

UCH-Fe  
DOC-EDE  
M963  
C.1

**EVALUACIÓN EXPERIMENTAL DE LA IMPORTANCIA DE EFECTOS  
INDIRECTOS DESCENDENTES Y ASCENDENTES SOBRE EL ÉXITO  
REPRODUCTIVO DE *CHUQUIRAGA OPPOSITIFOLIA* (ASTERACEAE) EN  
LA CORDILLERA DE LOS ANDES EN CHILE CENTRAL**

Tesis

entregada a la

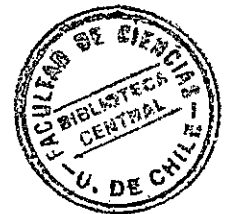
Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias



Por

**ALEJANDRO ALFONSO MUÑOZ CABRERA**

Diciembre, 2003

Director de Tesis: Dra. Mary T. Kalin Arroyo



**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACION  
TESIS DE DOCTORADO**

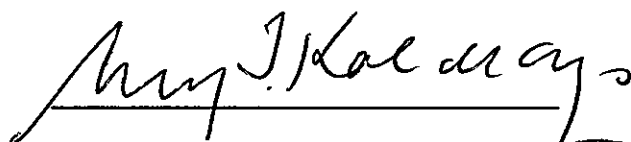
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

**ALEJANDRO ALFONSO MUÑOZ CABRERA**

ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 4 de noviembre de 2003.

Director de Tesis:

Dra. Mary T. Kalin Arroyo

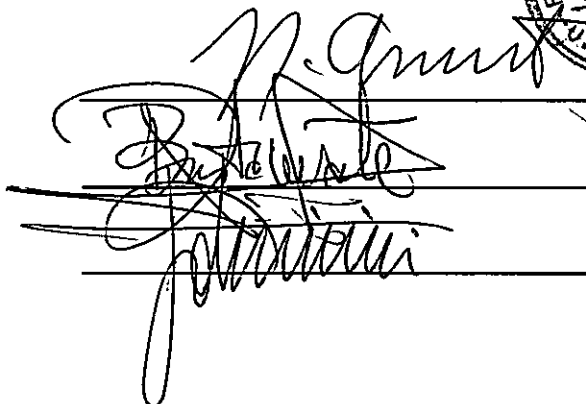


Comisión de evaluación de la tesis:

Dr. Juan J. Armesto (Presidente)

Dr. Ramiro O. Bustamante

Dr. Fabián M. Jaksic



*A Paulina y Gabrielito,  
y a mis padres Eduardo y Verónica*





## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecerle a Paulina Chacón su constante apoyo, paciencia, y comprensión. A mis padres Eduardo y Verónica, quienes me comprendieron en mi decisión de seguir una carrera científica. Durante la enseñanza media en Cape Town, Sudáfrica, destaco a mi profesora de biología, Mrs Crowe, quien me motivó e inspiró en mi pasión por la naturaleza. Durante mis estudios de pregrado, "Bachelor of Science" (BSc) (Botánica y Zoología), University of the Witwatersrand, Johannesburg, Sudáfrica, recibí el incentivo de diversos profesores; entre ellos destaco a los Drs. R. Crewe, A.T. Critchley, N. Owen-Smith, R.N. Pienaar, y K.H. Rogers (1989-1991).

También agradezco el respaldo del Dr. Patricio Ojeda durante la última etapa de la Licenciatura en Ciencias Biológicas, P. Universidad Católica de Chile, y durante los años en que trabajé con él en los ensambles de peces intermareales (1994-1997), aprendiendo de él entusiasmo, perseverancia, paciencia y rigurosidad en la investigación científica.

Esta tesis no podría haberla llevado a cabo sin el apoyo y motivación de mi profesora guía, Dra. Mary T. Kalin, quien, por un lado, con su particular goce con la vida, gran alegría, y entusiasmo en el quehacer científico, con periódicas reuniones en las cuales discutimos los resultados, y por otro, con sus retos y exigencia, me motivaron a seguir adelante, en el grato ambiente de su laboratorio, y a esforzarme hasta el límite para completar el doctorado, y en particular esta tesis.

Agradezco también a los miembros de mi comisión: los Drs. Juan J. Armesto, Ramiro O. Bustamante, y Fabían M. Jaksic, quienes, en un espíritu agradable, pero al mismo tiempo con gran profesionalismo, hicieron numerosos comentarios constructivos con el fin de mejorar la calidad de esta tesis. También merecen

mención por sus valiosos cometarios y sugerencias constructivas los Drs. Clive G. Jones, Irene Till-Bottraud, Rodrigo Medel, Oswald J. Schmitz, y Mary F. Willson.

Una especial mención quiero hacerle a la Profesora Irma Vila, por sus constantes palabras de aliento y consejos durante los primeros años del doctorado.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal, les agradezco su apoyo, consejos, amistad, y comentarios y sugerencias sobre la tesis, destacando a Kester Bull, Paulina Chacón, Carolina Henríquez, Claudia Hernández, Ana María Humaña, Soledad Muñoz, Fernanda Pérez, Denise Rougier, y Sean Rovito.

Agradezco la valiosísima ayuda de varios estudiantes en terreno, quienes participaron con gran entusiasmo, en especial del Licenciado Leandro Díaz y de mi señora Dra (c) Paulina Chacón, además de Nicolás Binfa, Marjorie Correa, José Luis Fajardo, Sonia Henríquez, Gioconda López, Karin Maldonado, Victoria Matus, Beatriz Muñoz, Iván Parada, Ximena Pereira, Andrés Rivera, y Luz Sotomayor. Sin ellos, este estudio no podría haberse realizado.

Mis agradecimientos también van al centro de esquí El Colorado (ANDACOR S.A.), y en especial a su presidente, el Sr. Richard Leatherbee G., por permitirme realizar los experimentos manipulativos de exclusión de depredadores al interior de sus terrenos.

La realización de esta tesis fue posible gracias al financiamiento a través del proyecto FONDECYT 2010032 para estudiantes de doctorado (3 años, 2001-2003) y al apoyo del Centro Milenio para Estudios Avanzados en Ecología e Investigaciones en Biodiversidad (CMEB), Universidad de Chile (P99-103-F-ICM) otorgado a la Dra. Mary T. Kalin - Iniciativa Científica Milenio. Finalmente, mis estudios de doctorado fueron financiados a través de una beca doctoral CONICYT (1998-2001).





## ÍNDICE DE MATERIAS

LISTA DE TABLAS.....	x
LISTA DE FIGURAS.....	xii
LISTA DE ANEXOS.....	xviii
RESUMEN.....	xix
ABSTRACT.....	xxiii
INTRODUCCIÓN.....	1
1. Cascadas tróficas en ambientes terrestres y sus efectos sobre las plantas.....	3
2. Efectos descendentes de carnívoros a través de la alteración de interacciones entre polinizadores y plantas.....	4
3. Importancia de efectos ascendentes de los niveles de nutrientes en el suelo sobre el éxito reproductivo de plantas en sistemas alpinos.....	7
4. Planteamiento de la pregunta general de la tesis.....	10
OBJETIVO GENERAL.....	16
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	16
HIPÓTESIS.....	18
MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
1. Sitio de estudio.....	21
2. Historia natural del arbusto <i>Chuquiraga oppositifolia</i> D. Don.....	25
3. Diseño del experimento de exclusión de depredadores y adición de nitrógeno.....	29
3.1.- Exclusión de depredadores.....	30
3.2.- Adición de nitrógeno.....	36
4. Experimentos naturales.....	39

4.1.- Experimento natural en el sector de Valle Nevado a 2600 m s.n.m.– 2001 - 2002.....	39
4.2.- Experimentos naturales en otras tres localidades a distintas altitudes en el matorral subandino de Chile central – 2002-2003.....	42
5. Experimento de polinización manual.....	44
6. Reacciones de insectos polinizadores frente a la presencia de lagartijas <i>Liolaemus</i> sobre rocas.....	45
7. Cuantificación de los patrones de visita de insectos polinizadores .....	47
8. Evaluación de la cantidad y calidad de las semillas producidas.....	49
9. Cuantificación del número y tamaño de los capítulos florales, despliegue floral, y crecimiento vegetativo.....	51
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>54</b>
1. Experimento de exclusión de depredadores y adición de nitrógeno.....	54
1.1.- Efectos sobre la identidad de los polinizadores.....	54
1.2.- Efectos sobre los patrones de visita de los insectos polinizadores.....	58
1.3.- Efectos sobre la producción de semillas.....	58
1.4.- Ausencia de interacciones entre efectos de depredadores y adición de nitrógeno.....	66
2. Efectos descendentes de la exclusión de depredadores (reptiles y aves).....	67
2.1.- Efectos sobre la identidad de los polinizadores.....	67
2.2.- Efectos sobre los patrones de visita de los insectos polinizadores.....	67
2.3.- Efectos sobre la producción y calidad de semillas.....	74
3. Experimento natural para evaluar los efectos de <i>Liolaemus bellii</i> en el sector de Valle Nevado a 2600 m s.n.m.....	77
3.1.- Identidad de los polinizadores.....	77
3.2.- Patrones de visita de los insectos polinizadores.....	79
3.3.- Producción y calidad de semillas.....	82
4. Experimentos naturales en otras tres localidades en el matorral subandino de Chile	



