flores de plantas masculinas cercanas.

El bajo porcentaje de aborto de frutos y semillas indica que la disponibilidad de recursos (nutrientes) no limitó la producción de frutos y semillas en K. angustifolia. Esto concuerda con la predicción derivada de la hipótesis de la Función Masculina de Sutherland & Delph (1984). La falta de relación entre las variables reproductivas y las medidas de disponibilidad polen, sumado a la alto porcentaje de fructificación a nivel poblacional, indican que 1990 la polinización no fué un factor limitante de la producción de frutos y semillas de K. angustifolia. Es probable que en años de baja floración (1991 y 1992), el éxito de polinización y el porcentaje de óvulos fertilizados estén relacionados con la distancia entre plantas masculinas y femeninas y la producción de flores de plantas masculinas.

7  
a } Se propone que la alta sincronía en la floración, la alta producción de flores, la monoespecificidad del bosque de K. angustifolia y la gran abundancia de insectos polinizadores serían los factores que explicarían el patrón de producción de frutos y semillas observado.

## INTRODUCCION

En poblaciones naturales de plantas la distancia entre individuos reproductivos puede afectar la fecundidad (Platt et al. 1974, Silander 1978, Widen & Widen 1990) vía el efecto en el flujo de polen. En las plantas xenógamas (dioicas y genéticamente autoincompatibles) que dependen de agentes bióticos de polinización, la distancia afecta el transporte de polen inter-individuos (Levin & Kerster 1969), vía modificación de los patrones conductuales de los polinizadores. El movimiento de los polinizadores esta determinado en gran parte por el balance entre el costo energético y la recompensa de alimentarse en un parche determinado (Heinrich 1975). Cuando las distancias de vuelo son cortas, los polinizadores maximizan el retorno energético, aumentando el tiempo de alimentación y reduciendo el tiempo de vuelo empleado para desplazarse entre plantas. A medida que aumenta las distancias entre los individuos, el tiempo y el gasto energético empleado por los polinizadores para desplazarse entre parches es mayor y el retorno energético es menor. Además, las "señales" que emplean los polinizadores (ej. efecto visual de la masa floral, olfatorias) para reconocer una fuente energética determinada se debilitan. Ambos efectos reducirían la transferencia de polen entre individuos distanciados (Handel 1983).

La mayoría de los estudios de flujo de polen se han

Bansa?

realizado en hierbas de pequeño tamaño. Para estas plantas se ha demostrado que las distancias promedio de movimiento de polen no sobrepasan los 5 metros (Levin & Kerster 1969, Schaal 1980, Anderson 1988, Widén & Widén 1990). Concordante con esto, se ha registrado que la producción de frutos y semillas disminuye marcadamente con la distancia entre individuos (Kay et al. 1984, Widén & Widén 1990, Kunin 1992). En árboles, los estudios de dinámica de flujo de polen son escasos. Podríamos suponer que los árboles, por su tamaño y alta producción de flores respecto a las hierbas, conformarían un gran parche de forrajeo para los polinizadores. Estos concentrarían su actividad de forrajeo en árboles individuales, disminuyendo así la probabilidad y la distancia de movimiento de polen, especialmente entre individuos lejanos. En árboles hermafroditas autocompatibles esta conducta de alimentación generaría altos niveles de geitonogamia (Arroyo 1976). Sin embargo, es concebible pensar que las plantas han desarrollado estrategias adaptativas (ej. alta producción de flores en un corto período, Gentry 1974; producción diferencial de flores por planta, Klinkhamer & Jong 1990; producción diferencial de néctar por planta, Feisinger 1983) que modulan la conducta de forrajeo de los polinizadores y aumentan el flujo de polen entre conoespecíficos (Frankie 1976). Al respecto, en los trópicos se ha observado que algunos polinizadores (abejas grandes) vuelan grandes distancia entre árboles conoespecíficos

(Frankie et al. 1976). Recientemente, House (1992) encontró que en el bosque tropical lluvioso de Australiala, la mayor cantidad de polen por individuo de insecto polinizador se hallaba en individuos capturados en árboles femeninos de Litsea leefeana que se encontraban a menos de 25 m de distancia de un conoespecífico masculino. Aunque este autor no encontró una relación significativa entre la cantidad total de polen conoespecífico que es transportado a plantas femeninas y la distancia a plantas masculinas cercanas, si detectó un efecto de la distancia en la producción de frutos en tres especies de arboles dioicos de este bosque tropical. Por otro lado, estudios realizados en el bosque tropical lluvioso de Costa Rica no ha detectado efecto de la distancia en la producción de frutos (distancias menores a 65 m, Bullock & Bawa 1981; distancias menores a 17 m, Bullock 1982, Wheelwright & Bruneau 1992).

Además de la disponibilidad de polinización (entendida como la disponibilidad de polen y polinizadores), la fecundidad puede ser afectada por eventos postfertilización, como son la cantidad de recursos disponibles para la maduración de frutos y semillas, efecto de herbívoros, predadores de semillas, factores físicos y por calidad genética de los apareamientos (Stephenson 1981, Lee 1988). A altos niveles de polinización, se ha observado que la fecundidad puede estar fuertemente limitada por recursos (nutrientes), lo que se refleja en el

aborto de frutos y semillas principalmente en los primeros estadios de desarrollo (Stephenson 1981, Levin 1984, Allison 1990). Al respecto, gran parte de la información sobre aborto de frutos se refiere a especies hermafroditas. Sin embargo, existen antecedentes indirectos que indican que el aborto de frutos depende del sistema reproductivo. Sutherland & Delph (1984) mostraron que el número de frutos por flor es significativamente mayor en las especies dioicas que en las especies hermafroditas autoincompatibles. Esta diferencia es atribuible a que, en las especies hermafroditas, la presencia de los dos sexos en una misma flor impide a la planta ajustar independientemente el número de gametos masculinos y femeninos (Sutherland & Delph 1984, Sutherland 1986a, 1986b). Una presión de selección para aumentar el número de gametos masculinos relativo a los gametos femeninos se traduciría en un exceso de flores respecto a la capacidad fisiológica de la planta para producir frutos (Sutherland 1987). En las plantas dioicas esta situación no se presenta, ya que la separación estructural de las funciones masculina y femenina permite que la planta pueda ajustar independientemente el número de flores masculinas y femeninas y así producir un número óptimo de flores de cada sexo (Sutherland & Delph 1984).

El objetivo general de esta tesis es evaluar el efecto del espaciamiento poblacional en la producción y el aborto de



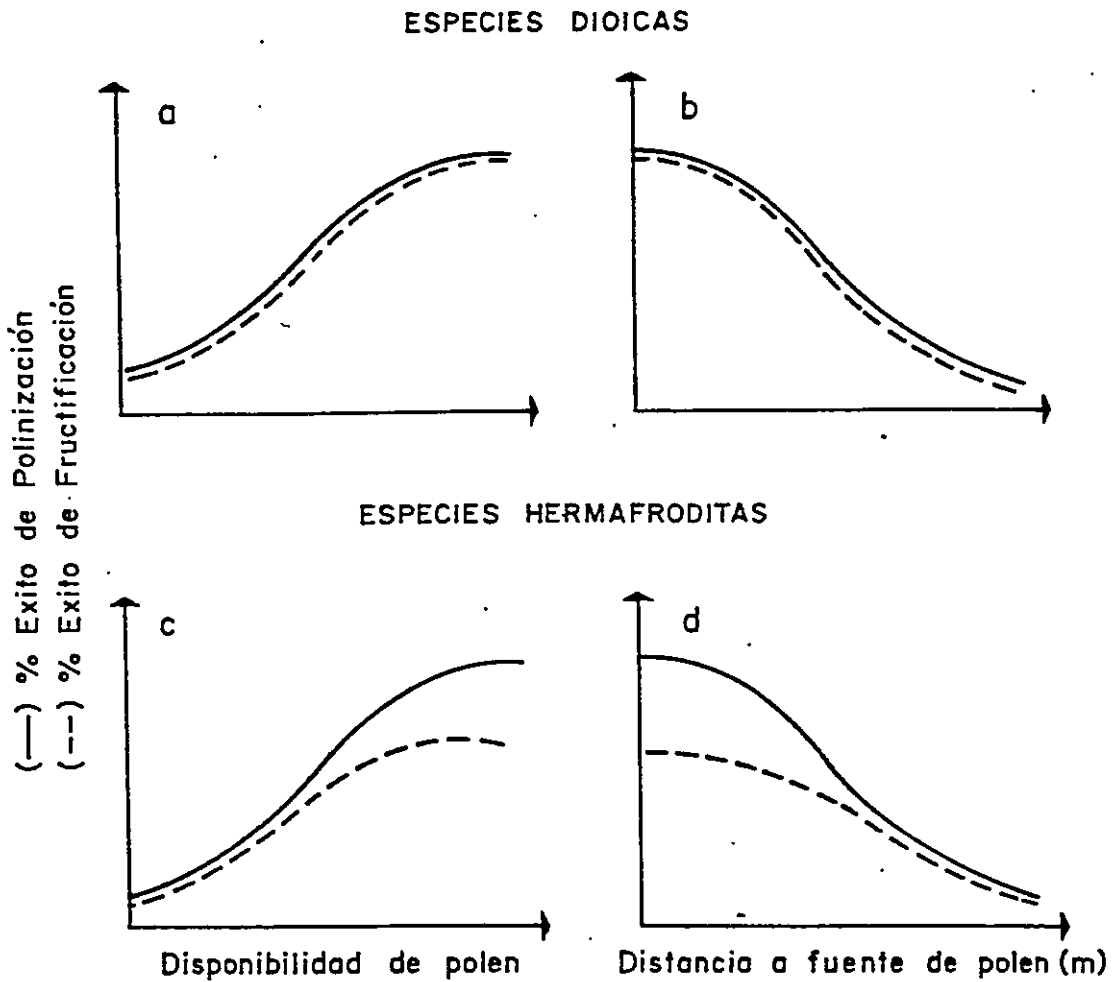
frutos y semillas en Kageneckia angustifolia (Rosaceae) (Frangel, Olivillo).

En este estudio se evaluaron las siguientes predicciones:

a) Si la función masculina es una importante presión selectiva que controla la producción de flores y gametos en plantas, para una especie dioica como K. angustifolia, no se debería encontrar aborto de frutos y semillas. Entonces, el éxito de polinización y fructificación deberían estar estrechamente relacionados (Fig. 1a,b). Un patrón idéntico debería encontrarse entre el porcentaje de óvulos fertilizados y semillas formadas.

b) Si el factor limitante de la fecundidad es la polinización, se debería encontrar una relación directa entre la producción de frutos y semillas con la producción de flores en plantas masculinas cercanas, como una medida de disponibilidad de polen a plantas femeninas (Fig.1a) y una relación inversa con la distancia entre plantas femeninas y masculinas (distancia a la fuente de polen) (Fig.1b).

Figura 1.- Relación esperada entre el éxito de polinización y fructificación con a) la disponibilidad de polen (producción de flores) en plantas masculinas cercanas y, b) la distancia a la fuente de polen, en una especie dioica comparado con una especie hermafrodita.



## OBJETIVOS ESPECIFICOS

- a) Determinar los patrones de espaciamiento entre plantas masculinas y femeninas en dos poblaciones con marcadas diferencias en la densidad poblacional.
- b) Cuantificar los períodos de floración de cada planta femenina y masculina en las dos poblaciones con el propósito de detectar las fuentes de polen temporalmente disponibles para cada planta femenina.
- c) Estimar el número de flores en cada planta masculina como una medida de la cantidad de polen.
- d) Determinar el porcentaje de fructificación inicial, fructificación final, producción inicial y final de semillas y, el porcentaje de aborto de frutos y semillas en plantas femeninas.
- e) Evaluar diferencias en la producción y aborto de frutos y semillas entre las dos poblaciones.
- f) Relacionar el éxito de polinización, fructificación final y producción de semillas con: (i) medidas de distancias a plantas masculinas cercanas (ii) producción de flores en plantas masculinas cercanas, como medidas de disponibilidad de polen para cada planta femenina.

## ESPECIE DE ESTUDIO

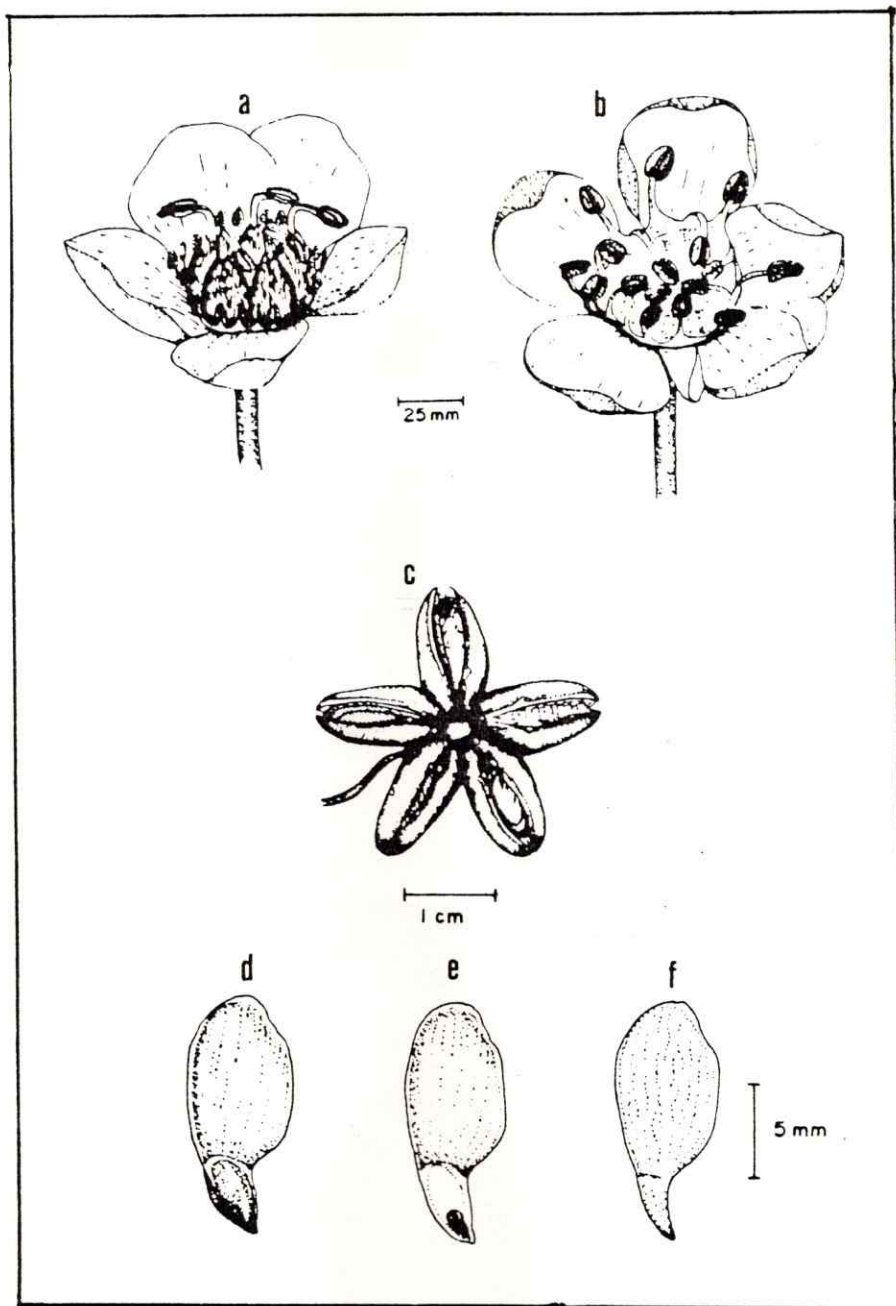
Kageneckia angustifolia D. Don. (Rosaceae) (Fig. 2) es un árbol dioico, endémico de la zona mediterránea de Chile central, que se distribuye entre las regiones IV y VII. Habita principalmente en laderas asoleadas en la Cordillera de los Andes y en la Cordillera de la Costa, entre los 1500 a 2200 m (Rodríguez et al. 1983; Rundel 1981), donde es frecuentemente dominante en el bosque esclerófilo montano. Es la especie que define el límite arbóreo entre los 32°-33°S (Arroyo et. al. 1981). Está catalogada como una **especie vulnerable a la extinción** en las regiones IV, V y Metropolitana (Benoit, 1989), por lo que la información sobre su biología y ecología reproductiva será valiosa para desarrollar programas de recuperación de poblaciones degradadas como consecuencia de la sobreexplotación a la que ha estado sometida como recurso leña.

Las flores masculinas de Kageneckia angustifolia (Fig. 3) están dispuestas en un corimbo de 2-3 cm de largo. El cáliz está formado por 5 lóbulos triangulares, de 4 a 5 mm de largo. La corola esta formada por 5 pétalos blancos, de 4-7 mm de largo. Cada flor tiene 14-16 estambres, insertos en el borde del receptáculo. Las flores femeninas, se localizan de 1 a 2 en corimbo y, el cáliz y corola son semejantes a las flores masculinas; presenta estambres rudimentarios.

Figura 2.- Kageneckia angustifolia en su hábitat natural en el Santuario de la Naturaleza, precordillera de la región mediterránea, 33°20'S.



Figura 3.- a) Flor femenina; b) flor masculina; c) fruto; d) semilla madura; e) semilla abortada y f) óvulo no fecundado de Kageneckia angustifolia.



El ovario está compuesto de 5 carpelos sésiles, dispuestos radialmente sobre el receptáculo (Rodríguez et al. 1983). Las flores femeninas poseen nectarios en la unión entre carpelos. Cada carpelo tiene entre 11 a 15 óvulos. El fruto está formado por 5 folículos dispuestos en forma estrellada, coriáceos, pilosos, calciformes, de 1,5-2 cm de largo y 6-9 mm alto. Las semillas están dispuestas en forma imbricada y biseriada, comprimidas lateralmente, de 4-5 mm de largo y 1-2 mm de ancho, prolongadas en un ala membranosa de 8-10 mm de largo (Rodríguez et al. 1983). K. angustifolia ha sido descrita como entomófila, siendo visitada por pequeñas abejas nativas semisociales y numerosos coleópteros (Uslar 1982). Florece entre mediados de Noviembre y mediados de Diciembre.