central.....	85
4.1.- Lagunillas a 2000 m s.n.m.....	85
4.2.- Farellones a 2350 m s.n.m.....	88
4.3.- Portillo a 2550 m s.n.m.....	88
5. Reacciones de polinizadores frente a la presencia de lagartijas <i>Liolaemus bellii</i> sobre rocas.....	91
6. Efectos ascendentes de la adición de nitrógeno al suelo.....	93
6.1.- Efectos sobre el número y tamaño de los capítulos y sobre el despliegue floral.....	93
6.2.- Efectos sobre los patrones de visita de los insectos polinizadores.....	95
6.3.- Efectos sobre la producción de semillas / capítulo floral.....	95
6.4.- Efectos sobre la calidad de semillas (tamaño y germinación).....	95
6.5.- Efectos de la adición de N sobre la floración y crecimiento vegetativo de <i>C. oppositifolia</i> durante la segunda temporada de crecimiento.....	98
7. Efectos de la polinización manual sobre el número y calidad de semillas producidas por <i>C. oppositifolia</i> .....	101
 DISCUSIÓN.....	 103
1. Efectos descendentes de depredadores vertebrados (reptiles y aves).....	104
1.1.- Polinizadores como mediadores de efectos descendentes sobre plantas.....	109
1.2.- Ausencia de efectos de aves insectívoras <i>Muscisaxicola</i> y la importancia de lagartijas <i>Liolaemus</i> a lo largo de la Cordillera de Los Andes.....	112
2. Efectos ascendentes de la disponibilidad de nitrógeno en el suelo sobre el éxito reproductivo de plantas en sistemas alpinos.....	115
3. Limitación del output de semillas por la disponibilidad y traspaso de polen.....	122
4. Importancia de fuerzas descendentes y ascendentes, y de factores bióticos y abióticos sobre el éxito reproductivo de plantas sistemas alpinos.....	125



4.1.- Fuerzas descendentes y ascendentes.....125

4.2.- Factores abióticos vs. bióticos.....128

CONCLUSIONES.....130

BIBLIOGRAFÍA.....133



## LISTA DE TABLAS

- Tabla 1. Esquema del diseño factorial  $2 \times 2 \times 2$  del experimento para evaluar la importancia de efectos indirectos de depredadores insectívoros (reptiles y aves) y de nutrientes en el suelo sobre el éxito reproductivo de *Chuquiraga oppositifolia*. Los números representan los distintos tratamientos.....31
- Tabla 2. Taxa de insectos polinizadores, y número (N) y porcentaje (%) de visitas que cada uno de ellos realizó sobre arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* sometidos a ocho tratamientos distintos de exclusión de depredadores y de adición de nitrógeno al suelo, en un sitio a 2600 m s.n.m. en el matorral subandino, Cordillera de Los Andes, Chile central.....55
- Tabla 3. Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves), y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre la tasa de visita de insectos polinizadores en arbustos de *C. oppositifolia* (número promedio de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min), considerando a todos los grupos de polinizadores juntos, en un sitio de matorral subandino, a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central.....59
- Tabla 4. Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves), y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre la duración de visitas de insectos polinizadores (s) en arbustos de *C. oppositifolia*, considerando a todos los grupos de polinizadores juntos, en un sitio de matorral subandino, a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central.....59
- Tabla 5. Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves) y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre el porcentaje de capítulos que produjeron semillas por arbusto, en plantas de *C. oppositifolia*, en un sitio de matorral subandino, a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central.....62
- Tabla 6. Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves) y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre el número de semillas producidas / capítulo / arbusto, en plantas de *C. oppositifolia*, en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central.....62
- Tabla 7. Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves), y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre el porcentaje de ovarios que produjeron semillas, en plantas de *C. oppositifolia*, en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central.....63

- Tabla 8. Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves), y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre la calidad de las semillas producidas por la planta *C. oppositifolia*, expresado como el peso de las semillas / capítulo / arbusto, en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m., Chile central.....63
- Tabla 9. Taxa de insectos polinizadores, y número (N) y porcentaje (%) de visitas que cada uno de ellos realizó sobre arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* bajo cuatro tratamientos distintos de exclusión de depredadores, en un sitio a 2600 m s.n.m. en el matorral subandino en la Cordillera de Los Andes, Chile central.....68
- Tabla 10. Análisis de Varianza de dos vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores sobre la tasa de visita de insectos polinizadores en arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* (número promedio de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min), considerando a todos los grupos de polinizadores juntos, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp. en un sitio de matorral subandino, a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, en la Cordillera de los Andes, Chile central.....72
- Tabla 11. Análisis de Varianza de dos vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores sobre la duración de visitas de insectos polinizadores (s) en arbustos de *Chuquiraga oppositifolia*, considerando a todos los grupos de polinizadores juntos, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp. en un sitio de matorral subandino, a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, en la Cordillera de los Andes, Chile central.....73
- Tabla 12. Lista de taxa de insectos polinizadores, y número y porcentaje de visitas que cada uno de ellos realizó sobre arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* creciendo al lado de rocas (Con Roca, n = 20) vs. alejados de ellas (Sin Roca, n = 20) en un sitio de matorral subandino en la Cordillera de Los Andes, Chile central.....78

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Arbusto de *Chuquiraga oppositifolia* (Asteraceae) en flor durante febrero, en el cual se pueden apreciar los capítulos florales. En el sitio de estudio estos arbustos achaparrados generalmente no sobrepasan los 45 cm de altura .....13
- Figura 2. Arbusto de *Chuquiraga oppositifolia* (Asteraceae) creciendo junto a una roca habitada por una lagartija, la cual está tomando sol y a la espera de potenciales insectos presa que podrían acercarse al arbusto. Foto tomada a 2600 m s.n.m., dentro del matorral subandino, Cordillera de Los Andes, Chile central.....13
- Figura 3. Vías de interacción a través de las cuales depredadores vertebrados (reptiles y aves) y nutrientes en el suelo (efectos descendentes y ascendentes, respectivamente) podrían ejercer efectos sobre el número de semillas producidas por el arbusto *Chuquiraga oppositifolia* en el matorral subandino, Cordillera de Los Andes, Chile central.....14
- Figura 4. Vista panorámica del sitio de estudio a 2600 m s.n.m., cercano a Valle Nevado, dentro del matorral subandino, Cordillera de Los Andes, Chile central, en el cual se realizó el experimento de exclusión de depredadores y adición de nitrógeno, un experimento natural, y el experimento de polinización manual. Los puntos metálicos que se observan corresponden a algunos de las parcelas de exclusión de reptiles y/o aves.....22
- Figura 5. Vista panorámica de parte del sitio de estudio a 2600 m s.n.m., en la cual se observan rocas de diversos tamaños entremezcladas con una vegetación dominada por arbustos pequeños (<45 cm) entre los cuales se destacan *Chuquiraga oppositifolia*, *Anarthrophyllum cumingii*, y *Berberis empetrifolia*. Esta foto corresponde a una escena típica de muchos sitios dentro del matorral subandino (2000 – 2700 m s.n.m.), Cordillera de Los Andes, Chile central.....22
- Figura 6. Ejemplar de una lagartija de la especie *Liolaemus bellii* (Tropiduridae), tomando sol sobre una roca en un sitio a 2600 m s.n.m., Cordillera de Los Andes, Chile central.....24
- Figura 7. Dos ejemplares de dormilonas o papamoscas *Muscisaxicola albilora* (Tyrannidae) en un sitio a 2600 m s.n.m., Cordillera de Los Andes, Chile central, uno posado sobre una roca (a) y otro sobre el suelo (b).....24
- Figura 8. *Chuquiraga oppositifolia*, en la cual se puede apreciar algunos capítulos florales con sus floretes amarillo-anaranjados, cada capítulo sobre el ápice de una rama.....28

- Figura 9. Dibujos de a) una rama de *C. oppositifolia*, sobre la cual puede apreciarse la arquitectura de varias ramas del año (incluyendo hojas opuestas y espinas), cada una con un capítulo floral en su ápice, b) un corte longitudinal de un capítulo floral en el cual puede verse el detalle de cuatro de los floretes, c) un fruto o aquenio con su papus y d) un ovario no fecundado (también con su papus).....28
- Figura 10. Algunos ejemplos de arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* creciendo junto a rocas habitadas por lagartijas (*Liolaemus bellii*) en el sitio de estudio a 2600 m.s.n.m.....32
- Figura 11. Parcela de exclusión de reptiles, específicamente lagartijas del género *Liolaemus*, con un arbusto de *C. oppositifolia* creciendo junto a una roca en su interior.....33
- Figura 12. Parcela de exclusión de aves insectívoras, específicamente *Muscisaxicola* spp. con un arbusto de *C. oppositifolia* creciendo junto a una roca en su interior.....33
- Figura 13. Parcela de exclusión simultánea de reptiles y de aves con un arbusto de *C. oppositifolia* creciendo junto a una roca en su interior.....34
- Figura 14. Vista panorámica de algunas de las parcelas del experimento de exclusión de depredadores (reptiles y aves) y adición de nitrógeno realizado a 2600 m s.n.m. dentro del matorral subandino de la Cordillera de Los Andes, Chile central.....34
- Figura 15. Temperatura ambiental a nivel de los arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* al interior de parcelas de 12 m<sup>2</sup> sometidos a distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y aves) en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m., Cordillera de Los Andes, Chile central.....37
- Figura 16. Efectos de la adición de nitrógeno en forma de Urea-N al suelo debajo de arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* sobre las concentraciones de nitrógeno inorgánico en forma de NH<sub>4</sub>, expresado como a) ppm, y b) µg NH<sub>4</sub> / g suelo seco, y de NO<sub>3</sub>, expresado como c) ppm, y d) µg NH<sub>4</sub> / g suelo seco, luego de un y tres meses de su aplicación, en un sitio a 2600 m s.n.m. cercano a Valle Nevado, dentro del matorral subandino en la Cordillera de Los Andes, Chile central.....40
- Figura 17a. Arbusto de *C. oppositifolia* creciendo junto a una roca habitada por una lagartija. Este arbusto corresponde a una de las réplicas del experimento natural realizado en el sitio a 2600 m s.n.m. 2001-2002.....41
- Figura 17b. Arbusto de *C. oppositifolia* creciendo alejado de rocas. Este arbusto corresponde a una de las réplicas del experimento natural realizado en el sitio a 2600 m s.n.m. 2001-2002.....41

- Figura 18. Vistas panorámicas de los tres sitios dentro del matorral subandino en los cuales se realizaron experimentos naturales durante la temporada de crecimiento 2002-2003: a) sitio cercano a Lagunillas a 2000 m s.n.m., b) sitio cercano a Farellones a 2350 m s.n.m., y c) sitio cercano a Portillo a 2550 m s.n.m.....46
- Figura 19a. *Cosmosatyrus chilensis* (Satyridae) polinizando los floretes de un capítulo floral de un arbusto de *Chuquiraga oppositifolia*.....57
- Figura 19b. *Scaeva melanostoma* (Syrphidae) polinizando los floretes de un capítulo floral de un arbusto de *Chuquiraga oppositifolia*.....57
- Figura 20. Tasa de visita de insectos polinizadores sobre arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* (número promedio de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min) bajo distintos tratamientos de exclusión de depredadores (lagartijas y aves) y de adición de nitrógeno al suelo, considerando a todos los grupos de polinizadores juntos, en un sitio de matorral subandino de la Cordillera de Los Andes a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central. C = Control, -La = Exclusión de reptiles, -Av = Exclusión de aves, -La -Av = Exclusión de ambos depredadores.....60
- Figura 21. Duración de visitas (s) de insectos polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* bajo distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y aves) y de adición de nitrógeno al suelo, considerando a todos los grupos de polinizadores juntos. C = Control, -La = Exclusión de reptiles, -Av = Exclusión de aves, -La -Av = Exclusión de ambos depredadores.....61
- Figura 22. Número de semillas expresado como el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto (a,b), número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto (c,d), y porcentaje de ovarios que produjeron semillas (e,f) en arbustos de *C. oppositifolia* sometidos a distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y/o aves) y de adición de nitrógeno, en el matorral subandino, Cordillera de Los Andes a 2600 m s.n.m., Chile central. C = Control, -La = Exclusión de reptiles, -Av = Exclusión de aves, -La-Av = Exclusión de ambos depredadores.....64
- Figura 23. Calidad de semillas expresada como el peso promedio de semillas / capítulo / arbusto (g), producidas por arbustos de *C. oppositifolia* sometidos a distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y aves) y de adición de nitrógeno, en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m., Chile central. C = Control, -La = Exclusión de reptiles, -Av = Exclusión de aves, -La-Av = Exclusión de ambos depredadores.....65
- Figura 24. Tasa de visita de insectos polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* (número de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min) bajo distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y aves), considerando a

todos los grupos de polinizadores combinados, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp. en un sitio a 2600 m s.n.m., cercano a Valle Nevado. C = Control, -La = Exclusión de reptiles, -Av = Exclusión de aves, -La -Av = Exclusión de ambos depredadores.....69

- Figura 25. Duración de visitas (s) de insectos polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* bajo distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y aves), considerando a todos los grupos de polinizadores combinados, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp. en un sitio a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado. Simbología de tratamientos de acuerdo a Fig. 24.....71
- Figura 26. Número de semillas expresado como a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas, en plantas de *C. oppositifolia* sometidos a distintos tratamientos de exclusión de depredadores, en un sitio a 2600 m s.n.m., Chile central. Simbología de tratamientos de acuerdo a Fig. 24.....75
- Figura 27. Calidad de semillas, expresada como el peso promedio de semillas / capítulo / arbusto (g), producidas por arbustos de *C. oppositifolia* sometidas a distintos tratamientos de exclusión de depredadores, en un sitio a 2600 m s.n.m., Chile central. Simbología de tratamientos de acuerdo a Fig. 24.....76
- Figura 28. Tasa de visita de insectos polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* (número promedio de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min) creciendo al lado de rocas (Con Roca n=20) vs. alejadas de ellas (Sin Roca n=20), considerando a todos los grupos de polinizadores combinados, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp., en un sitio dentro del matorral subandino a 2600 m s.n.m. cercano a Valle Nevado, Chile central.....80
- Figura 29. Duración de visitas (s) de insectos polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (Con Roca n=20) vs. alejadas de ellas (Sin Roca n=20), considerando a todos los grupos de polinizadores combinados, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp.....81
- Figura 30. Número de semillas expresado como a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas en arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (n = 20) vs. alejadas de ellas (n = 20), en un sitio a 2600 m s.n.m. Las rocas al lado de las plantas presentaron lagartijas *L. bellii* residentes que se posaban sobre ellas.....83

- Figura 31. Calidad de semillas producidas expresada como a) el peso promedio + 1 E.E. de aquenios / capítulo / arbusto (g), y b) porcentaje de germinación, en plantas de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (n = 20) vs. alejadas de ellas (n = 20), en un sitio a 2600 m s.n.m. Las rocas al lado de los arbustos presentaron lagartijas *L. bellii* residentes que se posaban sobre ellas.....84
- Figura 32. Número de semillas expresado como: a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas en arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (n = 10) vs. alejadas de ellas (n = 10) en un sitio a 2000 m s.n.m., cercano a Lagunillas, en el matorral subandino, Chile central, durante la temporada 2002-2003. Las rocas al lado de las plantas presentaron lagartijas *Liolaemus* spp. residentes que se posaban sobre ellas.....86
- Figura 33. Calidad de semillas expresada como el peso promedio de aquenios / capítulo / arbusto (g) en arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (n = 10) vs. alejadas de ellas (n = 10) en tres localidades distintas dentro del matorral subandino, Chile central.....87
- Figura 34. Número de semillas expresado como: a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas en arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (n = 10) vs. alejadas de ellas (n = 10) en Farellones, un sitio a 2350 m s.n.m. en el matorral subandino, Chile central durante la temporada 2002-2003. Las rocas al lado de las plantas presentaron lagartijas *Liolaemus nigroviridis* residentes que se posaban sobre ellas.....89
- Figura 35. Número de semillas expresado como: a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas en arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (n = 10) vs. alejadas de ellas (n = 10) en un sitio a 2550 m s.n.m. cercano a Portillo en el matorral subandino, Chile central durante la temporada 2002-2003. Las rocas al lado de las plantas presentaron lagartijas *Liolaemus* spp. residentes que se posaban sobre ellas.....90
- Figura 36. Respuestas de insectos polinizadores al acercarse a arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas en las cuales estaban presentes lagartijas en un sitio a 2600 m s.n.m., Chile central en febrero 2003. Se muestra el número de individuos que, luego de acercarse a las plantas, no se posaron sobre capítulos florales y se alejaron inmediatamente (barras negras) y aquellos que se quedaron polinizando (barras abiertas). Estos resultados corresponden a aquellos de a) observaciones de 10 min en promedio cada uno, sobre 35 arbustos distintos con rocas, y de b) 40 filmaciones, cada una de 30 min sobre arbustos distintos con rocas.....92