## AREA DE ESTUDIO

### 1. Localización Geográfica y Vegetación.

El área de estudio se encuentra a los 1800 m en el Santuario de la Naturaleza "Yerba Loca" (33°20'S, 70°20'W), en la cuenca del río San Francisco, Cordillera de Los Andes, Chile Central (Figs. 4,5). Es un área silvestre protegida caracterizada por su riqueza florística y diversidad de formas de vida (Uslar 1982) y distintas formaciones vegetacionales a través del gradiente altitudinal. En la reserva, Kageneckia angustifolia es dominante entre 1500-1900 m, constituyendo comunmente manchones monoespecíficos. El estrato arbustivo es escaso con presencia ocasional de Guindilia trinervis Gill. ex. H. et A. en los espacios abiertos. Las especies herbáceas más importantes que están asociadas al bosque de K. angustifolia, considerando su abundancia, son Valeriana stricta Clos, Relbunium hypocarpium (L.) Hemsl. y Geranium berterianum Colla ex Savi. En los espacios abiertos predominan las especies anuales, Calycera sessiflora Phil., Plagiobothrys tinctorius (R. et P.) A. Gray, Calandrinia prostrata Phil. y Pectocarya sp. (Uslar 1982).



Figura 4.- Localización geográfica del Santuario de la Naturaleza "Yerba Loca"; precordillera de los Andes, región metropolitana, 33'20°S.

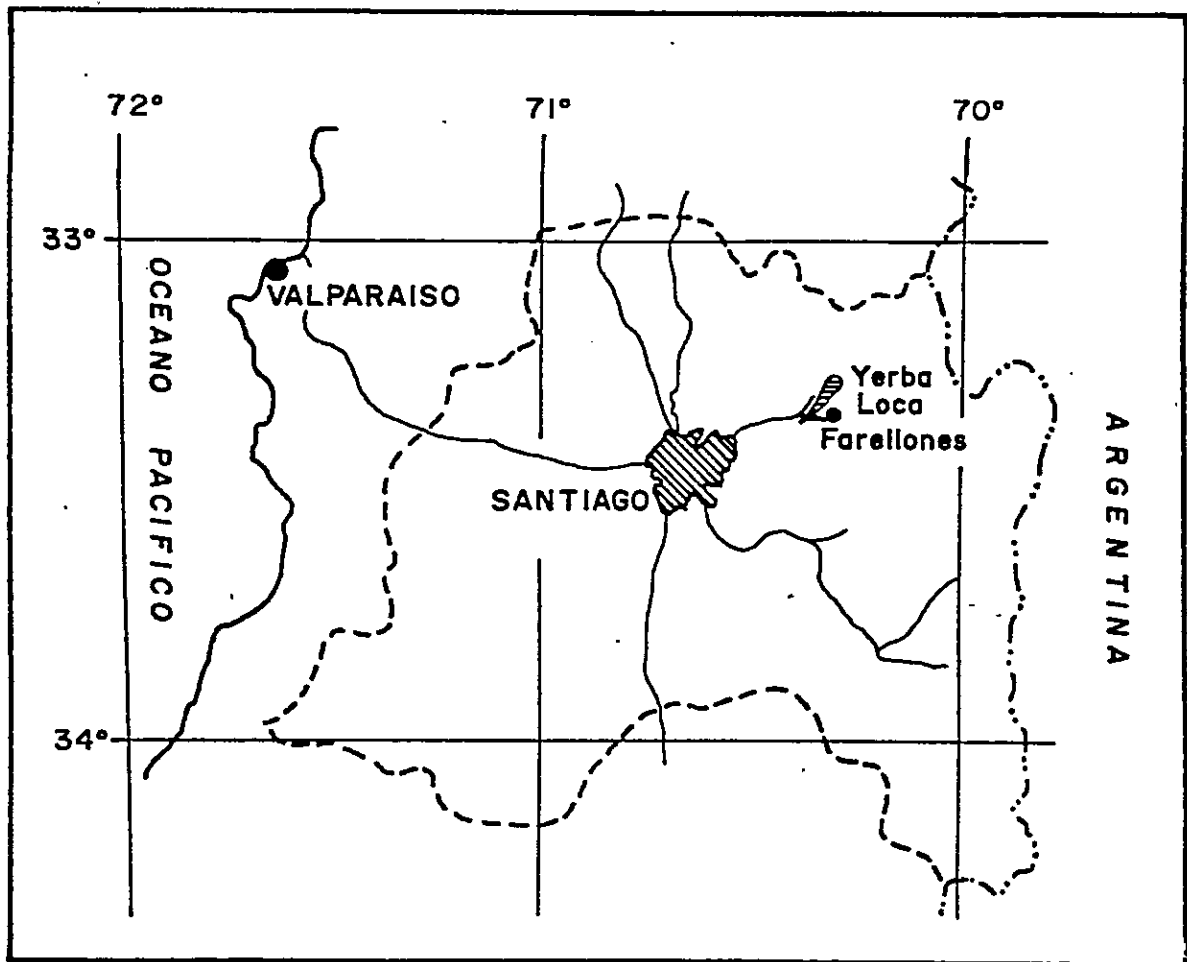


Figura 5.- Vista general del Santuario de la Naturaleza "Yerba Loca".



## 2. Clima.

En la zona predomina un clima mediterráneo con influencia continental (di Castri & Hajek 1976). La precipitación se concentra en la estación fría, entre Julio y Agosto y cae en forma de agua lluvia o nieve. El verano es seco y de duración variable, de 5 a 7 meses (Uslar 1982). No existen datos climáticos para la zona de estudio. Sin embargo, en el mismo sector precordillerano, a mayor altitud (2500 m), se ha registrado una temperatura anual promedio máxima de 12,3 °C, una mínima de 3,4 °C y una media anual de 7,8 °C. La precipitación anual es 500 mm (datos de la estación meteorológica del Ski Club de Chile de la Parva, para los años 1978-1981, en Rozzi 1990). Considerando una tasa adiabática de disminución de la temperatura de 0.6°C por 100 m de elevación, la temperatura media anual en el sitio de estudio sería cerca de 12°C.

## 3. Poblaciones de Estudio.

En el sitio de estudio, se eligieron dos bosquetes de Kageneckia angustifolia de distinta densidad. En adelante me referiré a estos bosquetes como poblaciones aunque no son poblaciones sensu stricto, sin embargo se encuentran relativamente aislados entre sí. La población de baja densidad se localiza en el sector de Villa Paulina en una ladera de exposición sur-oeste, 4 km hacia el interior del cajón del Río

San Francisco, considerando como punto de referencia el camino a Farellones (Fig. 6a). La población de alta densidad se localiza en el sector de acceso al Santuario, en una ladera de exposición sur-oeste (Fig. 6b). La elección de estos bosquetes obedecieron a que se encuentran relativamente aislados de otros bosquetes de K. angustifolia. El criterio mas importante para escoger la población de baja densidad fue la presencia de un número elevado de individuos femeninos muy aislados de individuos masculinos.

Figura 6.- Aspecto de las poblaciones a) de baja densidad y, b) alta densidad Kageneckia angustifolia.



## METODOLOGIA

### 1. BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE Kageneckia angustifolia.

#### Pruebas de Agamosperma y Anemofilia.

Con frecuencia se ha documentado alta incidencia de agamosperma o formación de semillas sin participación de gametos masculinos (Batygina 1988) en la familia Rosaceae (Czapik 1988). Aunque existen antecedentes que indican que Kageneckia angustifolia no es agamosperma (Uslar, 1982), se consideró importante verificar experimentalmente la ausencia de este fenómeno como prerequisite para investigar la relación entre fructificación y distancia a la fuente de polen en K. angustifolia.

Por otro lado, observaciones de campo indican que esta especie es entomófila y que la polinización es realizada principalmente por abejas semisociales (Uslar, 1982). Sin embargo, no se han realizado ensayos para determinar la importancia real de la entomofilia en comparación a otros mecanismos de polinización como es el caso de la anemofilia.

Para responder estas preguntas, en la primavera de 1990 se cuantificó la producción de frutos y semillas bajo tres condiciones:

- a.- Exclusión de polinizadores bióticos y viento.
- b.- Exclusión de polinizadores bióticos.
- c.- Polinización manual cruzada.

El primer tratamiento permite detectar la presencia de agamospermia. El segundo permite detectar la presencia de anemofilia y el tercer tratamiento consiste en un contról de las condiciones experimentales.

Se seleccionaron 3 individuos femeninos previo a la floración (principios de octubre), se marcaron 15 ramas en cada uno (5 ramas por tratamiento) y se contó el número de yemas florales en cada rama. Las 15 ramas seleccionadas para el experimento de exclusión de polinizadores y viento se cubrieron con un saco de género fino. Las ramas del experimento de exclusión de polinizadores se cubrieron con una malla fina de plástico que impedía la llegada de polen vía insectos, pero a la vez dejaba pasar el polen transportado por el viento. Las 203 flores seleccionadas para el experimento de polinización manual cruzada fueron polinizadas con polen proveniente de tres plantas masculinas de la misma población. Dado el tamaño de las flores unisexuales, el procedimiento de polinización manual fue relativamente fácil. Con una pinza se tomaron flores masculinas en antesis y se frotaron en el estigma de flores femeninas. A fines de febrero de 1991, se recolectó y contabilizó los frutos y semillas formadas en cada uno de los 3 tratamientos. Estos experimentos se repitieron en 1992. En este año se marcaron 15 individuos con el propósito de incrementar el universo de la muestra. En cada árbol se marcaron 3 ramas por tratamiento. Se excluyeron los resultados

del tratamiento de polinización manual cruzada debido a que el 100% de los frutos fueron altamente predados.

## **2. CARACTERIZACION DE LAS POBLACIONES.**

### **2.1. Densidad, espaciamiento y proporción de sexos.**

En las dos poblaciones de Kageneckia angustifolia, se enumeraron todos los individuos con etiquetas de aluminio. Se identificaron tres tipos de plantas de acuerdo al sexo y estatus reproductivo: i) plantas masculinas, ii) plantas femeninas y iii) plantas no reproductivas. El sexo fue determinado mediante observaciones de morfología floral a medida que se inició la floración y a través de la presencia de frutos de años anteriores en plantas femeninas. En ambas poblaciones se marcaron todas las plantas y renovales > 50 cm de altura.

Para medir las distancias entre plantas se utilizó un Medidor de Distancia Ultrasónico (Sonic 250). Con una brújula se determinó la orientación de cada una de las plantas respecto a una planta cercana. Con estos datos se construyeron mapas de ubicación de los individuos sobre los cuales se midieron posteriormente las distancias entre las plantas femeninas y las masculinas más cercanas.

### **2.2. Fenología de floración.**

En poblaciones naturales, el grado de sincronía en la fenología de floración tiene importancia para el éxito



reproductivo de los individuos (Rathcke & Lacey 1985). Se registró el período de floración de cada planta reproductiva de Kageneckia angustifolia con el propósito de determinar el grado de sincronía en la floración entre las plantas femeninas y masculinas e identificar que individuos masculinos eran dadores potenciales de polen para cada una de las plantas femeninas.

Para esto, a comienzos de octubre de 1990, antes de la floración, se marcaron 6 ramas distribuidas alrededor de la copa de cada planta masculina a una altura promedio de 1.7 m. En el 80% de las plantas femeninas se marcaron 10 ramas, siguiendo el mismo criterio utilizado en la selección de las ramas en las plantas masculinas. El número de plantas femeninas marcadas estuvo limitado por la accesibilidad de las ramas y por la baja producción de yemas florales en algunos individuos. El criterio para seleccionar las ramas fue el número de yemas florales en ramas de 40 cm de largo máximo. Se consideró un mínimo de 100 y un máximo de 300 yemas florales por rama en las plantas masculinas y entre 40 a 100 yemas florales por rama en las plantas femeninas. Entre el 12 de Octubre (inicio de floración) y el 23 de Diciembre de 1990, se registró cada 5 días el número de flores abiertas por rama.

Los datos fueron ordenados por planta y por fecha de registro. Con el propósito de facilitar la comparación de la secuencia de floración de ambos sexos, se expresó el número de flores abiertas por registro como porcentaje del total de

flores registradas abiertas a lo largo de todo el período de muestreo. Se realizaron comparaciones entre la fenología de floración de las plantas masculinas y femeninas considerando el inicio y la extensión del período de floración.

Con el fin de determinar el grado de sincronía a nivel poblacional entre la fenología de floración de los individuos masculinos y femeninos, se utilizó el Índice de Similitud Proporcional de Schoener (1968)

$$P_s = 1 - 1/2 * \sum |P_{ij} - P_{ik}|$$

donde,

$P_{ij} = N_{ij}/Y_j$ , es la proporción de flores abiertas del sexo j en la fecha i.

$P_{ik} = N_{ik}/Y_k$ , es la proporción de flores abiertas del sexo k en la fecha i.

$N_{ij(k)}$  = número de flores del sexo j(o/k) en la fecha i.-

$Y_{j(k)}$  = número de flores abiertas registradas en el total de censos para los sexos j o k.

Para valores de  $P_s$  cercanos a 1 existe un alto grado de sobreposición mientras que con valores de  $P_s$  cercanos a 0 existe un bajo grado de sobreposición.

### **2.3. Producción de flores en plantas reproductivas.**

En especies dioicas, se han documentado diferencias en características reproductivas de plantas masculinas y femeninas, tales como diferencias en la fenología de floración, dimorfismo floral, número de flores y producción de néctar (Lloyd & Webb 1977). El número de flores por inflorescencias y/o el número de flores por árbol es casi siempre mayor en los arboles masculinos que los femeninos (Amstrong & Irvine 1989).

El patrón de producción de flores fue evaluado en Kageneckia angustifolia en los siguientes niveles :

#### **2.3.1. Número de flores por inflorescencia**

En 5 arboles de cada sexo, se cuantificó el número de flores por inflorescencia en un total de 100 inflorescencias por planta muestreadas aleatoriamente en el dosel. Los datos, ordenados por planta y sexo, fueron analizados mediante un ANDEVA anidado de dos niveles (Sokal & Rohlf 1981).

#### **2.3.2. Número de flores por planta.**

El número total de flores producidas por las plantas masculinas y femeninas se estimó mediante el siguiente método. En el período máximo de floración, se cuantificó el número de flores abiertas y yemas por abrir en 10 cuadrantes de 25x25 cm, considerando una profundidad de 25 cm en la copa ( $0.0156 \text{ m}^3$ ), colocados regularmente en la periferia del dosel de todas las plantas masculinas. Luego, se midió el diámetro mayor, diámetro menor y altura de la copa de todos los individuos. Con estas

variables, se estimó el volumen de la copa de cada individuo, considerando que el dosel tiene una forma semejante a un cono invertido de volumen:

$$V = 1/3 \pi * abh$$

donde, a y b son el radio mayor y menor respectivamente y, h es la altura de la copa de cada árbol.

Posteriormente, se estimó el volumen del dosel interior de las plantas masculinas, asumiendo que las flores se concentraban en los 25 cm exteriores del dosel. Restando el volumen del dosel interior al volumen total de cada árbol, se obtuvo el volumen aproximado del dosel donde se encuentran las flores. Para cada planta, utilizando este valor y el número promedio de flores presentes en 0.0156 m<sup>3</sup>, se estimó el número de flores por planta.

### 3. PRODUCCION Y ABORTO DE FRUTOS Y SEMILLAS.

En las dos poblaciones se eligieron plantas femeninas localizadas a diferentes distancias de las plantas masculinas. En la población de alta densidad se eligieron 20 plantas femeninas y en la de baja densidad 23 plantas. En estas plantas se seleccionaron 4 de las 10 ramas marcadas para el estudio fenológico. Teniendo en cuenta que el aborto de frutos y

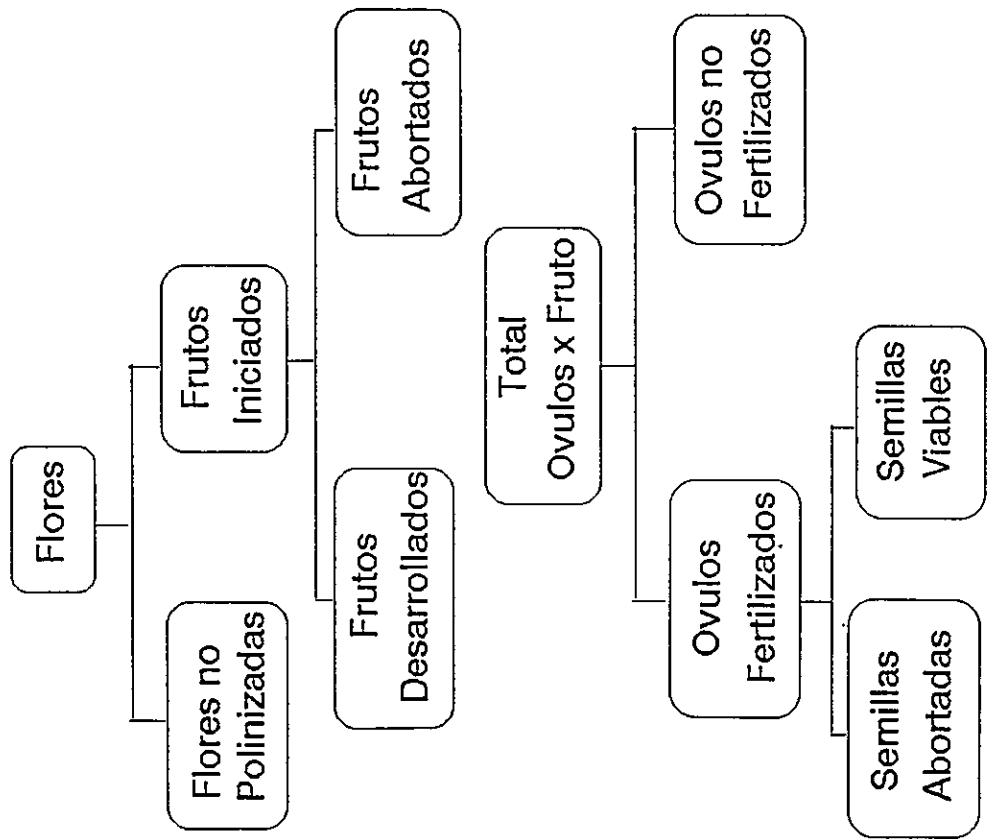
semillas puede ocurrir en distintas etapas de su desarrollo - aunque es más frecuente en los primeros estadios- fue necesario individualizar cada fruto y monitorear su desarrollo desde el momento en que se produjo la fertilización de los óvulos hasta que finalizó la maduración de los frutos. Para esto, se contó el número de yemas florales antes de la antesis floral y, se monitoreó el destino de cada flor a intervalos de 5 días. Los frutos en desarrollo fueron marcados en cada fecha con hilos de diferentes colores y observados periódicamente desde el inicio de la fructificación (mediados de octubre), hasta antes de la dispersión de semillas (fines de febrero de 1991). En esta etapa los frutos marcados fueron recolectados, colocados individualmente en bolsas ordenadas por rama y por planta. En el laboratorio, se analizó cada fruto y se registró el número de frutos maduros, abortados y predados. Se consideró fruto predado aquel que presentaba signos evidentes de predación de semillas en al menos un carpelo. Como fruto maduro se consideró aquellos que tenían al menos una semilla formada, independiente de la ocurrencia de predación. Finalmente, como fruto abortado se consideró todo fruto pequeño en que ninguna semilla estaba completamente desarrollada (ver Fig. 3). Los frutos marcados que cayeron de las ramas durante la maduración considerados abortados.

Con estos datos, se determinó el porcentaje de éxito de polinización, el éxito de fructificación y el porcentaje de

aborto de frutos a nivel de cada población y cada una de las plantas femeninas (Fig. 7).

Se cuantificó la producción y aborto de semillas en un mínimo de 20 frutos sin evidencias de predación por planta. Dado a la dureza de la testa de la semillas y su color café oscuro fue imposible diferenciar a simple vista entre óvulos no polinizados y semillas abortadas. Para solucionar este problema, las semillas y óvulos vacíos de cada fruto fueron embebidos en una solución detergente caliente. Posteriormente se separaron y se contó el número de semillas maduras, semillas abortadas y óvulos no polinizados bajo lupa. Con estos datos se estimó el porcentaje de óvulos fertilizados, porcentaje de semillas abortadas y semillas formadas por fruto para las plantas de cada población (Fig. 7).

Figura 7.- Diagrama de flujo y definición de variables reproductivas estudiadas en Kageneckia angustifolia.



%Exito  
 Fertilización =  $\frac{\text{Frutos Iniciados} \times 100}{\text{N}^\circ \text{ Flores}}$

%Exito  
 Fructificación =  $\frac{\text{Fr. Desarrollados} \times 100}{\text{N}^\circ \text{ Flores}}$

%Exito  
 Frutos =  $\frac{\text{Fr. Iniciados} - \text{Fr. Desarrollados} \times 100}{\text{Frutos Iniciados}}$

%Ovulos  
 Fertilizados =  $\frac{\text{N}^\circ \text{ Ovulos Fertilizados} \times 100}{\text{Total Ovulos} \times \text{Fruto}}$

%Semillas  
 Formadas =  $\frac{\text{N}^\circ \text{ Semillas Viables} \times 100}{\text{Total Ovulos} \times \text{Fruto}}$

%Aborto de  
 Semillas =  $\frac{\text{Ov. Fertilizados} - \text{Sem. Viables} \times 100}{\text{Ovulos Fertilizados}}$



Se consideró que una semilla estaba madura cuando el embrión estaba bien desarrollado y llenaba toda la testa. En cambio, en las semillas abortadas los embriones eran muy pequeños comparados con el embrión de la semilla madura y no ocupaban toda la testa. En los óvulos abortados (no fertilizados) no existía evidencia de formación de embrión, y el ala membranosa era muy pequeña comparada con el ala de las semillas maduras (ver Fig. 3).

Se evaluó la producción y aborto de semillas a nivel de carpelos en 25 frutos, pertenecientes a 5 plantas. Los frutos se escogieron considerando que los carpelos estuviesen cerrados para tener la certeza de no haber perdido ninguna semilla u óvulo abortado. Se aplicó el mismo procedimiento utilizado para analizar la producción de semillas a nivel de frutos, con la salvedad que las semillas y óvulos no polinizados se diferenciaron por carpelo y fueron puestos en recipientes separados. Para establecer si existían diferencias en el número de semillas maduras y óvulos abortados (no polinizados) entre plantas y dentro de plantas, se utilizó un Análisis de Varianza Anidado de 2 niveles (Sokal & Rohlf 1981).

#### **4. ESPACIAMIENTO ENTRE PLANTAS Y PRODUCCION DE FRUTOS Y SEMILLAS.**

Con el fin de poner a prueba la hipótesis que la producción de frutos y semillas es dependiente del

espaciamiento entre plantas, se evaluó mediante análisis de regresión lineal la relación entre los parámetros reproductivos y las variables independientes. Los parámetros reproductivos (variables dependientes) expresados en porcentaje fueron transformados con la función arcoseno. Los parámetros reproductivos: i) éxito de polinización, ii) éxito de fructificación, iii) porcentaje de óvulos fertilizados y iv) porcentaje de semillas formadas, se relacionaron con las variables independientes:

**4.1. Distancia a la planta masculina más cercana**

**4.2. Distancia promedio a las 3 plantas masculinas más cercanas**

Usando los mapas construidos para las poblaciones, se midieron las distancias entre las plantas femeninas monitoreadas para fructificación y todas las plantas masculinas. Posteriormente, mediante el teorema de Pitágoras se calculó la distancia entre las plantas femeninas y todas las plantas masculinas utilizando la fórmula:

$$D = \sqrt{(x_1-x_2)^2 + (y_1-y_2)^2}$$

donde, D es la distancia entre una planta femenina y una masculina cercana,  $x_1, y_1$  son las coordenadas de la planta femenina y  $x_2, y_2$  son las coordenadas de la planta masculina.

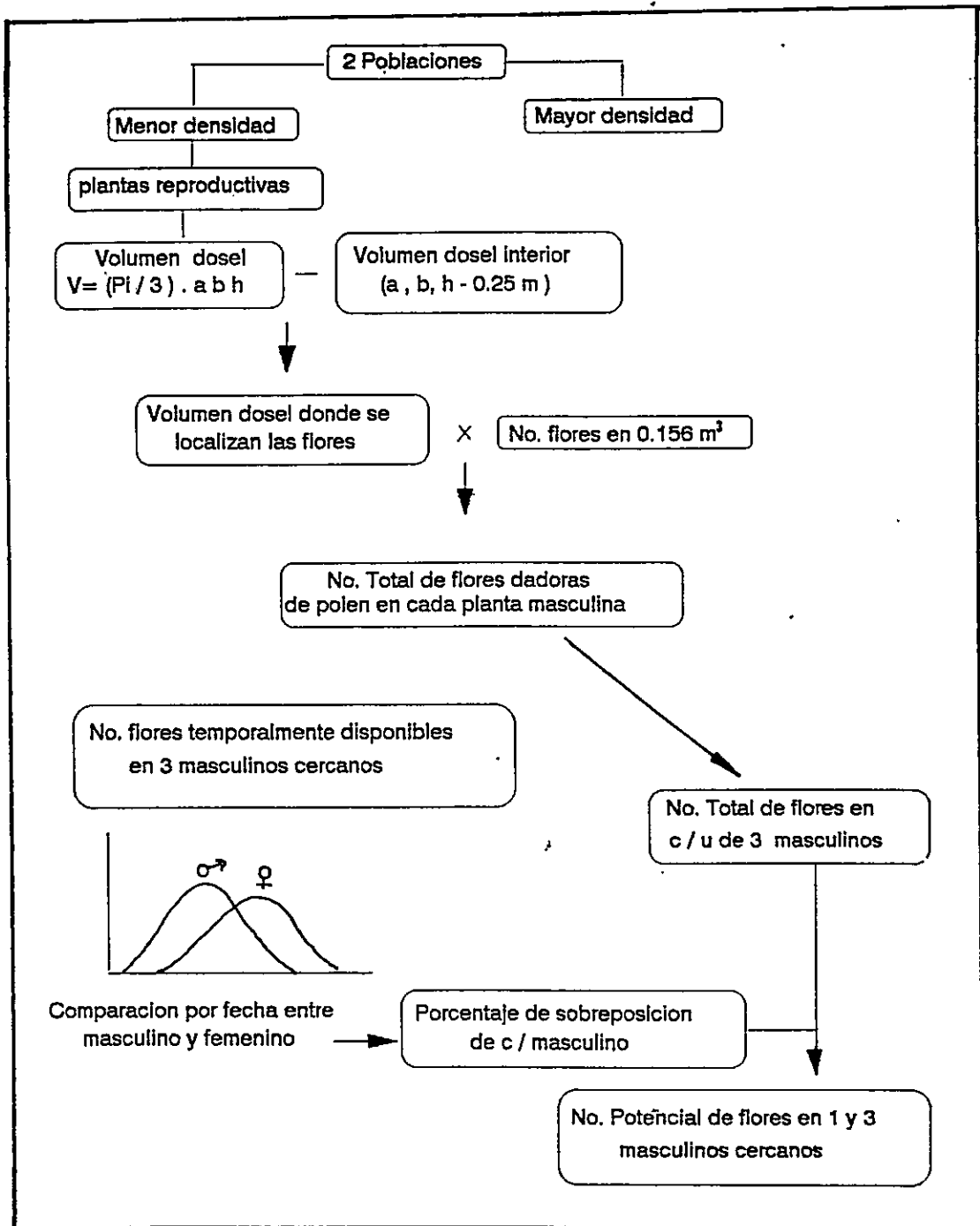
Los datos fueron ingresados en una planilla electrónica que permitió calcular las distancias femenina-masculina fácilmente y ordenar las plantas masculinas en orden creciente considerando su cercanía a cada planta femenina en que se evaluaron los parámetros reproductivos.

#### **4.3. Número de flores potencialmente disponibles del vecino masculino más cercano**

#### **4.4. Número de flores de los 3 vecinos masculinos más cercanos**

Se estimó el número potencial de flores dadoras de-polen en las 3 plantas masculinas más cercanas a cada individuo femenino (Fig. 8). Para lo anterior, se comparó la fenología de floración de las plantas femeninas marcadas para evaluar fecundidad con sus tres vecinos masculinos más cercanos. Se hicieron comparaciones por fecha y se calculó el porcentaje de floración de cada planta masculina cercana cuando la femenina estaba en flor. Se obtuvo un porcentaje final de sobreposición de cada una de las tres masculinas cercanas respecto a cada femenina marcada para fructificación. Mediante una ecuación de primer grado se estimó el número de flores correspondientes al porcentaje de sobreposición. Se consideró que el número total de flores estimadas para todo el dosel correspondía a 100%. Este análisis se realizó tanto en la población de baja como de alta densidad.

Figura 8.- Determinación del número potencial de flores dadoras de polen de las plantas masculinas.



#### **4.5. Número de flores de plantas masculinas y femeninas dentro de vecindades de diferentes tamaños alrededor de las plantas femeninas.**

El número potencial de flores dadoras de polen de las plantas masculinas incluídas en vecindades de distintos tamaños alrededor de una planta femenina se estimó a través del mismo procedimiento utilizado para estimar el número de flores de plantas masculinas cercanas (ver punto anterior). La estimación del número de flores de las plantas femeninas incluídas en las vecindades, se realizó con el mismo procedimiento utilizado para estimar el número de flores de las plantas masculinas, con la salvedad que no se consideró el grado de sobreposición de la fenología de floración de la planta femenina evaluada para fructificación con las femeninas incluídas en las vecindades.

En la población de baja densidad se consideraron 6 tamaños de vecindades de 10, 20, 30, 40, 50 y 60 m de radio. Por su menor extensión, en la población de alta densidad se consideraron sólo las vecindades de 10 y 20 m de radio.

Mediante una regresión simple se comparó el éxito de fertilización y el porcentaje de óvulos fertilizados con la producción de flores de las plantas masculinas incluídas en las vecindades de distinto tamaño. Posteriormente, a través de una regresión múltiple, se comparó el éxito de fertilización y el porcentaje de óvulos fertilizados con:

- i) el número de flores de las plantas masculinas
- ii) el número de flores de las plantas femeninas y
- iii) el número de flores de la planta femenina marcada para medir fecundidad.

## RESULTADOS

### 1. BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE Kageneckia angustifolia

#### Pruebas de Agamospermia y Anemofilia

En 1990, no hubo formación de frutos en las flores donde se excluyó la polinización biótica y el posible movimiento de polen por el viento (Tabla 1), indicando ausencia de agamospermia. En 1992, un 2.1% de las flores marcadas produjeron frutos y un 0.03% de los óvulos fueron fertilizados (Tabla 1) lo que podría significar un bajísimo nivel de agamospermia o contaminación de polen al momento de embolsar las yemas florales. Esto confirma que Kageneckia angustifolia es estructural y funcionalmente dioica. Sin embargo, las flores tapadas no abortaron inmediatamente. Los ovarios y óvulos crecieron inicialmente por un período aproximado de 1 mes hasta que se secaron, indicando que en K. angustifolia hay un cierto grado de partenocarpía (desarrollo de óvulos y ovarios sin fertilización).

En el caso del experimento de exclusión de agentes de polinización biótica (prueba de anemofilia), en 1990 sólo un 0.9% de las flores produjeron frutos (Tabla 1). En 1992, se registró un 7.1% de fructificación, el que también es muy bajo comparado con el control, 98% (Tabla 1). Esto demuestra que la polinización en K. angustifolia no es realizada por el viento, sino que es casi exclusivamente efectuada por agentes bióticos.

Tabla 1.- Producción de frutos y semillas bajo diferentes pruebas experimentales en Kageneckia angustifolia.

Tratamientos	Año	Número		Frutos		Ovulos Fertilizados	
		Flores observadas	N	%	Total	Ovulos	N
<b>Exclusión de</b>							
polinizadores bióticos	1990	526	0	0	35242	0	0
y transporte por viento	1992	332	7	2.1	22267	7	0.03
<b>Exclusión de</b>							
polinizadores bióticos	1990	333	3	0.9	22317	11	0.04
	1992	212	15	7.1	14189	35	0.24
<b>Polinización</b>							
manual cruzada	1990	203	200	98.5	14088	6441	45.7



Un resultado similar se encuentra a nivel de producción de semillas. En el experimento de exclusión de polinizadores bióticos se observa un bajo porcentaje de óvulos fertilizados (0.04% en 1990 y 0.24% en 1992) comparado con el porcentaje de óvulos fertilizados en el experimento control (polinización manual cruzada) (Tabla 1).

## **2. CARACTERIZACION DE LAS POBLACIONES**

### **2.1. Densidad, espaciamento y proporción de sexos.**

En 1990, en la población de alta densidad el número de plantas reproductivas por hectárea fue 127, en cambio en la de baja densidad el número de plantas reproductivas por hectárea fue de 22, es decir, seis veces menor que en alta densidad. El área que ocupaba la población de alta densidad era de 1.68 ha y, el área ocupada por la de baja densidad era 7.39 ha, 4.4 veces mayor comparado con la superficie de la de alta densidad. Esto es evidente al observar los mapas de las poblaciones estudiadas (Fig. 9).

En la población de alta densidad, aproximadamente un 65% de las plantas femeninas se localizaron a menos de 5 metros de distancia de una planta masculina (Fig. 10). En cambio, en la población de baja densidad hubo un mayor espaciamento entre las plantas masculinas y femeninas y sólo un 25% de las plantas femeninas se encontraron a menos de 5 metros de distancia de su vecino más masculino mas cercano. En esta población se

Figura 9.- Distribución espacial de plantas reproductivas en la población de a) alta densidad y b) baja densidad en Kageneckia angustifolia.

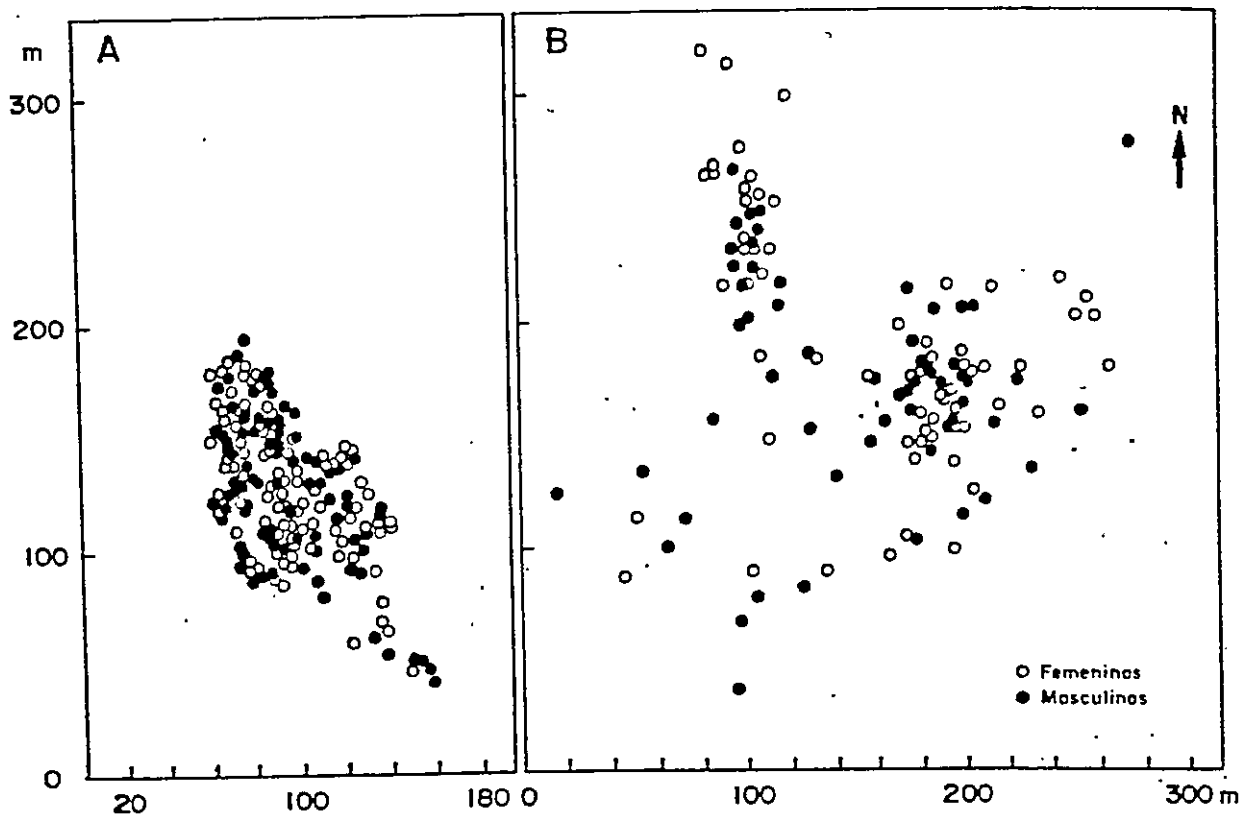
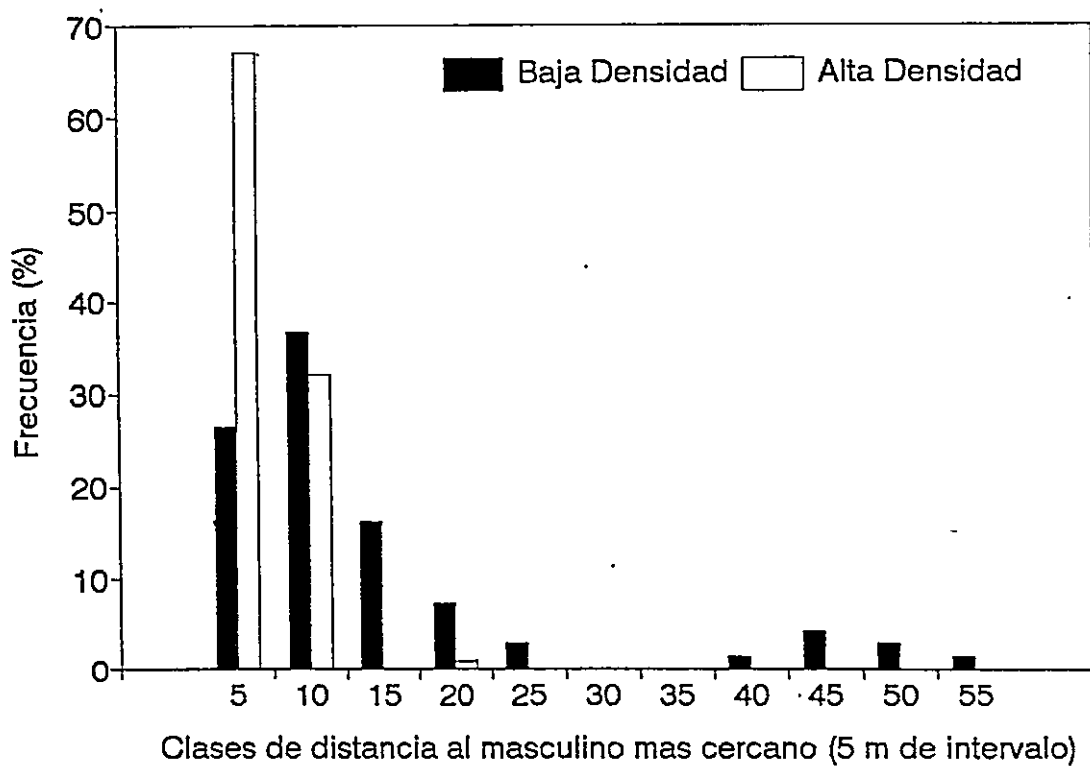