- Figura 37. Efectos de la adición de nitrógeno en forma de Urea al suelo alrededor de arbustos de *C. oppositifolia* al inicio de la estación de crecimiento de 2001-2002 (octubre 2001) sobre a) el porcentaje de yemas florales que se desarrollaron en capítulos florales, b) diámetro mayor promedio de los capítulos florales, c) longitud promedio de los capítulos florales, y d) el número promedio de floretes / capítulo en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m. cercano a Valle Nevado, Cordillera de Los Andes, Chile central (2001-2002).....94
- Figura 38. Efectos de la adición de nitrógeno al suelo alrededor de arbustos de *C. oppositifolia* sobre a) la tasa de visita de insectos polinizadores (número de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min) y la b) duración de las visitas (s) sobre los arbustos, en un sitio a 2600 m s.n.m. (2001-2002).....96
- Figura 39. Efectos de la adición de nitrógeno al suelo bajo arbustos de *C. oppositifolia* sobre el número de semillas producidas, expresado como a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas, en un sitio a 2600 m s.n.m.....97
- Figura 40. Efecto de la adición de nitrógeno al suelo bajo arbustos de *C. oppositifolia* sobre la calidad de semillas producidas en el período febrero a abril 2002, expresado como a) peso promedio de aquenios + 1 E.E. por capítulo por arbusto (mg), y b) porcentaje de germinación en un sitio a 2600 m s.n.m.....99
- Figura 41. Efecto de la adición de nitrógeno al suelo alrededor de arbustos de *C. oppositifolia* al inicio de la estación de crecimiento 2001-2002 (octubre 2001) sobre el crecimiento vegetativo de los arbustos, expresado como el peso promedio de las ramas del año / arbusto en la temporada de crecimiento 2002-2003 en un sitio a 2600 m s.n.m.....100
- Figura 42. Número de semillas producidas por arbustos de *C. oppositifolia*, expresado como a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas en plantas de polinizadas manualmente (n = 15) vs. en aquellas polinizadas en forma natural (control) (n = 15), en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m., Cordillera de Los Andes, Chile central. Todas los arbustos estuvieron alejados de rocas.....102

## LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Resultados del análisis de contenido estomacal de 20 individuos de la lagartija *Liolaemus belli* (Tropiduridae) capturados a fines de febrero 2003 en el sitio de estudio a 2600 m.s.n.m. cercano a Valle Nevado, Cordillera de los Andes, Chile central. Los individuos fueron capturados desde rocas aledañas a arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* en flor. N = número de individuos, %N = porcentaje del total de individuos.

## RESUMEN

Por años se ha debatido si cambios poblacionales y en la estructura de las comunidades están controlados mayoritariamente por fuerzas descendentes (ej., depredadores) o por fuerzas ascendentes (ej., disponibilidad de nutrientes). Evidencia a favor de la importancia de fuerzas descendentes la constituyen los numerosos estudios que han reportado la ocurrencia de "cascadas tróficas", las cuales describen los efectos indirectos positivos de carnívoros sobre las plantas a través del control que éstos pueden ejercer sobre los animales herbívoros. Estos efectos consisten en reducciones en el daño foliar, mayor crecimiento y éxito reproductivo, y cambios en la estructura comunitaria de plantas. En cambio, evidencia a favor de la importancia de fuerzas ascendentes surgió al comprobar que cambios en los niveles de producción primaria y/o nutrientes se traducían en modificaciones en los tamaños poblacionales, biomasa, y composición y diversidad de productores primarios, herbívoros, e incluso carnívoros en comunidades biológicas.

En el caso de los potenciales efectos indirectos de carnívoros sobre plantas, evaluaciones y discusiones de la prevalencia e importancia de estos efectos descendentes de depredadores en comunidades terrestres han dejado completamente afuera a un importante, diverso y ampliamente distribuido gremio, viz. los insectos polinizadores, los cuales podrían transmitir efectos descendentes de los carnívoros sobre las plantas. De la misma manera, los depredadores han sido mayoritariamente ignorados en estudios de interacciones entre insectos polinizadores y plantas.

En este sentido, insectos polinizadores también son presa de carnívoros. Sin embargo, los potenciales efectos de carnívoros sobre el desempeño reproductivo de plantas han sido desestimados en la mayoría de los estudios de interacciones polinizador-planta, a pesar de que respuestas conductuales de polinizadores frente a un peligro de depredación podría llevarlos a reducir sus visitas a plantas con depredadores presentes, resultando, en últimos términos, en la producción de un menor número y calidad de semillas. Es decir, carnívoros podrían producir efectos negativos fuertes sobre la adecuación biológica de plantas. Podría esperarse que reducciones en la visita de polinizadores fuesen especialmente críticas en ecosistemas de montaña en donde la entomofilia es importante, la abundancia y actividad de polinizadores es comúnmente baja, la producción de semillas está en ocasiones limitada por la disponibilidad de polen, y la exogamia es el sistema de reproducción dominante entre plantas longevas.

Por otro lado, ha sido ampliamente documentado que la disponibilidad de nutrientes, específicamente el nitrógeno (N), en el suelo limita la productividad de plantas que habitan ecosistemas de montaña, aunque pocos estudios han evaluado sus efectos sobre aspectos reproductivos de las plantas. Además, la mayoría de éstos han considerado a especies herbáceas solamente, y no han investigado los impactos de la adición de nutrientes sobre los patrones de visita de polinizadores, los cuales se esperaría que tuviesen efectos importantes sobre la producción de semillas.

En esta tesis, a través de un experimento factorial de exclusión de depredadores y adición de N, se evaluó la importancia de efectos indirectos descendentes de depredadores de insectos (i.e., reptiles y aves), y ascendentes de nutrientes en el suelo sobre el éxito reproductivo de la especie arbustiva autoincompatible *Chuquiraga*

*oppositifolia* dentro del matorral subandino (2000–2700 m s.n.m.), Cordillera de Los Andes, Chile central, el cual se caracteriza por presentar altas densidades de reptiles, específicamente lagartijas de varias especies del género *Liolaemus* (Tropiduridae) y vegetación arbustiva baja entremezclada con rocas habitadas por lagartijas y visitadas por aves insectívoras, particularmente dormilonas *Muscisaxicola* (Tyrannidae).

La presencia de *Liolaemus* (y no así de *Muscisaxicola*) tuvo fuertes efectos negativos sobre los patrones de visita de los insectos polinizadores y la producción de semillas. Las tasas de visita de los polinizadores más frecuentes, una mariposa Satyridae y una mosca Syrphidae, la duración de las visitas, y la producción de semillas en *C. oppositifolia*, fueron entre 2 y 4 veces mayores cuando las lagartijas fueron excluidas.

Además, en un experimento natural, comparando arbustos creciendo junto a rocas habitadas por lagartijas *Liolaemus* territoriales con aquellos alejados de rocas, la duración de las visitas de las moscas Syrphidae resultó ser 9 veces más cortas, y las tasas de visitas de éstas y de la mariposa Satyridae, y la producción de semillas fueron 2 a 3 veces menores en arbustos junto a rocas ocupadas por *Liolaemus* comparadas con arbustos alejados de rocas. Durante la siguiente temporada de crecimiento, a través de nuevos experimentos naturales realizados en tres sitios distintos y a distintas altitudes, se mostró que los efectos de *Liolaemus* ocurrían en algunos de estos sitios, y a distintas altitudes (Farellones a 2350 m s.n.m.), siendo los efectos marginalmente significativos en un sitio a 2550 m s.n.m. cercano a Portillo.

La producción de semillas, por su lado, no fue afectada por la adición de N al suelo. Un aumento en la fertilidad del suelo no resultó en un aumento en el número o tamaño de capítulos florales, mayor despliegue floral de los arbustos, un incremento en

las visitas de insectos polinizadores, o la producción de un mayor número de semillas. La calidad de las semillas, expresada como biomasa, fue ca. 25-30% menor en arbustos fertilizados, pero el porcentaje de germinación no difirió (55-60%). Además, durante la segunda temporada de crecimiento, la floración fue incluso reducida en arbustos que recibieron N mientras que el crecimiento vegetativo aumentó.

Adicionalmente, a través de un experimento de polinización manual, realizado paralelamente a los otros experimentos, se mostró que la producción de semillas en *C. oppositifolia* estaba fuertemente limitada por la disponibilidad y niveles de traspaso de polen. Esto concuerda con las bajas tasas de visita de los polinizadores encontradas en este estudio, y reportadas para ecosistemas de alta montaña en general.

En conclusión, los resultados de esta tesis sugieren que, al menos en el corto o mediano plazo, los depredadores, específicamente lagartijas del género *Liolaemus*, ejercerían efectos de mayor magnitud sobre la producción de semillas en el arbusto *C. oppositifolia* que la disponibilidad de N en el suelo. Factores bióticos como depredadores e insectos polinizadores serían más importantes en el control de la producción de semillas que factores abióticos como la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Sin embargo, tanto factores bióticos (ej., granivoría) como abióticos (ej., humedad del suelo) podrían conjuntamente afectar el proceso de reclutamiento de esta especie alto-andina.