Figura 10.- Distribución de frecuencias de distancias de una planta femenina a la masculina más cercana en Kageneckia angustifolia.



registraron plantas femeninas muy distantes, a 41, 43 y 54 metros de distancia de una planta masculina cercana. Un análisis de segregación espacial (Pielou 1977, pp.224) entre sexos, indica que no hay diferencias significativas en las frecuencias observadas de las distancias entre vecinos conoespecíficos del mismo sexos y sexo opuesto (Pob. baja densidad,  $\chi^2=0.36$ ; Pob. baja densidad,  $\chi^2=0.52$ ;  $P>0.05$ ). Es decir, existe la misma probabilidad que una planta femenina tenga como vecino más cercano a una planta masculina o a una planta de su sexo.

En la población de alta densidad, en 1990 se observó un alto porcentaje de plantas reproductivas (75.7%) y la proporción de plantas masculinas y femeninas no difirió significativamente de 1:1 (Tabla 2). En 1991, el porcentaje de plantas reproductivas disminuyó drásticamente a un 26.5% y el número de plantas masculinas fue significativamente mayor que las femeninas. En 1992 el porcentaje de individuos reproductivos de esta población fue de 30%, levemente mayor que en 1991 y la proporción de sexos no fue significativamente diferente de 1. En la población de baja densidad, el porcentaje de plantas reproductivas en 1990 fue de 78.3%, similar a la de alta densidad, no encontrándose diferencias significativas en la proporción de sexos (Tabla 2). En 1991, se registró una leve disminución del porcentaje de plantas reproductivas y la proporción de sexos no fue significativamente diferente de la

Tabla 2.- Plantas reproductivas, no reproductivas y proporción de sexos en dos poblaciones de Kageneckia angustifolia. El número total de plantas en la población de alta densidad es de 268 y en la población de baja densidad es de 165.

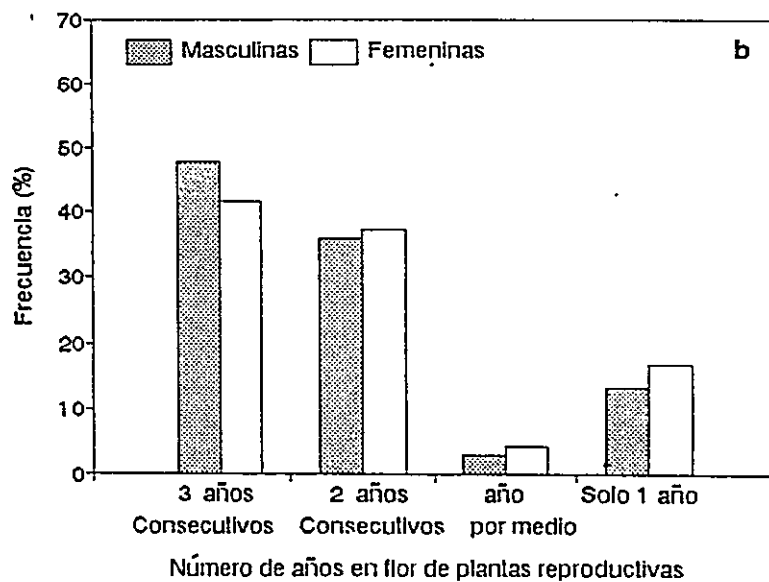
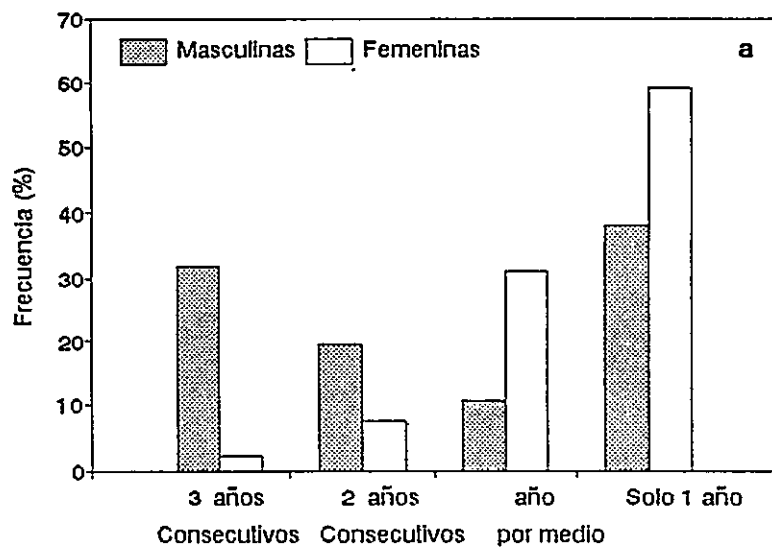
Población	Plantas						Proporción Sexo M : F	G-test		
	Masculinas		Femeninas		No Reproductivas					
	N	N %	N	N %	N	N %				
Alta densidad										
1990	110		92	202	75.3	66	24.6	1 : 0.84	1.61	ns
1991	60		10	70	26.1	198	73.8	1 : 0.17	40.7	***
1992	49		32	81	30.2	187	69.8	1 : 0.65	3.56	ns
1990-1992	113		93	206	76.9	62	23.1	1 : 0.82	1.94	ns
Baja Densidad										
1990	61		68	129	78.2	36	21.8	1 : 1.10	0.37	ns
1991	62		56	118	71.5	47	28.5	1 : 0.90	0.30	ns
1992	34		33	67	40.6	98	59.4	1 : 0.97	0.01	ns
1990-1992	67		70	137	83.0	28	17.0	1 : 1.05	1.94	ns

x = 7.879, \*\*\* P < 0.005

razón esperada 1:1. En 1992 el porcentaje de individuos reproductivos disminuyó drásticamente respecto a los dos años anteriores (41%), sin embargo, la proporción de sexos no difirió significativamente de 1. Finalmente, en ambas poblaciones la proporción de sexos acumulada (considerando los 3 años de estudio), no difirió significativamente de la unidad. Además, el porcentaje de plantas reproductivas masculinas y femeninas fue muy similar a la registrada el primer año, confirmando que en 1990, prácticamente floreció el 100% de las plantas adultas, potencialmente reproductivas.

En la población de alta densidad existieron marcadas diferencias en la frecuencia de floración de las plantas masculinas y femeninas (Fig. 11a). Un 32% de las plantas masculinas florecieron los tres años de muestreo, en cambio sólo un 2% de las plantas femeninas florecieron todos los años. A su vez, un 59% de las plantas masculinas florecieron sólo un año comparado con un 38% de las plantas femeninas que florecieron un sólo año dentro dentro del período de muestreo. Un patrón distinto se observó en baja densidad (Fig. 11b). Un alto porcentaje, tanto de plantas masculinas (47%) como femeninas (41%) florecieron los tres años consecutivos. Un porcentaje levemente menor de plantas masculinas (36%) y femeninas (37%) florecieron dos años consecutivos. A su vez, un bajo porcentaje de plantas masculinas (13%) y femeninas (17%) florecieron un sólo año dentro del período 1990-1992.

Figura 11.- Frecuencia de floración de plantas masculinas y femeninas en la a) población de alta y b) baja densidad de *kageneckia angustifolia*, para el período 1990-1992.



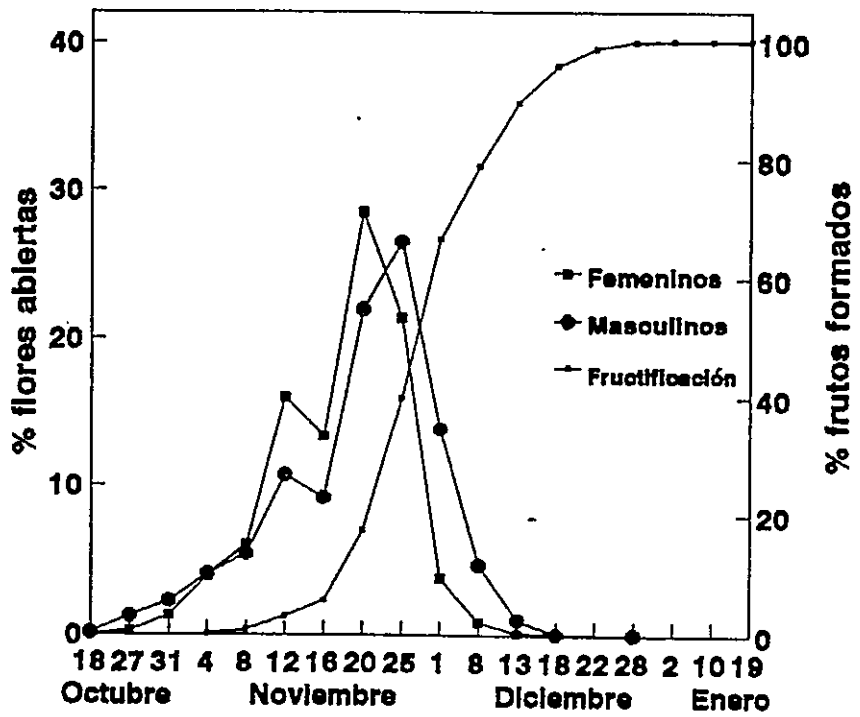
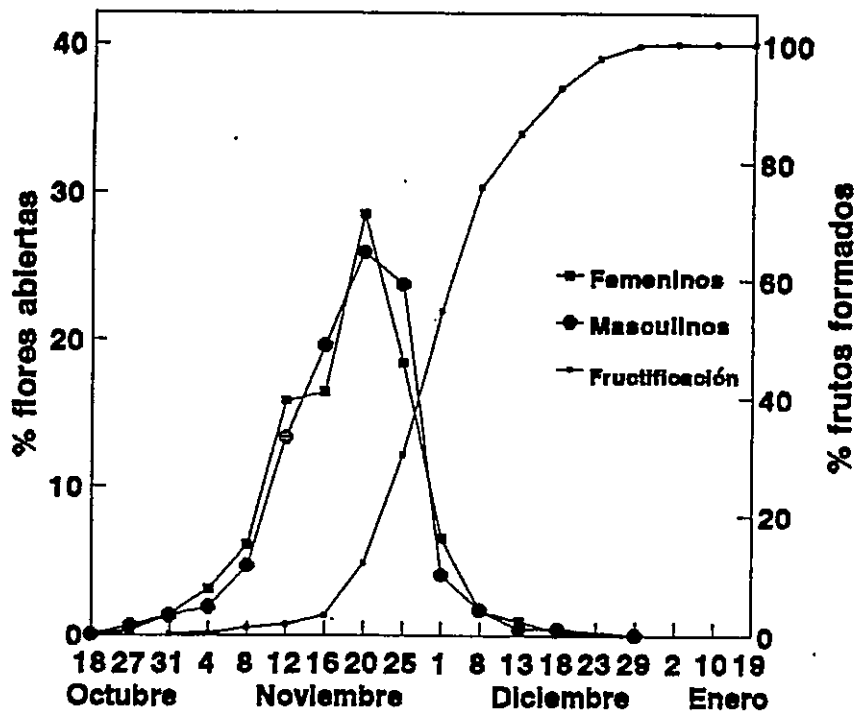
## 2.2. Fenología de floración.

En 1990, la floración de ambas poblaciones de Kageneckia angustifolia se extendió aproximadamente por dos meses, entre mediados de octubre y mediados de diciembre. En la población de baja densidad, el máximo de floración de ambos sexos se registró el 20 de noviembre (Fig. 12a). En la población de alta densidad, hubo un leve desfazamiento en las curvas de floración de los dos sexos. En esta población, el máximo de floración de los individuos femeninos se registró el 20 de noviembre, 5 días antes que en los individuos masculinos (Fig. 12b). A nivel poblacional, la fenología de floración fue sincrónica, como lo indican los altos valores de similitud entre las curvas de floración de ambos sexos en ambas poblaciones (Índice de Schoener, población de alta densidad  $P_s = 0.81$ ; baja densidad  $P_s = 0.90$ ).

La fructificación duró aproximada 14 semanas, desde el 4 de Noviembre de 1990 al 23 de Febrero de 1991, fecha en la cual se inició la dispersión de semillas (Fig. 12 a,b).



Figura 12.- Porcentaje de flores en anthesis en cada fecha, respecto al total de flores que abrieron en todas las fechas de registro, y fenología de fructificación. Población de a) baja densidad y b) alta densidad.



En la población de alta densidad, la floración de los individuos masculinos de K. angustifolia, duró en promedio 26.5 días, 4 días más que las plantas femeninas. En la población de baja densidad se observó un patrón bastante similar con la diferencia que la floración de las plantas masculinas duró en promedio 29.6 días, aproximadamente 6 días más que las plantas femeninas (Tabla 3). En ambas poblaciones, las plantas masculinas florecieron en promedio significativamente por mayor tiempo comparado con las plantas femeninas (Tabla 3) (Pob: alta densidad,  $t_{179}=3.58$ ,  $P<0.001$ ; Pob. baja densidad,  $t_{107}=4.22$ ,  $P<0.001$ ).

### **2.3. Producción de flores.**

#### **2.3.1. Número de flores por inflorescencia.**

Las plantas masculinas produjeron 2.3 veces más flores por inflorescencia que las plantas femeninas. El número promedio de flores por inflorescencia en las plantas masculinas fue de  $3.96 \pm 1.4$  (rango 1-7 flores por inflorescencia). En cambio, el número promedio de flores por inflorescencia femenina fue  $1.7 \pm 1.4$  flores (1-4 flores por inflorescencia). Un ANDEVA anidado de dos niveles indica que las plantas masculinas produjeron significativamente más flores por inflorescencia que las plantas femeninas ( $F=107.4$ ;  $P<0.001$ ) y que el número de flores por inflorescencias varió entre plantas dentro de cada sexo ( $F=9.58$ ;  $P < 0.001$ ).

Tabla 3.- Tiempo promedio y rango de duración (días) de la floración en plantas de ambos sexos en las poblaciones de Kageneckia angustifolia.

	Poblacion Alta Densidad		Poblacion Baja Densidad	
	Masculinas (N=106)	Femeninas (N=73)	Masculinas (N=58)	Femeninas (N=51)
x ee	26.5 ± 0.76*	22.5 ± 0.76	29.6 ± 0.9	23.5 ± 0.8*
Rango	11 - 50	12 - 39	10 - 45	12 - 36

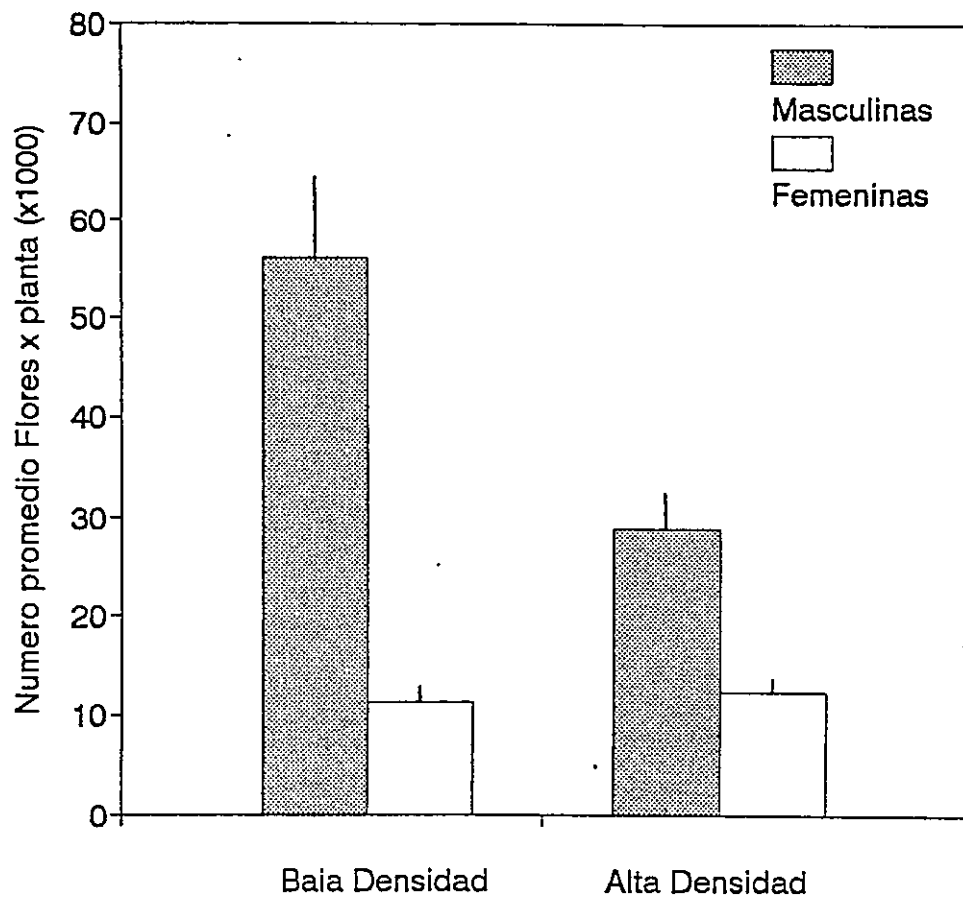
\* diferencias significativas entre plantas masculinas y femeninas de acuerdo a la prueba de Student (P<0.001).

### 2.3.2. Número de flores por planta.

En ambas poblaciones, las plantas masculinas produjeron en promedio significativamente más flores que las plantas femeninas (Fig. 13) (Prueba de Wilcoxon para dos muestras, Pob. alta densidad:  $t_{157}=2.76$ ,  $P<0.001$ ; Pob. baja densidad:  $t_{126}=5.88$ ,  $P=0.001$ ). A su vez, los individuos masculinos de la población de baja densidad, produjeron en promedio un número significativamente mayor de flores comparado con las plantas masculinas de la población de alta densidad ( $t_{163}=3.51$ ,  $P<0.001$ ).

A nivel poblacional, las plantas masculinas también produjeron más flores en comparación a las plantas femeninas. En la población de alta densidad, la razón floral entre sexos fue de 3:1, significativamente sesgada hacia las flores masculinas (Prueba de G,  $G=898588$ ,  $P<0.001$ ). Esto significa que, a nivel poblacional, por cada flor femenina se produjeron 3 flores masculinas. Se observó un patrón muy similar en la población de baja densidad. En esta población, la razón floral de sexos fue de 4.7:1, significativamente sesgada hacia las flores masculinas (Prueba de G,  $G=1943953$ ,  $P<0.001$ ), es decir 5 flores masculinas por cada flor femenina.

Figura 13.- Número promedio de flores en plantas masculinas y femeninas en las dos poblaciones de *Kageneckia angustifolia*. La línea sobre las barras indica error standard (ee).

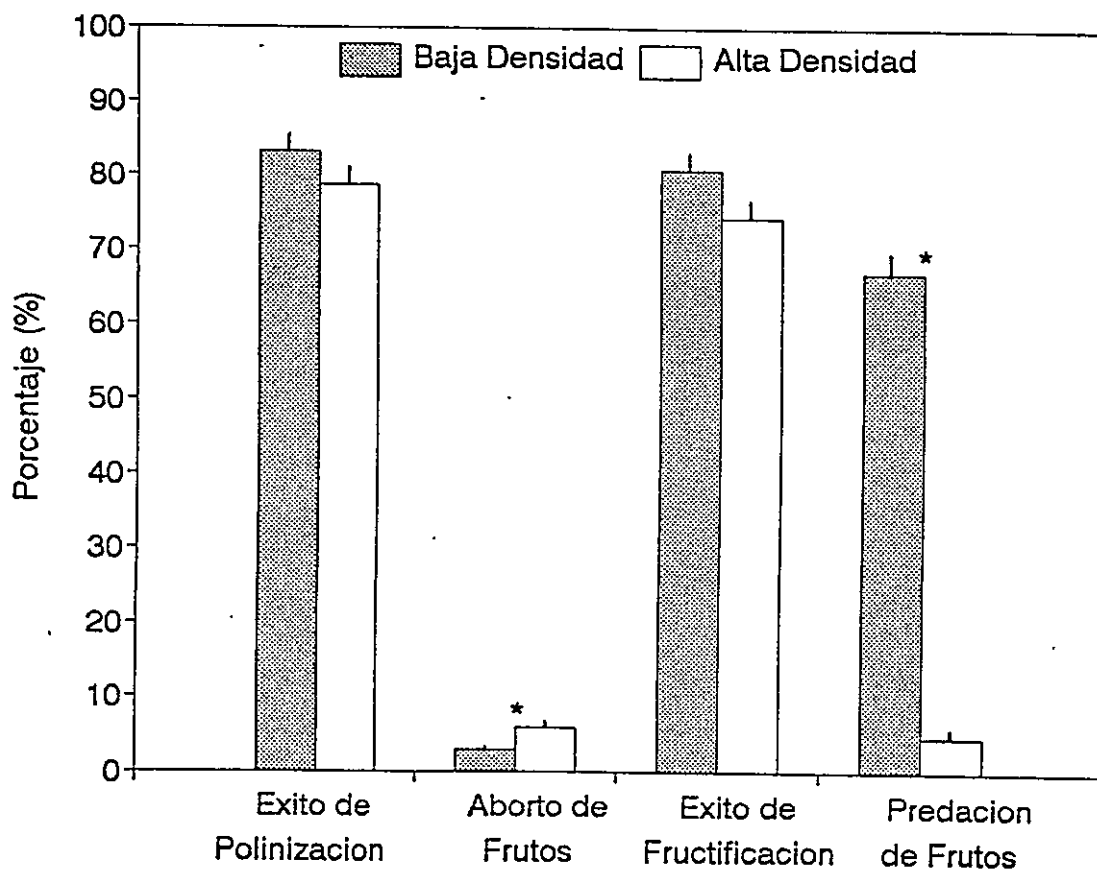


### 3. PRODUCCION Y ABORTO DE FRUTOS Y SEMILLAS.

En ambas poblaciones, el éxito de polinización fue muy alto, (Pob. baja densidad  $\bar{x}=83.07\%$ ,  $Sd=10.19$ ; Pob. alta densidad  $\bar{x}=78.57\%$ ,  $Sd=10.92$ ), no siendo significativamente entre sí ( $t_{41}=1.29$ ,  $P>0.05$ ) (Fig. 14). En las dos poblaciones, el aborto de frutos fue muy bajo (Pob. baja densidad  $\bar{x}=2.92\%$ ,  $Sd=1.93$ ; Pob. alta densidad  $\bar{x}=5.7\%$ ,  $Sd=4.11$ );, siendo, sin embargo, significativamente mayor en la población de alta densidad ( $t_{41}=2.86$ ,  $P<0.001$ ). Los valores de éxito de fructificación fueron muy altos (Fig. 14), pero no diferentes entre las dos poblaciones ( $t_{41}=1.7$ ,  $P>0.05$ ).

Existen claras evidencias de predación predispersión de las semillas por insectos: agujeros en frutos, restos de semillas, fecas de larvas de insectos, larvas muertas, etc. En la población de baja densidad, un 67% de los frutos formados presentaron predación de semillas, en cambio, en la población de alta densidad sólo en un 4.5% de los frutos las semillas mostraron evidencias de predación. Las semillas fueron predadas por los larvas de un lepidóptero de la Familia Pyralidae, que a su vez son parasitadas por un pequeño himenóptero de la Familia Braconidae. Además, estados larvales de 2 himenópteros predan las semillas, uno perteneciente a la Familia Ichneumonidae y un Euritómido.

Figura 14.- Éxito de polinización, aborto de frutos, éxito de fructificación y predación de frutos en dos poblaciones de *Kageneckia angustifolia*. El asterisco (\*) indica diferencias significativas al nivel 0.05 (Prueba de t-Student). La línea sobre las barras indica error standard (ee) respecto al promedio.





Las flores femeninas de K. angustifolia produjeron entre 52 y 75 óvulos ( $\bar{x}=65$ ). Aproximadamente un 40% de los óvulos fue fertilizado (Fig. 15), sin diferencias significativas entre las dos poblaciones ( $t_{41}=1.2$ ,  $P>0.05$ ). El porcentaje de aborto de semillas fue muy bajo (Pob. baja densidad,  $\bar{x}=3.55$ ,  $Sd=1.6$ ; Pob. alta densidad,  $\bar{x}=7.12$ ,  $Sd=2.8$ ), siendo, significativamente mayor en la población de alta densidad respecto a la de baja densidad ( $t_{41}=5.25$ ,  $P=0.001$ ). El porcentaje de semillas formadas por fruto fue significativamente mayor en la población de baja densidad comparado con la población de alta densidad ( $t_{41}=2.04$ ,  $P<0.05$ ). El número de óvulos fertilizados por carpelo no difirió entre plantas ( $F_{4,25}=1.72$ ,  $P>0.05$ ), pero sí entre frutos en las plantas femeninas ( $F_{25,120}=5.53$ ,  $P<0.001$ ).

En la población de baja densidad, no se encontró una relación significativa entre el aborto de frutos y el éxito de polinización (Fig. 16a). En cambio, en la población de alta densidad, el aborto de frutos disminuyó con el aumento en el éxito de polinización ( $P<0.05$ ) (Fig. 16b). En la población de baja densidad no se encontró una relación significativa entre el aborto de semillas y el porcentaje de óvulos fertilizados (Fig. 17a). Sin embargo, en la población de alta densidad el aborto de semillas incrementó con el porcentaje de óvulos fertilizados (Fig. 17b).

Figura 15.- Porcentaje de óvulos fertilizados, semillas abortadas y semillas formadas. El asterisco (\*), indica diferencias significativas al nivel de 0.05 (Prueba de t-Student). La línea sobre las barras indica error standard (ee) respecto al promedio.

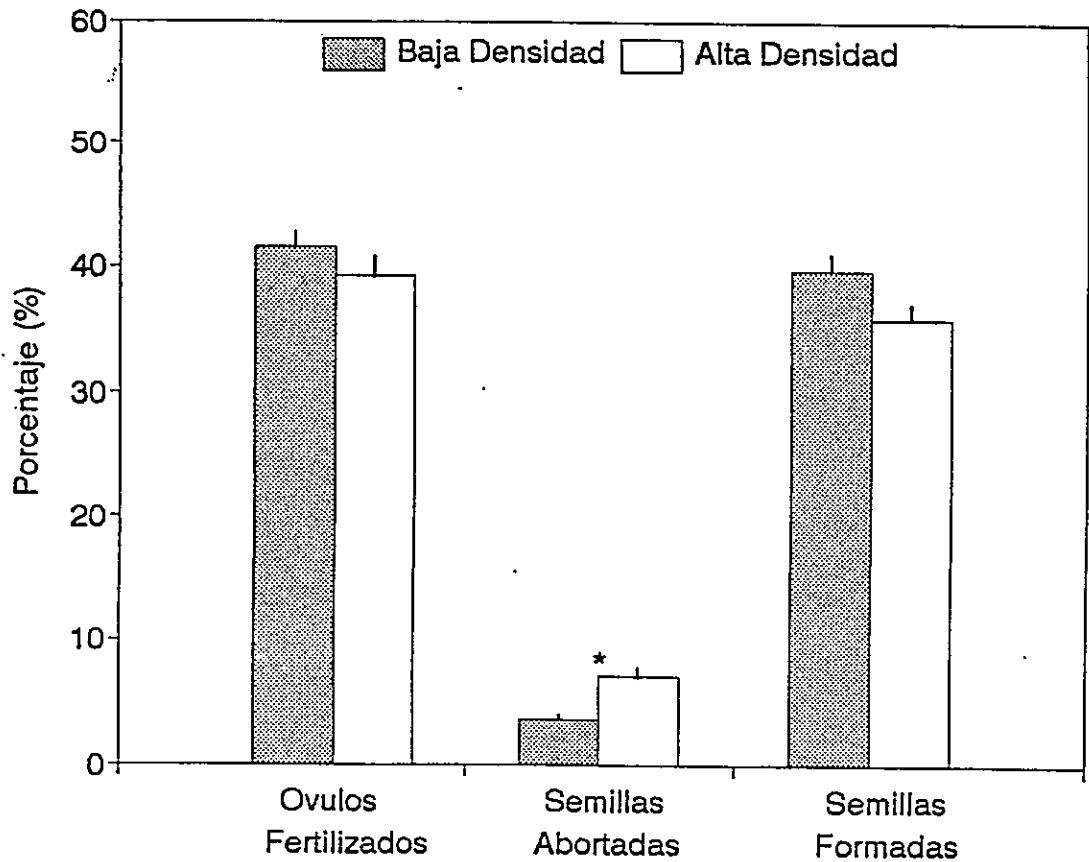


Figura 16.-Relación entre el aborto de frutos y éxito de polinización en a) la población de baja y b) alta densidad.

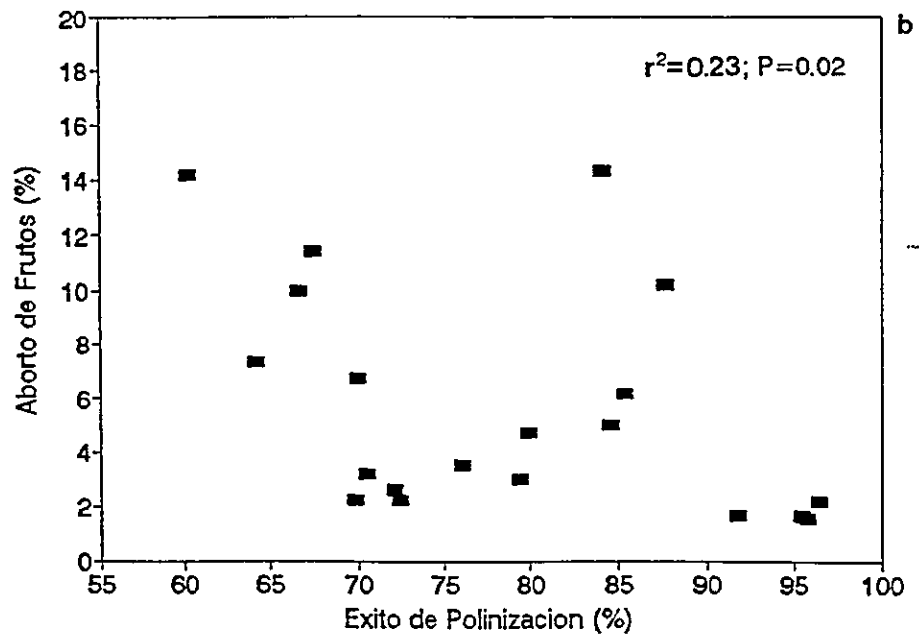
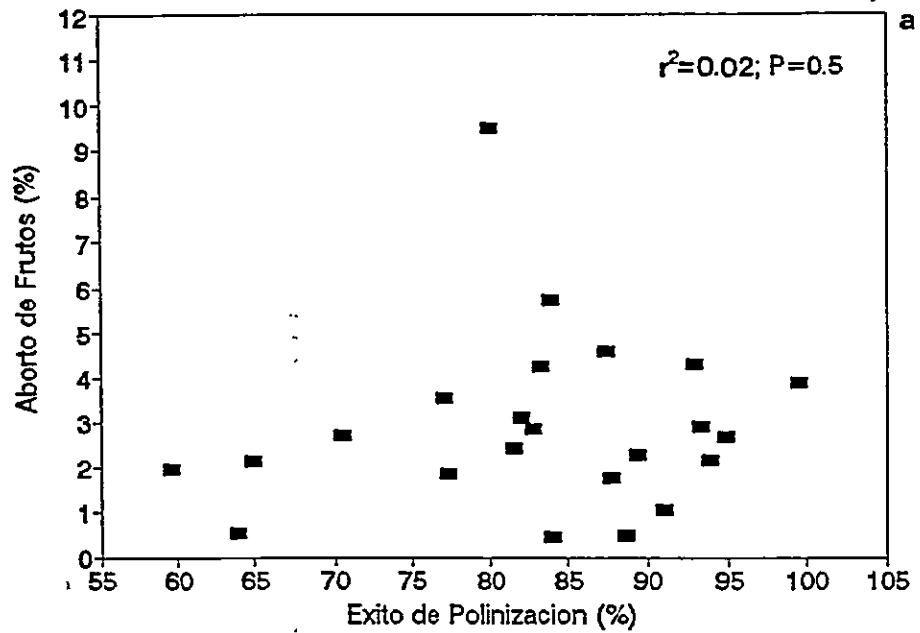
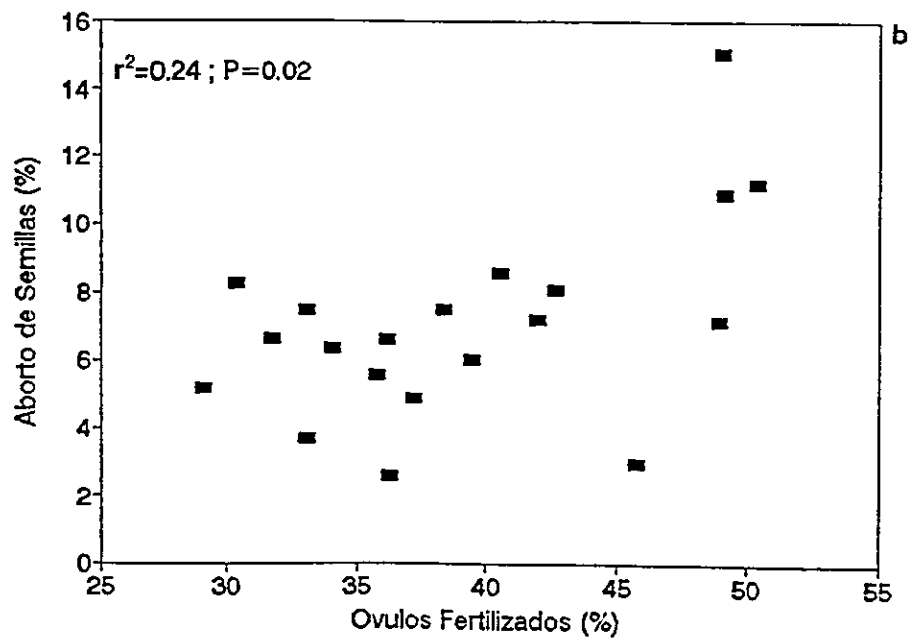
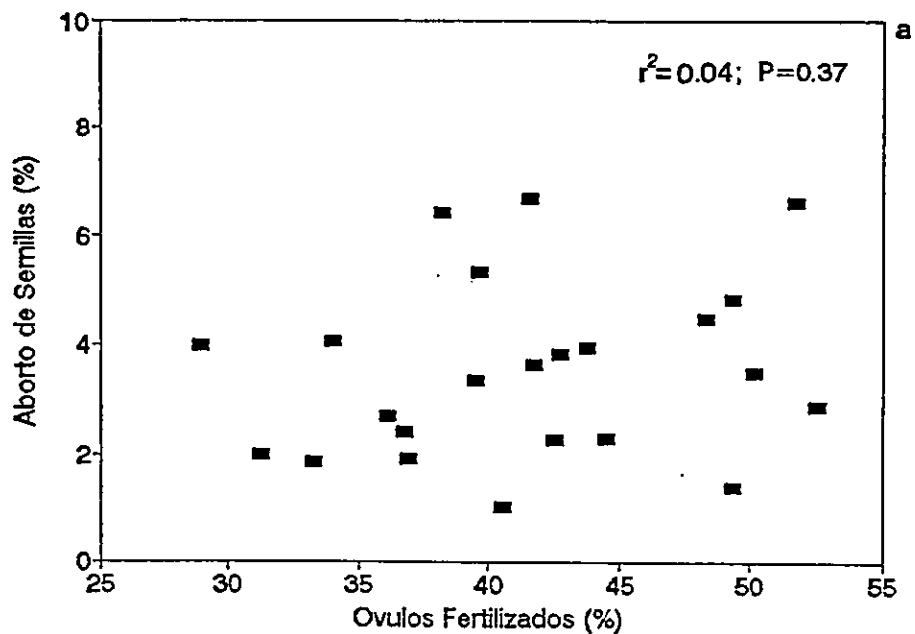


Figura 17.- Relación entre el aborto de semillas y el porcentaje de óvulos fertilizados en a) la población de baja y b) alta densidad de *Kageneckia angustifolia*.