## ABSTRACT

An ongoing debate in Ecology is whether populations and the structure of communities are primarily controlled by top-down (e.g., predators) or bottom-up (e.g., nutrients) forces. Numerous experimental studies reporting the occurrence of trophic cascades, which describe the indirect effects of carnivores on plants through herbivore control, have provided strong evidence in favour of the importance of top-down forces. Carnivore effects on plants include reduced leaf damage, enhanced plant growth or reproduction, and shifts in plant community structure. On the other hand, evidence favouring the importance of bottom-up forces are the numerous studies showing that shifts in primary production or nutrient levels could bring about changes in population size, biomass, and species composition and diversity of communities.

In the case of the potential indirect effects of carnivores on plants, evaluations and discussions of the prevalence and importance of top-down effects of predators in terrestrial communities have not considered an important, diverse and widely distributed guild, viz., insect pollinators, which could transmit top-down effects of carnivores to plants. Likewise, predators been largely overlooked in research on plant-pollinator interactions.

Apart from herbivores, insect pollinators are also known to fall prey to carnivores. However, studies on plant-pollinator interactions have mostly neglected the potential effects of predators of pollinators on plant seed output, even though anti-predatory

behaviour of pollinators may affect visitation patterns, pollen transfer, and ultimately plant reproductive output (number and quality of seeds). Predator-mediated reductions in pollinator visits could be expected to be specially critical in alpine environments where entomophily is common, pollinator abundance and activity levels are often low, seed set is sometimes pollen-limited, and outbreeding is the dominant breeding system among long-lived species.

On the other hand, in cold alpine ecosystems, soil nutrient availability (particularly nitrogen) has long been known to limit plant productivity, although few studies have evaluated their effects on aspects of plant reproduction. Further, most of the few nutrient addition studies concerning reproduction in the alpine have considered herbaceous species only, and have not investigated the impact of nutrient enhancement on pollinator visitation patterns, which would be expected to impinge on seed output.

Here, through a factorial predator exclusion and nitrogen (N) addition experiment, I evaluated the importance of indirect top-down insectivorous vertebrate predator (i.e., reptile and bird) and of bottom-up (i.e., nutrient) effects, on the reproductive output in the insect-pollinated, self-incompatible shrub species *Chuquiraga oppositifolia* in the lower alpine belt (2000 – 2700 m a.s.l.) in the central Chilean Andes. This alpine belt possesses a high density of a number of species of lizards in the genus *Liolaemus* (Tropiduridae), and is characterized by low shrubs interspersed among rocks that are inhabited by territorial lizards and commonly used by *Muscisaxicola* (Tyrannidae) flycatchers as perching sites.

Visitation rates of the most frequent pollinators, a satyrid butterfly and a syrphid fly, the duration of pollinator visits, and *C. oppositifolia* seed output, were 2-4 times



greater when reptiles (*Liolaemus* lizards) were excluded, while insectivorous birds (*Muscisaxicola* flycatchers) had no effect. In a natural experiment in which shrubs growing adjacent to lizard-occupied rocks were compared to shrubs distant from rocks, visits by syrphids were 9 times shorter, and pollination visitation rates of satyrid butterflies and syrphid flies, and *C. oppositifolia* seed output were 2-3 times lower on shrubs growing adjacent to lizard-occupied rocks compared to those distant from rocks. During the following growing season, the generality of the lizard effects were tested at three different sites located at three different altitudes, again using natural experiments. The results showed that the lizard effects also occurred at other localities and altitudes (Farellones at 2350 m a.s.l), and were marginally significant at a site at 2550 m a.s.l. near Portillo.

Seed production, however, was unaffected by the addition of N to the soil. Nitrogen addition did not enhance the number or size of capitula, floral display, insect pollinator visitation, or seed number per capitulum. Seed quality expressed as biomass was ca. 25-30% lower in N addition shrubs, but percentage germination did not differ (55-60%). In the second growing season following N addition, only 33% of N addition shrubs flowered compared to 71% of control (untreated) shrubs. Further, vegetative growth was enhanced in shrubs which had received N during the previous growing season. Thus, at least in the short term (two growing seasons), no evidence that seed output in *C. oppositifolia* is positively affected by soil N availability was detected in this study.

In addition, a supplemental hand pollination experiment conducted concurrently with the above two experiments showed that seed output in *C. oppositifolia* was strongly

pollen-limited. This result is consistent with the low rates of insect pollinator visitation found in this study, and reported for many alpine ecosystems in general.

In conclusion, the results of this dissertation strongly suggest that, at least in the short term, predators, specifically *Liolaemus* lizards, seem to be much more important in the control of seed production in the shrub *C. oppositifolia* compared to soil N availability. Finally, biotic factors such as predators and insect pollinators seem to be more important in controlling seed output in alpine *C. oppositifolia* than abiotic factors such as soil N availability. However, both biotic (e.g., granivory) and abiotic factors (e.g., soil moisture content) could negatively affect the recruitment process in this high-andean shrub species.

## INTRODUCCIÓN

Las poblaciones y comunidades biológicas son afectadas por numerosos factores bióticos y abióticos. Los depredadores, competidores, mutualistas, y recursos como el agua y los nutrientes son algunas de las numerosas potenciales fuerzas que pueden afectar poblaciones y comunidades. Entre los mayores desafíos de la Ecología como ciencia, es llegar a poder determinar la importancia relativa de estas fuerzas, entender las interacciones entre ellas, y así intentar explicar los patrones de distribución, abundancia, y diversidad de animales y plantas que observamos en la naturaleza (Diamond & Case 1986, Hunter & Price 1992, Ricklefs & Schluter 1993, Polis 1994, 1999, Hairston & Hairston 1997, Oksanen & Oksanen 2000).

Con esta finalidad, desde que Hairston et al. (1960) propusieron su clásica “Hipótesis del mundo verde” o HSS, se ha debatido si las poblaciones y la estructura de las comunidades están controladas mayoritariamente desde arriba por fuerzas descendentes o “top-down” como lo constituyen los depredadores y herbívoros, o desde abajo por fuerzas ascendentes o “bottom-up” como son la disponibilidad de recursos (ej., nutrientes, producción primaria) (ej., Slobodkin et al. 1967, Fretwell 1977, White 1978, Oksanen et al. 1981, Hunter & Price 1992, Strong 1992, Polis 1994, 1999, Polis & Strong 1996, Polis & Winemiller 1996, Schmitz et al. 2000 y Halaj & Wise 2001).

Evidencia a favor de la importancia de fuerzas descendentes es la existencia de las denominadas “cascadas tróficas”, las cuales describen los efectos indirectos (*sensu* Wootton 1994a, ver también revisión en Abrams et al. 1996) positivos de carnívoros

sobre las plantas a través del control que éstos pueden ejercer sobre los animales herbívoros, habiéndose demostrado experimentalmente tales efectos en numerosos sistemas terrestres, marinos, y acuáticos (ej., Estes et al. 1978, Power 1990, Spiller & Schoener 1990, Marquis & Whelan 1994, Carter & Rypstra 1995, McIntosh & Townsend 1996, Letourneau & Dyer 1998, ver revisiones en Schmitz et al. 2000 y Halaj & Wise 2001, pero ver Polis et al. 1999, 2000).

En cambio, evidencia a favor de la importancia de fuerzas ascendentes surgió al verse que cambios en los niveles de producción primaria y/o nutrientes se traducían en modificaciones en los tamaños poblacionales, biomasa, composición, diversidad, y estructura de gremios de los consumidores herbívoros y carnívoros (ej., White 1978, Bosman et al. 1987, Gutiérrez et al. 1993, Bustamante et al. 1995, Jaksic et al. 1996, 1997, Meserve et al. 1996, Menge et al. 1997, Polis et al. 1997, Chen & Wise 1999, Moon & Stiling 2002).

Sin embargo, como es el caso de la mayoría de las dicotomías, se ha reconocido que ambas fuerzas (descendentes y ascendentes) pueden ser importantes en poblaciones y en la estructuración de las comunidades (ver Hunter & Price 1992, Menge 1992, Stiling & Rozzi 1997, Dyer & Letourneau 1999, Dawes-Gromadzki 2002) por lo que la discusión se ha centrado en los últimos 10 años en determinar, por un lado, si existe interacción entre estas fuerzas, y por otro, entender bajo qué condiciones una de ellas es más importante que la otra (ej., Power 1992, Rosemond et al. 1993, Polis & Winemiller 1996, Wootton et al. 1996, Hunter et al. 1997; Meserve et al. 1999). Diversos trabajos experimentales han encontrado interacciones entre fuerzas descendentes y ascendentes

(ej., Rosemond et al. 1993, Hunter et al. 1997, Menge et al. 1997, Stiling & Rossi 1997, Letourneau & Dyer 1998, Dawes-Gromadzki 2002).