#### 4. RELACION ENTRE EL ESPACIAMIENTO Y LA PRODUCCION DE FRUTOS Y SEMILLAS.

##### 4.1. Distancia al árbol masculino más cercano y distancia promedio a 3 masculinos más cercanos.

En la población de baja densidad, no se encontró relaciones estadísticamente significativas entre el éxito de polinización y éxito de fructificación con la distancia al árbol masculino más cercano, ni con la distancia promedio a las tres plantas masculinas más cercanas (Fig. 18). A su vez, en esta población el porcentaje de óvulos fertilizados y semillas formadas no se relacionaron significativamente con las variables independientes: a) distancia a la planta masculina más cercana y b) distancia promedio a las tres plantas masculinas más cercanas (Fig. 19). Aunque los gráficos no se muestran, estos mismos resultados se encontraron en la población de alta densidad.

##### 4.2. Número de flores masculinas potencialmente disponibles.

En la población de baja densidad, ninguna de las variables reproductivas consideradas en este análisis se relacionaron significativamente con la variable independiente número de flores del vecino masculino más cercano (variables reproductivas: éxito de polinización,  $r^2=2 \times 10^{-4}$ ; éxito de fructificación,  $r^2=0.001$ ; óvulos fertilizados,  $r^2=0.04$ ; semillas formadas,  $r^2=0.03$ ;  $P>0.05$ ). A su vez, estas variables

Figura 18.- Relación entre el éxito de polinización y el éxito de fructificación con la distancia a) la planta masculina mas cercana y b) la distancia promedio a tres plantas masculinas más cercanas, en la población de baja densidad. a) Exito de polinización:  $r^2=0.014$ ,  $P=0.86$ ; éxito de fructificación:  $r^2=0.01$ ,  $P=0.88$ . b) Exito de polinización:  $r^2=0.02$ ,  $P=0.5$ ; éxito de fructificación:  $r^2=0.01$ ,  $P=0.66$ .

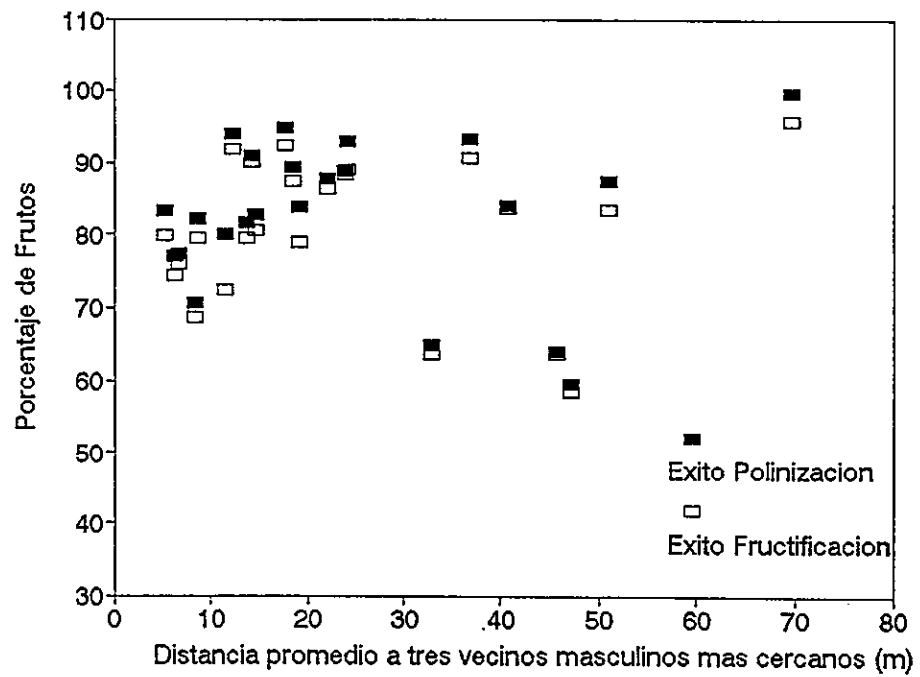
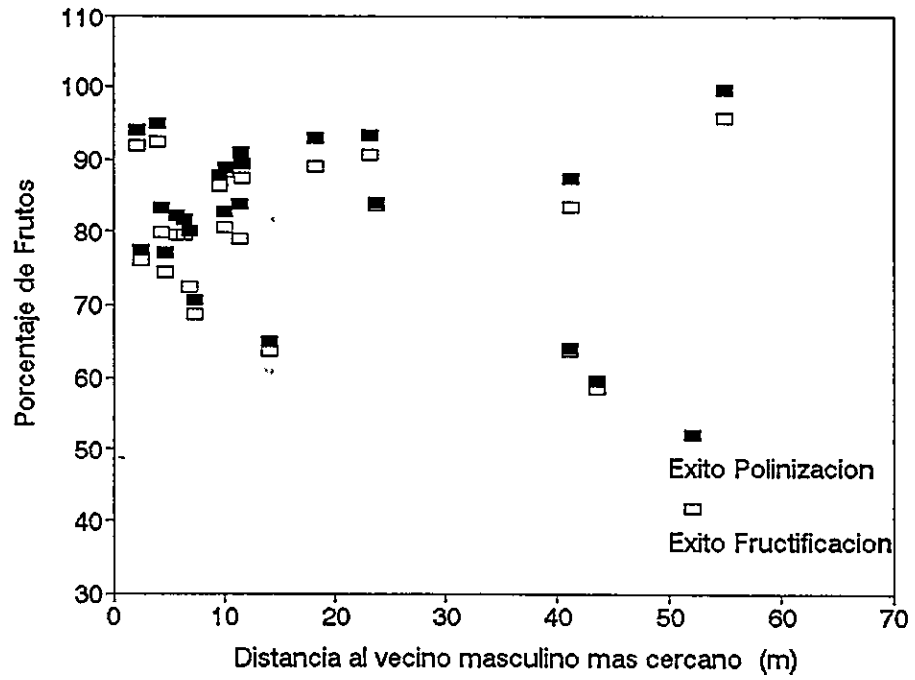
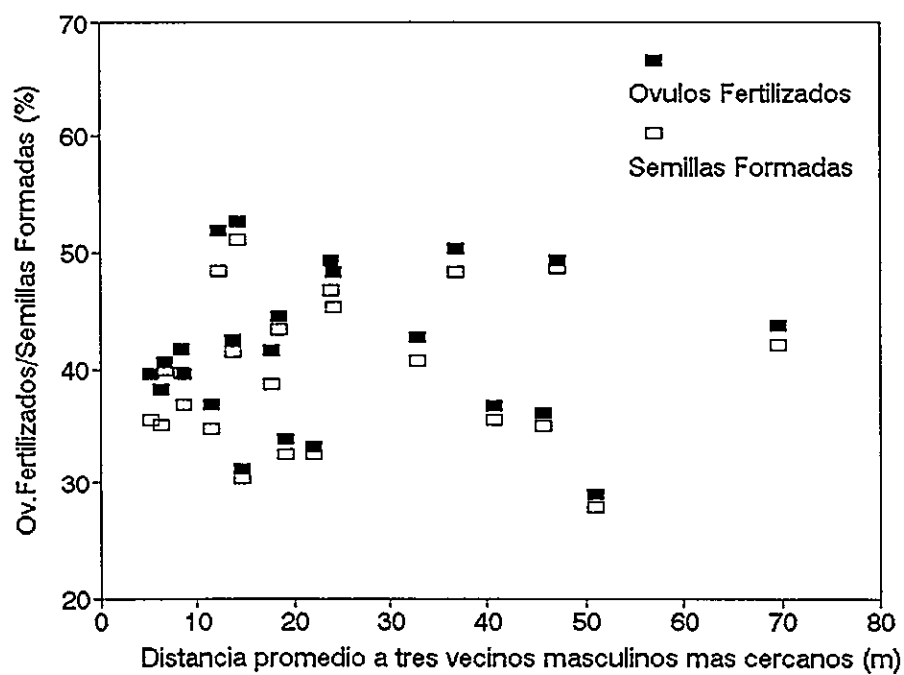
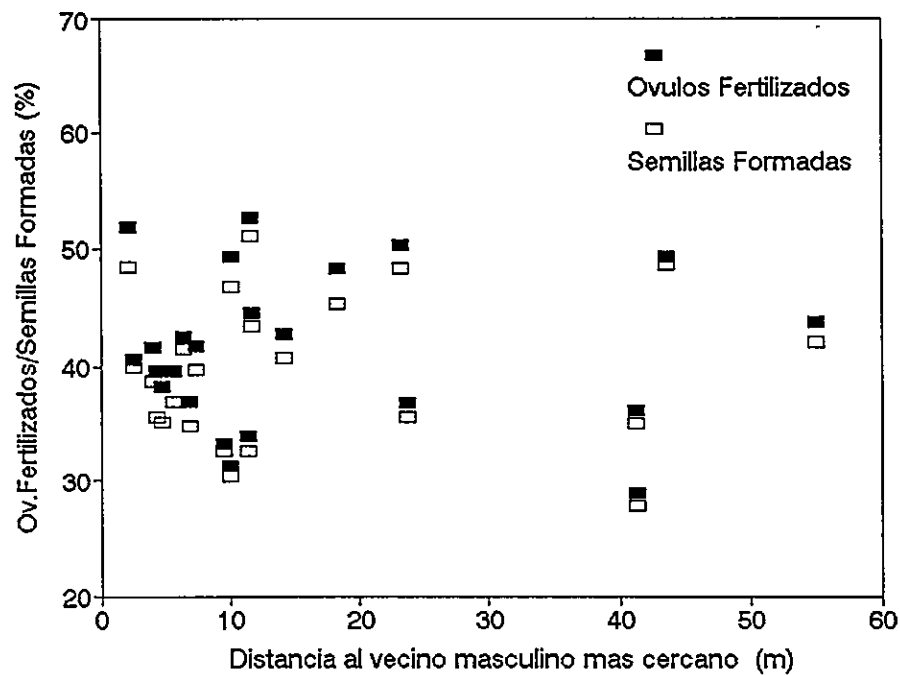


Figura 19.- Porcentaje de óvulos fertilizados y semillas formadas versus distancia a plantas masculinas en la población de baja densidad; a) planta masculina más cercana y b) distancia promedio a tres plantas masculinas cercanas a la planta femenina. a) Ovulos fertilizados:  $r^2=0.005$ ,  $P=0.81$ ; semillas formadas:  $r^2=4.4 \times 10^{-6}$ ,  $P=0.99$ . b) Ovulos fertilizados:  $r^2=5 \times 10^{-4}$ ,  $P=0.91$ ; semillas formadas:  $r^2=0.001$ ,  $P=0.88$ .





reproductivas tampoco se relacionaron significativamente con la variable independiente número de flores de los 3 vecinos masculinos más cercanos (Éxito de polinización,  $r^2=0.005$ ; éxito de fructificación,  $r^2=0.004$ ;  $P=0.76$ ; óvulos fertilizados  $r^2=0.04$ ; semillas formadas,  $r^2=0.05$ ,  $P>0.05$ ). Aunque los resultados no se muestran, en la población de alta densidad no se encontró una relación significativa entre las variables reproductivas y las variables independientes consideradas en este análisis.

#### 4.3. Número de flores de plantas masculinas y femeninas dentro de vecindades de diferente tamaño alrededor de las plantas femeninas.

En la población de baja densidad, a diferencia de lo esperado, el éxito de fertilización disminuyó significativamente con el número de flores de los árboles masculinos en la vecindad de 10 m de radio (Fig.- 20). Sin embargo, este parámetro reproductivo no estuvo relacionado con el número de flores de los árboles masculinos en las vecindades de 20, 30, 40, 50 y 60 m de radio (Tabla 4). Aunque los datos no se muestran, en la población mas densa, el éxito de fertilización no incremento ni disminuyó significativamente con el número de flores de las plantas masculinas incluídas en las vecindades de 10 a 20 m de radio. Este mismo patrón se encontró a nivel de porcentaje de óvulos fertilizados para las distintas vecindades y en ambas poblaciones.

Figura 20.- Exito de fertilización versus número de flores en plantas masculinas localizadas dentro de la vecindad de 10 m alrededor de la planta femenina.

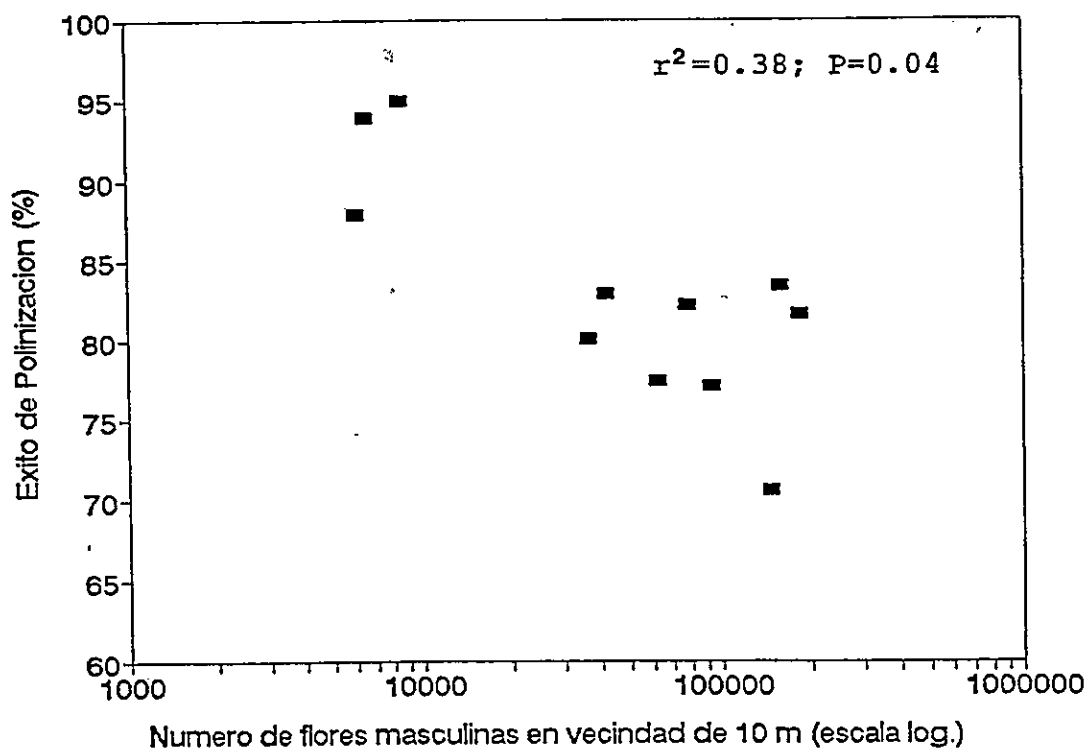


Tabla 4.- Relación entre el éxito de fertilización y el número potencial de flores dadoras de polen en plantas masculinas incluidas en vecindades de 10, 20, 30, 40, 50 y 60 m de radio alrededor de una planta femenina. \* Significativa al nivel 0.05.

Vecindad	r <sup>2</sup>	P	n
<u>Exito Polinización</u>			
10 m	0.38	0.04 *	11
20 m	0.06	0.32	17
30 m	0.17	0.08	19
40 m	0.05	0.33	19
50 m	0.01	0.98	22
60 m	0.05	0.29	23
<u>Ovulos Fertilizados</u>			
10 m	0.01	0.79	11
20 m	0.01	0.72	17
30 m	0.02	0.55	19
40 m	0.00	0.99	19
50 m	0.01	0.63	22
60 m	0.00	0.90	23

En la población de baja densidad, un análisis de regresión múltiple indica que tanto el éxito de polinización como el porcentaje de óvulos fertilizados no están relacionadas con las variables independientes: a) número de flores de plantas masculinas b) número de flores de plantas femeninas y c) número de flores de planta femenina en que se evaluó la fructificación, en círculos de 10 a 60 m de radio alrededor de cada planta femenina (Tabla 5). En la población de alta densidad, los resultados obtenidos de la regresión múltiple entre los parámetros reproductivos y las tres variables independientes evidencian un patrón muy similar al obtenido en la población de baja densidad.

Tabla 5.- Análisis de regresión múltiple entre el éxito de polinización, porcentaje de óvulos fertilizados con a) el número de flores de las plantas masculinas, b) número de flores de las plantas femeninas y c) número de flores de la planta femenina en que se evaluaron los parámetros reproductivos, en vecinades de 10, 20, 30, 40, 50 y 60 m de radio alrededor de una planta femenina de la población de baja densidad.

Vecindad	r <sup>2</sup>	P
<u>Exito Polinización</u>		
10 m	0.12	0.5
20 m	0.11	0.5
30 m	0.11	0.5
40 m	0.15	0.4
50 m	0.10	0.5
60 m	0.11	0.5
<u>Ovulos Fertilizados</u>		
10 m	0.08	0.7
20 m	0.08	0.9
30 m	0.03	0.9
40 m	0.07	0.7
50 m	0.09	0.6
60 m	0.02	0.9

## DISCUSION.

Los objetivos centrales de esta tesis fueron (i) establecer la relación entre parámetros reproductivos con la distancia entre plantas y la producción de flores masculinas como medidas de disponibilidad de polen para plantas femeninas y (ii) determinar el nivel de aborto de frutos y semillas en Kageneckia angustifolia. Respecto al segundo objetivo, los bajos niveles de aborto de frutos y semillas encontrados en K. angustifolia concuerdan con la predicción derivada de la hipótesis de la función masculina de Sutherland y Delph (1984), sugiriendo que la producción de frutos y semillas no están limitadas por la disponibilidad de recursos. De los pocos estudios disponibles sobre fecundidad en especies dioicas, algunos entregan antecedentes que sugieren escaso aborto de frutos. Por ejemplo, Mizui & Kikuzawa (1991), demostraron altos niveles de "sobrevivencia de frutos y semillas" en Phellodendron aureense, un árbol dioico en Japón. Sin embargo, otros trabajos, como el realizado por Niesenbaun (1992) en Lindera benzoin, un arbusto dioico de los bosques húmedos de Norte América, indican un alto porcentaje de aborto de frutos en los primeros 5 meses de haber iniciado la maduración (de 69-73% de frutos iniciados sólo maduran un 8-13%). Por su parte, Armstrong & Irvine (1989) encontraron que el "aborto espontaneo" redujo aproximadamente en un 50% el número de

frutos formados en un árbol dioico del bosque lluvioso de Australia. No hay una explicación razonable para los altos niveles de aborto de frutos observados en estos trabajos, aunque, Armstrong & Irvine (1989), observaron incidencia de predación por insectos en algunos frutos que posiblemente influiría en la tasa de aborto. Sin embargo, las diferencias en aborto de frutos entre estos trabajos y los resultados de este estudio sugiere que una multiplicidad de factores determinarían los patrones de aborto de frutos en especies dioicas, además de la presión selectiva generada por la función masculina.

Mientras que la cantidad de polen que llega a los estigmas determina cuantos óvulos son fertilizados por flor, los recursos disponibles para la función reproductiva controlan en última instancia el número de semillas formadas y abortados (Stephenson 1981, Lee 1988). En Kageneckia angustifolia, el porcentaje promedio de óvulos fertilizados en ningún caso superó el 50% por fruto, lo que estaría indicando que el porcentaje de óvulos fertilizados podría estar limitado por polinización. El bajo porcentaje de óvulos fertilizados puede ser atribuible a que el número de granos de polen depositados en los estigmas esté por debajo del necesario para fertilizar todos los óvulos (Mizui & Kikuzawa 1991, Dieringer 1992). Sin embargo, es poco probable que esto haya ocurrido en K. angustifolia dado que el porcentaje de óvulos fertilizados fue similar en las flores polinizadas manualmente (Tabla 1). No



está claro qué factores están controlando el porcentaje de óvulos fertilizados. Se pueden proponer algunas hipótesis para explicar este fenómeno:

i) Una posibilidad, aunque poco probable, es que se haya producido altos niveles de fertilización de óvulos y que todos los "óvulos vacíos", sean realmente embriones abortados en estadios muy tempranos del desarrollo, por lo que no fue posible detectar este fenómeno.

ii) Otra posibilidad es que algunos óvulos sean no funcionales y aborten antes de la fecundación. Observaciones muestran que en Kageneckia angustifolia, los óvulos de las posiciones basal y distal en el ovario son de tamaño más pequeño que los óvulos de la posición media en el ovario. Los óvulos en posición basal y distal nunca forman semillas.

iii) Finalmente, es posible que la baja fecundación de óvulos se deba a restricción estructural a nivel del ancho del estilo que limita el crecimiento de un bajo número de tubos polínicos. Para tratar de responder estas interrogantes sería indispensable realizar detallados estudios citológicos y embriológicos y nuevos experimentos.

El bajo porcentaje de aborto de semillas encontrado en K. angustifolia, considerando los niveles de óvulos fertilizados, sugiere que la producción de semillas -al igual que la producción de frutos- no estaría limitada por la disponibilidad

de recursos. Esto está apoyado por el hecho que en la población de baja densidad el porcentaje de aborto de semillas no es afectado por el incremento del porcentaje de óvulos fertilizados (Fig. 17a). Sin embargo, el mayor porcentaje de aborto de frutos y semillas registrado en la población de alta densidad comparado con la población de baja densidad (Figs. 14-15), sumado al incremento significativo del aborto de semillas con el porcentaje de óvulos fertilizados en la población de alta densidad (Fig. 17b), indican que la densidad, a través de los nutrientes disponibles, estaría limitando la producción de semillas, especialmente en plantas que estuvieron sometidas a altos niveles de fertilización. Otra posible explicación, es que una mayor densidad puede determinar una mayor probabilidad de apareamiento entre individuos genéticamente cercanos, abortando las semillas de baja calidad genética que resultan de estos apareamientos.

En ambas poblaciones, la disminución del porcentaje de plantas reproductivas en 1991 y 1992 (Tabla 2) sugiere que la alta fructificación de 1990 (Fig. 14) estaría reduciendo la probabilidad de floración en los años posteriores vía un "agotamiento" en los nutrientes disponibles para las funciones reproductivas. En general, en estas poblaciones y para los tres años de estudio, la proporción de sexo no fue significativamente diferente de 1 (Tabla 2). Esto sugiere que el alto costo de reproducción de 1990, estaría afectando la

probabilidad de floración de los individuos de K. angustifolia, independientemente del sexo. Sin embargo, en 1991 la proporción de sexos en la población de alta densidad estuvo significativamente sesgada hacia las plantas masculinas (Tabla 2). Además, en la población de alta densidad hubo un mayor porcentaje de floración de plantas masculinas respecto a femeninas, que florecieron los tres años consecutivos (Fig. 11a). Estos antecedentes sugieren que en alta densidad poblacional de K. angustifolia, la disponibilidad de nutrientes afecta diferencialmente la probabilidad de floración de los sexos en años posteriores a un año de alta fecundidad.

Tal vez el resultado más destacado de este estudio es que la producción de frutos y semillas no disminuyó con el aumento de la distancia entre plantas femeninas y masculinas, ni con la disminución en la disponibilidad de flores en plantas masculinas cercanas. De hecho, el éxito de polinización y el porcentaje de óvulos fertilizados en plantas femeninas aisladas (>50 m) fueron sólo levemente menores o iguales a los obtenidos en plantas femeninas muy cercanas a plantas masculinas. Esto implica que el nivel de aislamiento de las plantas femeninas distantes, no fue suficiente para reducir los niveles de polinización y, por ende, la baja producción de frutos y semillas. En un estudio reciente, House (1992) en tres árboles dioicos del bosque tropical lluvioso de Australia, encontró una

relación inversa entre la producción de frutos y varias medidas de distancia entre individuos masculinos y femeninos; aunque los porcentajes de fructificación obtenidos en estas especies no superaron el 40%. Este autor evaluó la fructificación en individuos femeninos localizados en una escala espacial similar a la utilizada en la población de baja densidad de K. angustifolia. Las diferencias en el efecto distancia sobre fructificación demostrado en este estudio y los resultados para K. angustifolia pueden ser atribuidos a diferencias en la estructura de la vegetación. El bosque lluvioso de Australia es una comunidad rica en especies arbóreas, por lo que es probable que barreras físicas impuestas por el follaje de otras especies y las señales florales de otras especies reduzcan la frecuencia y distancia de movimientos de los insectos generalistas entre árboles conespecíficos (House 1992). En cambio, el bosque de K. angustifolia es monoespecífico, por lo que no habría interferencia en el movimiento de los insectos entre árboles masculinos y femeninos y una baja probabilidad de contaminación de estigmas por polen de otras especies.

Es ampliamente aceptado en biología de reproducción que la disponibilidad de polinización (disponibilidad de polen y polinizadores) limita el éxito reproductivo en poblaciones naturales de plantas (Widén & Widén 1990) y que los apareamientos tienden a realizarse entre conespecíficos cercanos (Handel 1983). Descartada la agamosperma, el patrón

de fructificación de K. angustifolia, indica que el movimiento de polen no está restringido por la distancia y por ende el polen y los polinizadores no fueron factores limitantes del éxito reproductivo en el año en que realizó el estudio. Además sugiere que los pequeños insectos generalistas, como los que visitan flores de K. angustifolia, pueden ser polinizadores efectivos aun sobre distancias relativamente grandes. Estudios recientes sobre fructificación y movimiento de polen en árboles dioicos concuerdan con el patrón de producción de frutos y semillas registrado en K. angustifolia. Mizui & Kikuzawa (1991), estudiaron Phelodendron amurense, encontrando un alto éxito de polinización (70-80%) en un árbol femenino localizado al menos a 500 m del árbol masculino más cercano. Por otro lado, House (1992) no encontró una relación significativa entre la cantidad total de polen conespecífico colectado en árboles femeninos y la distancia a los árboles masculinos más cercanos en 3 especies arbóreas del bosque tropical lluvioso de Australia. A medida que se realizan más estudios en especies arbóreas, sin duda sería necesario revisar y precisar las conclusiones comunmente aceptadas sobre distancia de flujo de polen en plantas.

La estrategia de floración de K. angustifolia podría ser uno de los factores importantes para explicar la alta producción de frutos y semillas no relacionada con el espaciamiento entre plantas y la disponibilidad de polen. En

1990, las plantas de Kageneckia angustifolia produjeron una gran cantidad de flores en un tiempo relativamente corto (floración del tipo cornucopia, Gentry 1974; floración masiva masa, según House 1989). A su vez la floración fue bastante sincrónica entre plantas masculinas y femeninas. Todo lo anterior permitió la llegada de una gran diversidad de polinizadores potenciales, en especial insectos generalistas. Sin embargo, en árboles que florecen en masa el movimiento de insectos polinizadores sería más frecuente dentro del dosel de un árbol que entre conespecíficos (Frankie et al. 1976). Si consideramos que las plantas masculinas produjeron significativamente más flores que las plantas femeninas (Fig. 13), y que la conducta de alimentación de los polinizadores es dependiente de la densidad (Handel 1983, citas incluidas), se esperaría que los insectos (especialmente abejas) visitaran con más constancia las plantas masculinas. Esto reduciría el número de visitas a plantas femeninas, con el consecuente efecto en los niveles de fecundidad. House (1989), encontró que las plantas masculinas produjeron más flores y recibieron relativamente más visitas de insectos que plantas femeninas en tres árboles dioicos. Sin embargo, la producción de flores en masa se tradujo en la concentración de una gran cantidad de insectos en el dosel de un árbol. Los distintos requerimientos energéticos y conductas de alimentación de los insectos, podría generar una dinámica de interacciones que permitiría el

movimiento de polinizadores entre plantas masculinas y femeninas distanciadas. Al respecto, Frankie (1976) postula que las conductas de alimentación en grupo y conductas territoriales que presentan varios grupos de abejas podría explicar la polinización de árboles con distribución espaciada en el bosque tropical de América Central. Por ejemplo, la alimentación en grupo que muestran algunas de especies de abejas puede alterar suficientemente a abejas solitarias para que estas se muevan a otro árbol conespecífico (Frankie y Baker 1974 cit. por House 1989). Los himenópteros (abejas semisociales) fueron los principales insectos que visitaron flores en K. angustifolia. Aunque no se realizaron observaciones sistemáticas sobre su conducta de alimentación, se observó que estos insectos consumen néctar de las flores femeninas. El coleóptero Astylus trifasciatus fue uno de los insectos más abundantes que visitaron flores de K. angustifolia y fue observado alimentándose de polen en flores masculinas. Probablemente, su gran abundancia y actividad podría inducir el desplazamiento entre plantas de otros polinizadores más sensibles. La presencia en el follaje de K. angustifolia de una especie de hormiga del género Camponotus (observada frecuentemente consumiendo néctar en flores masculinas y femeninas) podría perturbar a pequeños polinizadores que se desplazarían a una flor dentro del mismo u otro árbol.

La efectividad de polinización en arboles dioicos y en general en todas las especies xenógamas, sólo es posible si hay incentivos para que un vector de polen, primero visite una flor y luego se mueva y visite flores en otro vecino conoespecífico (House 1989). En K. angustifolia, las flores masculinas constituyen principalmente una fuente de polen para los insectos, aunque se ha observado que también producen una pequeña cantidad de néctar. En cambio, las flores femeninas producen exclusivamente néctar y en mayor cantidad que las flores masculinas (observación personal). La mayor producción de néctar en flores femeninas ha sido propuesto por Bawa y Opler (1975) como una compensación de la falta de polen para atraer a los polinizadores en especies dioicas de bosques tropicales. Esta oferta diferencial de recursos en plantas de distinto sexo podría "incentivar" el movimiento de polinizadores desde plantas masculinas a femeninas, especialmente de los himenópteros, que cosechan polen y néctar (Fægri & Van der Pijl 1971, pp.123). Además, la presencia de estaminodeos en las flores femeninas podría ayudar a atraer polinizadores (Resvol 1929 cit. en Ågren et al. 1986). Considerando que, las flores masculinas y femeninas de K. angustifolia morfológicamente similares (Fig. 3), especialmente en el tamaño y color de pétalos, la polinización podría ocurrir a través de la atracción por "engaño" ("mistake pollination"), como ha sido propuesto para otras especies dioicas (Baker 1976,

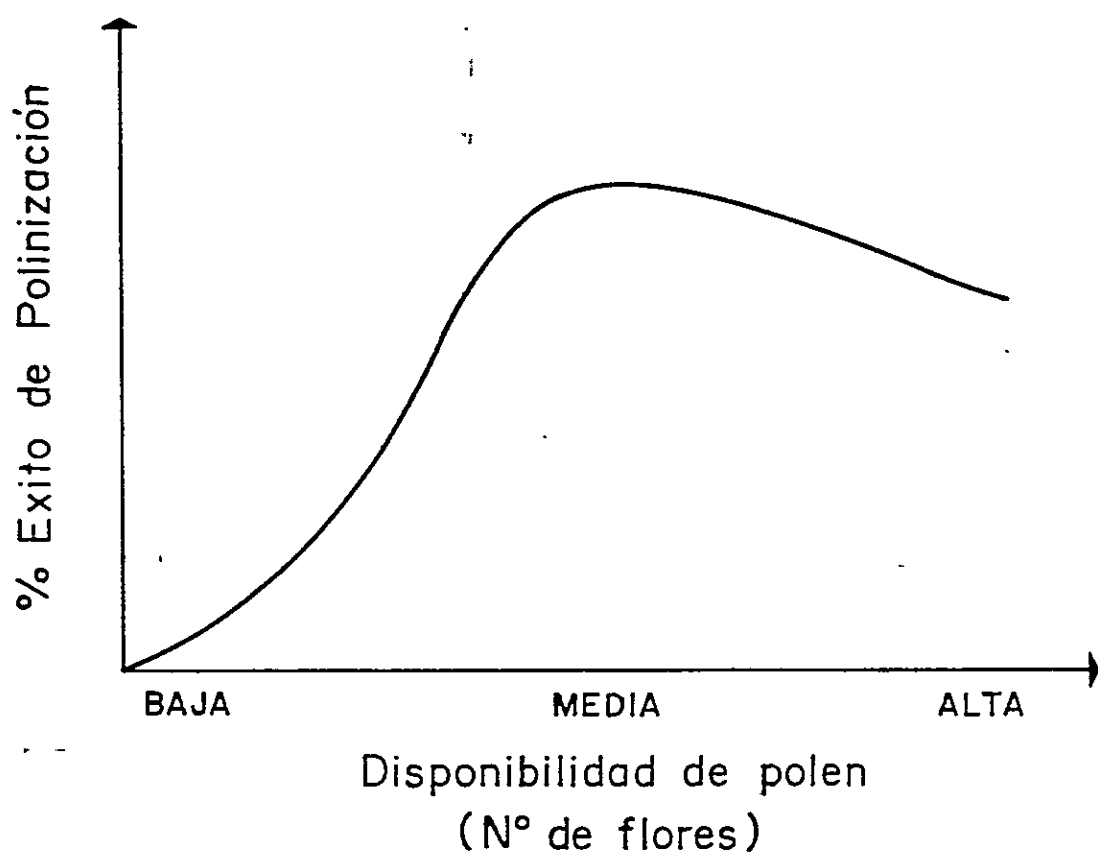


Ågren et al. 1986). Este mecanismo podría ser importante en árboles femeninos aislados que produjeron una gran cantidad de flores.