### **1. Cascadas tróficas en ambientes terrestres y sus efectos sobre las plantas**

Numerosos estudios ecológicos realizados en diversos tipos de ecosistemas han demostrado experimentalmente que animales carnívoros, al controlar las poblaciones de herbívoros, pueden ejercer efectos positivos indirectos descendentes sobre las plantas, resultando en reducciones en el daño foliar, mayor crecimiento, cambios en la diversidad, composición, y abundancia de plantas, e incluso en una mayor producción de semillas (ej., Vasconcelos 1991, Marquis & Whelan 1994, Moran et al. 1996, Chase 1998, Letourneau 1998, Dyer & Letourneau 1999, Schmitz et al. 2000, Dawes-Gromadzki 2002). Los carnívoros pueden tener efectos positivos sobre las plantas a través del consumo de herbívoros, resultando en reducciones en sus densidades poblacionales – i.e., efectos letales o mediados por densidad (ej., Atlegrim 1989, Spiller & Schoener 1990, Carter & Rypstra 1995, Dial & Roughgarden 1995, Moran et al. 1996, Sipura 1999). Adicionalmente, los carnívoros también pueden producir efectos positivos sobre las plantas al provocar cambios conductuales en los herbívoros generado por el riesgo de depredación de la mera presencia de estos carnívoros (ej., cambios en la elección de parches y/o dieta), i.e., efectos no letales o mediados por conducta (ej., Messina 1981, Horvitz & Schemske 1984, Beckerman et al. 1997, Letourneau 1998, Lima 1998, de la Fuente & Marquis 1999, Schmitz & Suttle 2001, ver revisión de ambos tipos de efectos indirectos en Abrams et al. 1996).

A pesar del gran número de estudios que han demostrado efectos en cascada de carnívoros sobre las plantas, la mayoría de ellos solamente han evaluado los efectos sobre el grado de daño foliar y/o crecimiento, el cual tiende a aumentar al eliminar, ya sea experimentalmente o por impacto humano (caza), a los carnívoros debido a la liberación del control sobre las poblaciones de herbívoros (ej., Atlegrim 1989, Marquis & Whelan 1994, Dial & Roughgarden 1995, Chase 1998, Dyer & Letourneau 1999, ver revisión de Halaj & Wise 2001). En contraste, son pocos los estudios que han evaluado posibles efectos indirectos en cascada sobre el éxito reproductivo de plantas, estimado como la producción de frutos y/o semillas (ej., Stephenson 1982, Horvitz & Schemske 1984, Vasconcelos 1991, Letourneau 1998). Un aumento en la producción de semillas en presencia de carnívoros ha sido atribuido a una reducción en los niveles de daño foliar por parte de herbívoros vertebrados e invertebrados, resultando en mayores niveles de recursos disponibles para la asignación hacia el crecimiento y reproducción de las plantas (Hendrix 1988).

## **2. Efectos descendentes de carnívoros a través de la alteración de interacciones entre polinizadores y plantas**

Se ha documentado que insectos polinizadores, al igual que animales herbívoros, caen presa de carnívoros tales como invertebrados depredadores (ej., Louda 1982, Kevan & Baker 1983, Morse 1986, Caron 1990, Greco & Kevan 1995, Craig et al. 2001, Dukas 2001a,b, Dukas & Morse 2003), y aves, particularmente miembros de la Familia Tyrannidae (Ambrose 1990). Otro grupo de voraces depredadores de insectos son los reptiles, particularmente las lagartijas (ej., Spiller & Schoener 1990, Dial &

Roughgarden 1995, Chase 1998). Sin embargo, investigaciones de interacciones entre polinizadores y plantas han sido llevadas a cabo casi exclusivamente dentro del marco de dos niveles tróficos (pero ver Louda 1982, Willmer & Stone 1997, Altshuler 1999), a pesar de los potenciales efectos negativos que carnívoros podrían generar sobre el desempeño reproductivo de plantas (pero ver Dukas 2001a,b, Dukas & Morse 2003, Suttle 2003). Algunos autores han argumentado que la tasa de depredación de polinizadores es demasiado baja como para afectar la conducta y frecuencia de visita de polinizadores a las plantas (ej., Miller & Gass 1985, Morse 1986, Schmalhofer 2001).

Aun cuando los niveles de depredación son bajos, se ha visto que insectos y vertebrados alteran sus patrones de actividad diaria, selección de dieta o hábitat en respuesta al riesgo de depredación, todos los cuales pueden afectar su adecuación biológica e historia de vida, e interacciones interspecíficas (ej., Nonacs & Dill 1990, Scrimgeour & Culp 1994, McIntosh & Townsend 1996, Beckerman et al. 1997, Lima 1998, Schmitz & Suttle 2001). En el caso de los polinizadores, podría argumentarse que los bajos niveles de captura o depredación reportados podrían ser resultado de modificaciones conductuales, evitando sitios o plantas en los cuales depredadores estuviesen presentes. Respuestas conductuales *per se* por parte de insectos polinizadores frente al peligro de depredación podría llevarlos a evitar plantas que están creciendo en hábitats ocupados por depredadores, resultando en una reducción en el número y duración de las visitas a flores de estas plantas. Dukas (2001) demostró experimentalmente que abejas, al percibir peligro, preferían flores “seguras” por sobre otras en las cuales había una abeja muerta o una araña, o evitaban visitar por segunda vez un sitio del cual habían escapado de un intento de depredación simulado. Otros

investigadores también han indicado que las abejas tratan de evitar el peligro (ej., Gould 1986, Craig 1994), habiéndose demostrado que son capaces de reconocer y pasar por el lado de telas de araña colocadas por delante de alimento (Craig 1994). Además, recientemente Dukas & Morse (2003), al manipular experimentalmente la densidad de arañas sobre plantas, encontraron que parches de plantas con arañas fueron visitados por abejorros en menor frecuencia que plantas libres de arañas. Estos autores concluyeron que respuestas conductuales al riesgo de depredación podrían afectar interacciones entre polinizadores y plantas.

Como consecuencia, carnívoros podrían producir efectos indirectos (*sensu* Wootton 1994a) de largo alcance sobre la adecuación biológica de plantas a través del menor número y duración de visitas de insectos a plantas. Esto podría conllevar reducciones en el traspaso de polen, resultando potencialmente en una menor producción de semillas. Numerosos estudios han demostrado reducciones en la producción de semillas como resultado de menores tasas de visita de polinizadores (ej., Galen 1985, Schemske & Horvitz 1989, Johnson et al. 1995, Traveset & Saez 1997, Bosch & Waser 2001, Brown et al. 2002). Por lo tanto, la presencia de carnívoros podría no sólo tener efectos positivos sobre la reproducción de plantas a través del control de herbívoros, sino también, podría tener efectos negativos descendentes sobre el éxito reproductivo de plantas al provocar reducciones en la visita de polinizadores (Suttle 2003).

Podría esperarse que reducciones en la visita de insectos polinizadores fuesen especialmente críticas en ecosistemas alpinos o de montaña en donde la entomofilia es importante (ej., Arroyo et al. 1982, Körner 1999), la abundancia y niveles de actividad de insectos polinizadores es comúnmente baja (ej., Arroyo et al. 1985, Totland 1993,



Bingham & Orthner 1998), la producción de semillas está en ocasiones limitada por la disponibilidad de polen (ej., Galen 1985, Totland 2001, Totland & Sottocornola 2001, Kudo & Suzuki 2002), particularmente entre plantas autoincompatibles, y la exogamia es el sistema de reproducción dominante entre especies longevas (Arroyo & Squeo 1990, Gugerli 1998, Körner 1999).

### **3. Importancia de efectos ascendentes de los niveles de nutrientes en el suelo sobre el éxito reproductivo de plantas en sistemas alpinos**

Plantas que habitan ecosistemas fríos alpinos (o de montaña) y árticos se ven enfrentadas a los desafíos de una estación de crecimiento de corta duración, bajas temperaturas, y suelos infértiles (Billings & Mooney 1968, Chapin & Shaver 1985, Körner 1999). Es de amplio conocimiento que la disponibilidad de nutrientes en el suelo limita la productividad de plantas en ecosistemas alpinos (ej., Atkin & Collier 1992, Bowman et al. 1993, Wyka & Galen 2000, Seastedt & Vaccaro 2001, Gerdol et al. 2002) y árticos (ej., Jonasson 1992, Parsons et al. 1994, Havström et al. 1993, Press et al. 1998). Numerosos estudios de fertilización llevados a cabo en ecosistemas fríos en el hemisferio norte, han reportado que la adición de nutrientes puede resultar en un incremento en el crecimiento de las plantas (ej., Jonasson 1992, Bowman et al. 1993, 1995, Havström et al. 1993, Parsons et al. 1994, Theodose & Bowman 1997, Wyka & Galen 2000). Cambios en la composición, riqueza de especies, y abundancia relativa de plantas (Theodose & Bowman 1997, Press et al. 1998, Bowman & Bilbrought 2001, Nilsson et al. 2002), también han sido reportados.