La disminución marginalmente significativa del éxito de fertilización con el incremento del número de flores masculinas en la vecindad de 10 m en la población de baja densidad (Fig. 20), podría implicar que a altas densidades de flores masculinas habría una menor probabilidad de que los polinizadores visiten flores femeninas. Esto sugiere que los polinizadores están respondiendo en forma denso-dependiente a una agregación del recurso polen. Aunque este resultado no da cuenta de la alta fecundidad de plantas femeninas situadas a más de 10 m de plantas masculinas, sí indica que la distancia por sí sola no explica el patrón de fecundidad encontrado en Kageneckia angustifolia. Stephenson (1982), encontró que en Catalpa speciosa, un arbusto hermafrodita autoincompatible que florece en masa, el porcentaje de frutos producidos fue mayor en el período final (20-48%) respecto al período del máximo (7-15%) y al inicial (5-7%) de la fenología de floración. Esto sugiere un sustancial movimiento de polinizadores entre árboles en la fase final en comparación a la fase máxima e inicial de floración. Una situación análoga a la encontrado por Stephenson para puede ser sugerida para Kageneckia angustifolia. Considerando el efecto de la disponibilidad de polen (número de flores masculinas cercanas) para plantas femeninas, se puede

explicar la curva mostrada en la Figura 20. Para una planta femenina con baja disponibilidad de polen (análogo al período inicial en la fenología de floración), es esperable un bajo nivel de fecundidad debido a que serían atraídos pocos polinizadores. Similarmente, en plantas femeninas con alta disponibilidad de polen (análogo al período máximo de floración), el nivel de fecundidad sería mayor al anterior, aunque no el máximo esperado, debido a que el movimiento de los polinizadores es denso-dependiente y restringido principalmente a plantas masculinas. En cambio, en plantas femeninas con disponibilidad de polen intermedia (análogo al período anterior y posterior al máximo de floración), es esperable mayor porcentaje de fecundidad respecto a la situación de alta disponibilidad de polen, debido a la mayor frecuencia de movimientos entre árboles. En síntesis, todo lo anterior definiría una curva tipo convexa entre la fecundidad y la disponibilidad de polen (Fig. 21) con bajos niveles de fecundidad a baja y alta disponibilidad de polen y altos niveles de fecundidad a disponibilidades intermedias de polen. Probablemente, la relación inversa entre el éxito de polinización y el número de flores potencialmente dadoras de polen en plantas masculinas dentro de una vecindad de 10 m (Fig. 20), estaría representando los niveles de fecundidad postulados para el intervalo entre disponibilidad de polen intermedia y alta. Por otro lado, no se encontró una relación

Figura 21. Relación hipotética entre fecundidad (éxito de polinización) y número de flores en plantas masculinas dentro de la vecindad de 10 m de radio.



entre el éxito de polinización y el número de flores masculinas en vecindades de 20 a 60 m y entre el porcentaje de óvulos fertilizados y el número de flores masculinas en vecindades de 10 a 60 m, en la población de baja densidad (Tabla 4). Estas curvas podrían representar el intervalo medio de disponibilidad de polen en la curva sugerida.

La población de baja densidad produjo significativamente más flores masculinas comparado con la población de alta densidad (Fig. 13). Esta mayor producción de flores puede haber atenuado el efecto del espaciamiento sobre la fecundidad. A una baja densidad poblacional las plantas femeninas aisladas tienen una menor capacidad de atraer polinizadores. En cambio, al haber una mayor producción de flores masculinas el efecto potencial de la distancia sobre la atracción de los polinizadores podría ser menos drástico, ya que altas densidades de flores pueden atraer un gremio abundante de polinizadores y tener un efecto persistente en el flujo de polen (Handel 1983). Es importante destacar que este estudio se realizó en un año de alta producción de flores, posiblemente óptimo para la atracción de polinizadores. En años de baja producción de flores, como fueron 1991 y 1992, es probable que el éxito de polinización y el porcentaje de óvulos fertilizados disminuyan marcadamente con la distancia. En años de baja producción de flores, el movimiento de los polinizadores estaría restringido a manchones densos de K. angustifolia.

En la introducción se hizo una analogía entre un árbol y un parche de una especie herbácea. La manera en que árboles consiguen que los polinizadores se muevan entre conoespecíficos (el equivalente a entre parches en una hierba) es un tema interesante y a la vez complejo que requiere más investigación.

En resumen, la floración en masa de los individuos de Kageneckia angustifolia no sería el único factor para explicar la falta de efecto de la distancia sobre la producción de frutos y semillas. La alta sincronía en la floración entre sexos, la monoespecificidad del bosque montano y los recursos diferenciales ofrecidos a los polinizadores por las plantas masculinas y femeninas determinarían altos niveles de flujo de polen entre plantas masculinas y femeninas de K. angustifolia.

Finalmente, estudios sobre biología reproductiva entregan antecedentes valiosos para la definición de programas de conservación de plantas vulnerables o en peligro de extinción. La detección del grado de espaciamiento que puede soportar una población sin que se afecte su reproducción permite definir una densidad mínima a la que se puede mantener o restaurar dicha población. En K. angustifolia, la producción de frutos y semillas no se vio afectada en plantas femeninas distanciadas 50 m de una plantas masculina más cercana. Con este antecedente podríamos determinar un espaciamiento mínimo de 50 m para restaurar poblaciones de esta especie. Sin embargo, como se planteó en el párrafo anterior, en años de baja floración esta

distancia mínima podría ser bastante menor. Por esto, con el fin de realizar un adecuado programa de restauración habría que considerar una distancia mínima en años de baja productividad. Más aún, otras etapas importantes dentro del ciclo reproductivo de K. angustifolia, como por ejemplo, dispersión, germinación de semillas y establecimiento de plántulas, pueden ser afectadas por el espaciamiento. Por otro lado, factores bióticos (predación de semillas predispersión) y condiciones climáticas pueden afectar la producción de frutos y semillas en esta especie. Frecuentes heladas y nevazones primaverales, dependiendo de su intensidad, pueden producir una alta mortalidad de flores y frutos como fue observado en el año reproductivo de 1991. Por su abundancia y alta producción de flores, K. angustifolia constituye el recurso más importante para los insectos polinizadores en el bosque montano. Para manejar este sistema es importante conocer, por ejemplo, cuál es el efecto de la variación anual de la producción de flores sobre los polinizadores o el impacto que puede tener en el gremio de polinizadores, la deforestación de este bosque.

Los alcances de este estudio no sólo se limitan a entregar antecedentes para manejar poblaciones de K. angustifolia, sino que, el enfoque experimental puede ser aplicado en otros sistemas de bosques sometidos a una fuerte presión de explotación, en los cuales es fundamental tener información sobre la biología y ecología reproductiva de las especies

vegetales, especialmente para fines de conservación. Actualmente, el bosque templado del sur de Chile está sometido a una fuerte presión de explotación. Estos bosques tienen una alta dependencia de agentes bióticos en varias etapas del ciclo reproductivo (Armesto et al. 1987, Rivero 1991). Un número importante de las especies arbóreas de este bosque son xenógamas y altamente dependientes de agentes bióticos para la polinización, especialmente de insectos generalistas, que presentan una baja diversidad y tasas de visitas a flores en comparación a otros bosques (Rivero 1991). Al contrario de lo observado en el bosque de K. angustifolia, es probable que en las especies arbóreas xenógamas del bosque templado del Chile la distancia entre conespecíficos tenga un marcado efecto sobre la fecundidad, debido a las restricciones que imponen el follaje de los arboles (barreras físicas) y las señales florales de otras especie en el flujo de polen entre individuos de una misma especie. Sin duda, la disminución de individuos causada por técnicas de explotación, como la tala selectiva, podría afectar más drásticamente la estructura y dinámica de este tipo de ecosistemas que al bosque de K. angustifolia.

## CONCLUSIONES

- 1) El alto éxito de polinización y porcentaje de óvulos fertilizados a nivel poblacional indica que la disponibilidad de polinización no limita la producción de frutos y semillas.
- 2) El escaso aborto de frutos y semillas encontrado en K. angustifolia indica que la disponibilidad de recursos no limita el éxito reproductivo y concuerda con la predicción derivada de la hipótesis de la función masculina de Sutherland y Delph (1984).
- 3) El patrón de producción de frutos y semillas versus disponibilidad de polen, indica que a la escala que se realizó el estudio, el movimiento de polen no es restringido. Esto significa que se subestimó el factor distancia.
- 4) Este estudio se realizó en un año de alta producción de flores. Considerando que el número de plantas reproductivas y el número de flores por planta varía drásticamente entre años es probable que en años de baja floración se observe una relación entre fructificación y distancia.
- 5) La mayor producción de flores en la población de baja densidad puede haber atenuado el efecto del espaciamiento sobre la fecundidad, aumentando la probabilidad de movimiento de polen hacia las plantas femeninas aisladas de la fuente de polen.



6) Sugiero que el efecto de la distancia entre plantas sobre los parámetros reproductivos depende de varias características del sistema de estudio como: sincronía de la floración, producción de flores, tipo y abundancia de polinizadores, número de especies que constituyen la comunidad, y la existencia de ritmos alternantes de floración, principalmente en los árboles femeninos (por disponibilidad de recursos).

## ANEXO

### POLINIZADORES QUE VISITAN FLORES DE Kageneckia angustifolia.

Periodicamente, a lo largo de todo el tiempo de floración, se colectaron y observaron insectos que visitan flores con el propósito de identificar los principales polinizadores de Kageneckia angustifolia. Estos fueron montados y posteriormente identificados por el profesor Haroldo Toro del Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación.

Se identificaron 32 especies de insectos que visitan flores de Kageneckia angustifolia, pertenecientes a tres familias (Tabla 6), 18 especies de Hymenóptera, 9 especies de Coleóptera y 5 especies de Díptera. Todos los polinizadores identificados son autóctonos excepto Apis mellifera que fue observada visitando flores de K. angustifolia ocasionalmente. Durante todo el período de floración se observó una gran abundancia de insectos visitando las flores, destacando por su abundancia los himenópteros Ruizantheda proxima, R. mutabilis, Colletes cyanescens y Caenohalictus sp., además de un coleóptero de la familia Melyridae Astylis trifaciatus un predador de polen, el cual se le observó consumiendo el polen de flores masculinas que aún no estaban en antesis. Los resultados confirman que K. angustifolia es entomófila.

Tabla 6.- Lista de especies de insectos que visitan flores de Kageneckia angustifolia.

**Orden COLEOPTERA**

**Cerambycidae**

Callideriphus laetus

**Tenebrionidae**

Nyctopetus sp.

**Clerridae**

Eurymetopum longulum

Epiclines basilis

Calendyna chilensis

**Melyridae**

Arthrobrachus sp.

Astylus trifasciatus (\*)

**Peltidae**

Decamerus haemorhoidalis

Diontolobus sp.

**ORDEN DIPTERA**

**Syrphidae**

Scaeva melanostoma

Eristalis elegans

Pipiza sp.

Syrphus sp.

**ORDEN HYMENOPTERA**

**Halictidae**

Corynura corynogastra

Corynura chilensis

Corynura chloris

Corynura lepida

Ruizantheda proxima (\*)

Ruizantheda mutabilis (\*)

Lasioglossum sp.

Caenohalictus sp1.

Caenohalictus sp2.

**Megachilidae**

Allanthidium rodolphi

**Apidae**

Apis mellifera

**Colletidae**

Cadequala occidentalis

Caupolicana quadrifasiata

Colletes Cyamescens (\*)

**Anthophoridae**

Diadasia chilensis

**Sphecidae**

Cerceris gayi

**Chrysidae**

Chrysis subfoveolata

Pseudospinolia tertrini

El asterisco (\*) indica las especies más abundantes

## BIBLIOGRAFIA.

- ÅGREN J., T. ELMQVIST & A. TUNLID (1986) Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious Rubus chamaemorus L. *Oecologia* (Berlin) 70: 332-338.
- ANDERSON S. (1988) Size-dependent pollination efficiency in Anchusa officinalis (Boraginaceae): causes and consequences. *Oecologia* (Berlin) 76: 125-130.
- ALLISON, T.D. (1990) Pollen production and plant density affect pollination and seed production in Taxus canadensis. *Ecology* 71: 516-522.
- ARMSTRONG J.E. & A.K. IRVINE (1989) Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, Myristica insipida (Myristicaceae), in two different rain forest communities. *American Journal of Botany* 76: 74-85.
- ARMESTO J.J., R. ROZZI, P. MIRANDA, & C. SABAG (1987) Plant/frugivore interaction in South American temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321-336.
- ARROYO M.T.K. (1976) Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms a stimulus for the evolution of self-incompatibility. *Taxon* 25: 543-548.
- ARROYO M.T., J.J. ARMESTO & C. VILLAGRAN (1981) Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of central Chile. *Journal of Ecology* 69: 205-223.
- BAKER H.G. (1976) "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. In *Tropical Trees: Variation, Breeding and Conservation*, Burley J. & B.T. Styles (Eds.). Linnean Society Symposium Series, Number 2. pp. 161-169. Academic Press.
- BATYGINA T.B (1988) Some Aspect of Reproductive Biology: Asexual Reproduction and Heterogeneity of Seed. In *Sexual Reproduction in Higher Plants*. Cresti M., P. Gori & E. Pacini (Eds.). pp. 443-447. Springer-Verlag.
- BAWA K.S & P.A. OPLER (1975) Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29: 167-179.
- BENOIT I.L. (1989) Libro rojo de la Flora Terrestre de Chile (Primera parte). Republica de Chile, Ministerio de Agricultura, Corporación Nacional Forestal.

- BULLOCK S.H. & K.S. BAWA (1981) Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in Jacaratia dolichaula (D.Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rica rain forest. *Ecology* 62: 1494-1504.
- BULLOCK S.H. (1982) Population structure and reproduction in the neotropical dioecious tree Compsonera sprucei. *Oecologia* (Berlin) 55: 238-242.
- CZAPIK R. (1988) Embryological Problems of Family Rosaceae. In Sexual Reproduction in Higher Plants. Cresti M., P. Gori & E. Pacini (Eds.). pp. 437-442. Springer-Verlag.
- di CASTRI F. & E.R. HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica, Universidad Católica de Chile.
- DIERINGER G. (1992) Pollinator effectiveness and seed set in populations of Agalinis strictifolia (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 79: 1018-1023.
- FÆGRI K. & L. VAN DER PIJL (1971) The Principles of Pollination Ecology. Cap.5, pp. 17-158. Pergamon Press.
- FEINSINGER P. (1983) Variable nectar secretion in a Heliconia species pollinated by Hermit Hummingbirds. *Biotropica* 15: 48-52.
- FRANKIE G.W. (1976) Pollination of widely dispersed trees by animals in Central America, with an emphasis on bee pollination systems. In *Tropical Trees: Variation, Breeding and Conservation*, Burley J. and B.T. Styles (Eds.). Linnean Society Symposium Series, Number 2. pp. 151-159. Academic Press.
- FRANKIE G.W., P.A. OPLER & K.S BAWA (1976) Foraging behaviour of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *Journal of Ecology* 64: 1049-1057.
- GENTRY A.H 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- HEINRICH B. (1975) Energetics of pollination. *Annual Review Ecology and Systematics* 6: 139-170.
- HANDEL S.N. (1983) Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. In *Pollination Biology*. REAL L. (ed). Cap. 8, pp. 163-208. Academic Press, Inc., Orlando, Florida.

- HOUSE S.M. (1989) Pollen movement to flowering canopies of pistillate individuals of three rain forest tree species in tropical Australia. *Australian Journal of Ecology* 14: 77-94.
- HOUSE S.M. (1992) Population density and fruit set in three dioecious tree species in Australian tropical rain forest. *Journal of Ecology* 80: 75-69.
- KAY Q.O.N., A.J. LACK, F.C. BAMBER & C.R. DAVIES (1984) Differences between sexes in floral morphology, nectar production and insect visits in a dioecious species *Silene dioica*. *New Phytology* 98: 515-529.
- KLINKHAMER G.L & T.J. JONG (1990) Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 75: 399-405.
- KUNIN W.E. (1992) Density and reproductive success in wild populations of *Diploaxis eruroides* (Brassicaceae). *Oecologia* 91: 129-133.
- LEE T.D. (1988) Patterns of Fruit and Seed Production. In *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. LOVET DOUST J. & L. LOVET DOUST (Eds). Cap. 9, pp. 179-202. Oxford University Press.
- LEVIN D.A. & H. KERSTER (1969) Density-dependent gene dispersal in *Liatris*. *The American Naturalist* 103: 61-74.
- LEVIN D.A. (1984) Inbreeding depression and proximity-dependent crossing success in *Phlox drummondii*. *Evolution* 38: 16-127.
- LLOYD D.G. & C.J. WEBB (1977) Secondary sex characters in plants. *The Botanical Review* 43: 177-215.
- MIZUI N. & K. KIKUZAWA (1991) Proximate limitations to fruit and seed set in *Phellodendron amurense* var. *sachalinense*. *Plant Species Biology* 6: 39-46.
- NIESEBAUN R.A. (1992) Sex ratio, components of reproduction, and pollen deposition in *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Journal of Botany* 79: 495-500.
- PIELOU E.C. (1977) *Mathematical Ecology*. A Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons.

- PLATT W.J., G.R. HILL & S. CLARK (1974) Seed production in a prairie legume (Astragalus canadensis L.): Interaction between pollination, predispersal seed predation, and plant density. *Oecologia* (Berlin) 17: 55-63.
- RATHCKE B. & E.P. LACEY (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- RIVEROS M. (1991) Biología reproductiva en especies vegetales de dos comunidades de la zona templada del sur de Chile, 40°S. Tesis de Doctorado en Ciencias con Mención en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile
- RODRIGUEZ R., O. MATTHEI & M. QUEZADA (1983) Flora arbórea de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción.
- ROZZI R. (1990) Períodos de floración y especies de polinizadores en poblaciones de Anarthrophyllum cumingii y Chuquiraga oppositifolia que crecen sobre laderas de exposición norte y sur. Tesis de Magister en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- RUNDEL P.W. (1981) The matorral zone of central Chile. In *Mediterranean-Type Shrublands*, di Castri F., D.W. Goodall and R.L. Specht (Eds). Cap.10, pp. 175-201. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- SCHAAL B.A. (1980) Measurement of gene flow in Lupinus texensis. *Nature* 284: 450-451
- SCHOENER, T.W. (1968) The Anolis lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49: 704-726.
- SILANDER, Jr. J.A. (1978) Density-dependent control of reproductive success in Cassia biflora. *Biotropica* 10: 292-296.
- SOKAL R.R. & F.J. ROHLF (1981) *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- STEPHENSON, A.G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- STEPHENSON A.G. (1982) When does outcrossing occur in a mass-flowering plant ?. *Evolution* 36: 762-767.



- SUTHERLAND S. & L. DELPH. (1984). On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit-set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- SUTHERLAND S. (1986a) Patterns of fruit-set: What controls fruit-flower ratios in plants ?. *Evolution* 40: 117-128.
- SUTHERLAND S. (1986b) Floral sex ratios, fruit-set, and resource allocation in plants. *Ecology* 67: 991-1001.
- SUTHERLAND S. (1987) Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental test with Agave mckelveyana. *Evolution* 4: 750-759.
- USLAR P. (1982) Sistemas de reproducción en plantas, zona ecotonal entre la zona andina y el matorral esclerófilo de Chile central. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- WHEELWRIGHT N.T & A. BRUNEAU (1992) Population sex ratios and spatial distribution of Ocotea tenera (Lauraceae) trees in a tropical forest. *J. of Ecology* 80: 425-432.
- WIDEN B. & M. WIDEN (1990) Pollen limitation and distance-dependent fecundity in females of the clonal gynodioecious herb Glechoma hederacea (Lamiaceae). *Oecologia* 83: 191-196.