El nitrógeno (N) constituye el nutriente más limitante en ambientes fríos (Holzmann & Haselwandter 1988, Körner 1999). Esto se debería a que, mientras la disponibilidad de todos los demás nutrientes en el suelo depende de la intemperización del sustrato, la disponibilidad del N depende principalmente de la actividad biológica, tanto a través de la fijación del N como también de su reciclaje en el suelo (Waring & Schlesinger 1985). En consecuencia, las bajas temperaturas del suelo en estos ambientes, y por ende la menor actividad biológica, han sido sugeridas como una restricción de gran importancia para el aporte de N a las plantas en estos ecosistemas (Körner 1999).

En contraste al gran número de estudios que han evaluado los efectos de la disponibilidad de nutrientes en el suelo sobre el crecimiento vegetal y la estructura comunitaria en ecosistemas fríos, sorprendentemente pocos han evaluado sus efectos sobre parámetros reproductivos. En plantas herbáceas de ecosistemas alpinos, la adición de nutrientes puede resultar en un aumento en el número de flores producidas y prolongación del período de floración (Campbell & Halama 1993, Nagy & Proctor 1997, Wyka & Galen 2000, Heer & Körner 2002), y en un mayor número de frutos y semillas (Campbell & Halama 1993, pero ver Gerdol et al. 2000). Sin embargo, la producción de frutos y semillas también podría verse aumentada a través de un mecanismo directo e indirecto. Cualquier incremento en el tamaño y número de flores que resultase de una mayor disponibilidad de nutrientes como ha sido demostrado por Campbell & Halama (1993), Parsons et al. (1995), Nagy & Proctor (1997), y Wyka & Galen (2000), podría resultar en un mayor despliegue floral, el cual a su vez contribuiría hacia un aumento en la atracción de estas plantas para insectos polinizadores, incrementando las tasas de polinización, resultando por último indirectamente en una mayor producción de frutos y

semillas. Estos cambios serían bastante relevantes para el éxito reproductivo de plantas dado que ha sido ampliamente documentado que en general, los polinizadores responden de manera importante a variaciones en la morfología y otros atributos de las flores en términos de sus tasas de visita sobre ellas (ej., Galen 1985, Stanton & Preston 1988, Schemske & Horvitz 1988, Johnston 1991, Johnson et al. 1995, Strauss et al. 1996, Totland 2001). Por ejemplo, L h tila & Strauss (1997) encontraron que la tasa de visita de himen pteros result  ser mayor en plantas con una mayor cantidad de flores y producci n de polen y n ctar.

Mientras que los efectos de la disponibilidad de nutrientes en el suelo sobre el crecimiento vegetativo y floraci n han sido investigados en especies alpinas, el impacto de un enriquecimiento del suelo con nutrientes sobre los patrones de visita de polinizadores se mantiene pr cticamente desconocido. Solamente Campbell & Halama (1993), trabajando con la hierba perenne *Oxytropis sericea*, evaluaron si los nutrientes en el suelo afectaban la producci n de semillas al incrementar el tama o de las flores. En este estudio, los patrones de visita de polinizadores a las flores de plantas que hab an recibido nutrientes no fueron cuantificados; no encontr ndose adem s, efectos sobre el tama o de las corolas. Sin embargo, un aumento en el n mero de flores producidas *per se* tuvo efectos importantes sobre la producci n total de semillas.

Por otro lado, los pocos estudios en ecosistemas alpinos para evaluar los efectos de la adici n de nutrientes al suelo sobre aspectos reproductivos de las plantas han considerado especies herb ceas (pero ver Wookey et al. 1993, Parsons et al. 1994 en el  rtico). Los ecosistemas de alta monta a se caracterizan por presentar una amplia variedad de formas de vida vegetales, entre las cuales arbustos achaparrados son

usualmente importantes y dominantes en los niveles altitudinales más bajos por sobre el límite arbóreo (Körner 1999). Las especies alpinas leñosas tienden a crecer más lento que especies herbáceas y comúnmente poseen yemas preformadas (Körner 1999). Por ende, es probable que sus respuestas a la adición de nutrientes serán distintas a las de especies herbáceas, tanto al nivel vegetativo como reproductivo. En consecuencia, un panorama más completo de los efectos de nutrientes sobre la reproducción de plantas en ecosistemas alpinos, claramente, requiere aumentar el nivel de conocimiento para formas de vidas como arbustos e incorporar estudios acerca de los efectos sobre los patrones de visita de polinizadores.

Dado estos antecedentes, también es posible plantear que el éxito reproductivo de plantas en sistemas alpinos podría ser controlado también por fuerzas ascendentes, como lo son los niveles de recursos o nutrientes en el suelo.

#### **4. Planteamiento de la pregunta general de la tesis**

El matorral subandino de la Cordillera de Los Andes, Chile central, correspondiente al primer cinturón vegetacional por sobre el límite arbóreo, se extiende altitudinalmente entre los 2000 y 2700 m s.n.m. (Arroyo et al. 1981, 1982, Cavieres et al. 2000). Este ecosistema alpino se caracteriza por la dominancia de arbustos de baja altura (<45cm), entre los cuales pueden destacarse *Chuquiraga oppositifolia* D. Don (Asteraceae), *Anarthrophyllum cumingii* (Hook. & Arn.) F. Phil. (Papilionaceae), y *Berberis empetrifolia* Lam. (Berberidaceae), con una cobertura importante de rocas de diversos tamaños entremezclada con los arbustos. Un componente conspicuo del matorral subandino es la presencia de una alta densidad de reptiles, específicamente lagartijas

territoriales del género *Liolaemus*, las cuales son comúnmente observables posando sobre las rocas. Ellas utilizan estas rocas como sitios de termorregulación y alimentación, y como refugios. Aves insectívoras de tamaño mediano (ca. 16 cm), específicamente dormilonas o papamoscas del género *Muscisaxicola* spp. (Tyrannidae), también son comunes en este ecosistema, las cuales usualmente se posan sobre las rocas.

Se ha documentado que gran parte de la flora (> 80% de las especies), en un amplio rango latitudinal de la Cordillera de Los Andes de Chile central, es polinizada por insectos (Arroyo et al. 1982, 1985). Arroyo et al. (1982) reportan la identidad de especies de polinizadores de 137 especies de plantas entre los 2200 y 3600 m s.n.m. en Chile central. Se encontró que los himenópteros son importantes polinizadores del 50% de las plantas estudiadas, seguido por los dípteros (46%) y lepidópteros (24%); siendo solamente el 17% de la flora anemófila.

Particularmente, en el matorral subandino, un 67% de las especies polinizadas en forma biótica dependen de himenópteros, mientras que lepidópteros visitan solamente el 18% de las plantas, siendo los dípteros medianamente importantes al visitar un 38% de la flora (Arroyo et al. 1982). Al hecho de que la mayoría de las especies de plantas presentes en la zona subandina dependa de la visita por insectos (especialmente himenópteros y dípteros) para su reproducción, se puede agregar que varias de ellas son además autoincompatibles, por lo que requieren traspaso de polen entre flores de distintos individuos para producir semillas (Rozzi 1990; Arroyo & Uslar 1993; Marco & Arroyo 1998).

Dentro del matorral subandino, la especie arbustiva achaparrada *Chuquiraga oppositifolia* (Asteraceae) domina el paisaje en numerosos sitios en este cinturón

altitudinal en Chile central (Cavieres et al. 2000) (Fig. 1). Es una especie polinizada por insectos (Arroyo et al. 1982, 1985), autoincompatible (Rozzi 1990), y que crece comúnmente junto a rocas, la mayoría de las cuales son habitadas por lagartijas (Fig. 2).

En esta tesis se utilizó a esta especie como modelo de estudio para poner a prueba la hipótesis de que la presencia de reptiles (específicamente lagartijas) y aves producen efectos descendentes negativos importantes sobre los patrones de visita de polinizadores y producción de semillas en arbustos creciendo junto a rocas. Paralelamente, dado que el matorral subandino es un ecosistema alpino (con bajas temperaturas), se evaluó también si la producción de semillas pudiese estar siendo afectada por la disponibilidad de nitrógeno en el suelo de manera ascendente. Por lo tanto, la pregunta general de la tesis fue la siguiente:

¿Cuál es la importancia relativa de efectos indirectos descendentes de depredadores (i.e., reptiles y aves), y ascendentes de nutrientes en el suelo sobre el éxito reproductivo del arbusto *Chuquiraga oppositifolia* en el matorral subandino (2000 – 2700 m s.n.m.) de Chile central ? (Fig. 3).



**Figura 1.** Arbusto de *Chuquiraga oppositifolia* (Asteraceae) en flor durante febrero. En el sitio de estudio, estos arbustos achaparrados generalmente no sobrepasan los 45 cm de altura.



**Figura 2.** Arbusto de *Chuquiraga oppositifolia* (Asteraceae) creciendo junto a una roca habitada por una lagartija, la cual está tomando sol y a la espera de potenciales insectos presa que podrían acercarse al arbusto. Foto tomada a 2600 m. s. n. m., dentro del matorral subandino, Cordillera de Los Andes, Chile central.

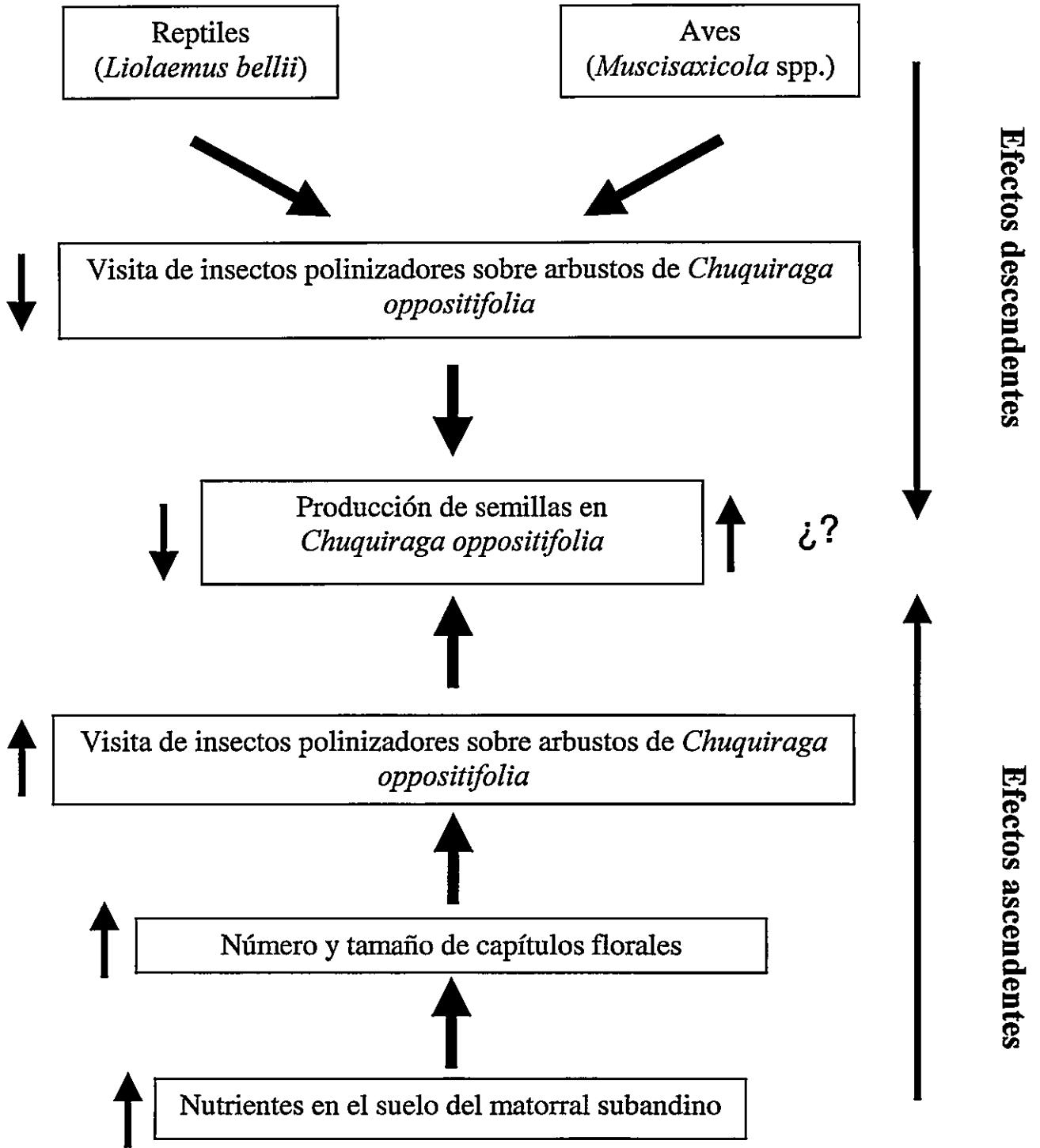


Figura 3. Vías de interacción a través de las cuales depredadores vertebrados (reptiles y aves) y nutrientes en el suelo (efectos descendentes y ascendentes, respectivamente) podrían ejercer efectos sobre el número de semillas producidas por el arbusto *Chuquiraga oppositifolia* en el matorral subandino, Cordillera de Los Andes, Chile central.



Esta pregunta fue abordada a través de un experimento manipulativo de exclusión de depredadores y adición de nitrógeno (N) en el cual se cuantificaron y compararon los patrones de visitas de polinizadores y producción de semillas sobre arbustos de *C. oppositifolia* sometidos a distintos tratamientos de exclusión de depredadores y/o adición de N al suelo. Además, se cuantificó y comparó el número y tamaño de capítulos florales producidos en arbustos que recibieron N al inicio de la estación de crecimiento con aquel producido en arbustos control. Paralelamente, a través de experimentos naturales, se comparó la visita de polinizadores y producción de semillas sobre arbustos creciendo junto a rocas habitadas por lagartijas *Liolaemus* con aquel de arbustos alejados de rocas.

Finalmente, dado la baja abundancia y niveles de actividad de insectos polinizadores en sistemas de montaña (ej., Arroyo et al. 1985, McCall & Primack 1992, Kudo 1993, Bingham & Orthner 1998), incluyendo el matorral subandino de Chile central, podría esperarse que la producción de semillas en *C. oppositifolia*, que depende de la visita de insectos polinizadores y que además es autoincompatible (Rozzi 1990), fuese limitada por reducidos niveles de traspaso y disponibilidad de polen como ha sido documentado en otros ecosistemas de montaña (ej., Galen 1985, Campbell & Halama 1993, Totland 2001, Totland & Sottocornola 2001, Kudo & Suzuki 2002). Para evaluar esta hipótesis, se llevó a cabo un experimento de polinización manual en arbustos de *C. oppositifolia*, donde se cuantificó y comparó la producción de semillas (número y calidad) en arbustos polinizados manualmente vs. aquellos polinizados en forma natural.

## OBJETIVO GENERAL

Evaluar experimentalmente la importancia de efectos indirectos descendentes de depredadores vertebrados (i.e., reptiles y aves), y ascendentes de nutrientes en el suelo sobre el éxito reproductivo del arbusto *Chuquiraga oppositifolia* en el matorral subandino (2000 – 2700 m s.n.m.) de Chile central, a través de un experimento manipulativo de exclusión de depredadores y adición de nitrógeno, y de experimentos naturales, comparándose el éxito reproductivo de arbustos creciendo junto a rocas habitadas por lagartijas *Liolaemus* con aquel de arbustos creciendo alejados de rocas.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Cuantificar y comparar la identidad, tasas y duración de visitas de polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* sometidos a los distintos tratamientos de exclusión de depredadores y/o adición de nitrógeno (N) al suelo, durante una estación de crecimiento (2001-2002) a 2600 m.s.n.m, sector de Valle Nevado.
2. Determinar y comparar el número de semillas producidas por arbustos de *C. oppositifolia* sometidos a los distintos tratamientos.
3. Evaluar y comparar la calidad de semillas (masa y porcentaje de germinación) producidas por arbustos que recibieron N al inicio de la estación de crecimiento (octubre 2001) vs. aquella producida por arbustos control.
4. A través de un experimento natural, cuantificar y comparar i.- la identidad, tasas y duración de visitas de polinizadores, y ii.- la producción de semillas (número y calidad) sobre arbustos de *C. oppositifolia* creciendo junto a rocas habitadas por

lagartijas (*Liolaemus bellii*), con aquellas sobre arbustos creciendo alejados de rocas durante la estación de crecimiento 2001-2002 en un sitio a 2600 m s.n.m. cercano a Valle Nevado.

5. A través de tres experimentos naturales adicionales en otras tres localidades a distintas altitudes en el matorral subandino, Chile central en una segunda temporada de crecimiento (2002-2003), cuantificar y comparar el número y calidad de semillas producidas por arbustos junto a rocas habitadas por lagartijas (*Liolaemus* spp.) con aquella de arbustos alejados de ellas, con el propósito de evaluar la generalidad de los efectos detectados de lagartijas sobre la cantidad de semillas producidas.
6. Cuantificar y comparar el número y tamaño de capítulos florales producidos durante la primera estación de crecimiento (2001-2002) en arbustos que recibieron N al inicio de la estación con aquel obtenido en arbustos control, y evaluar los efectos de la adición de N en una segunda estación de crecimiento (2002-2003) sobre el porcentaje de arbustos que florecen y su crecimiento vegetativo.
7. A través de observaciones y filmaciones, cuantificar las reacciones de los principales insectos polinizadores al acercarse a arbustos de *C. oppositifolia* creciendo junto a rocas sobre las cuales estaba presente un individuo de *Liolaemus bellii*.
8. Comparar la producción de semillas (número y calidad) en arbustos polinizados manualmente vs. aquellos polinizados en forma natural con el fin de evaluar si la producción de semillas en *C. oppositifolia* pudiese estar siendo limitada por una escasez y/o baja actividad de polinizadores, y bajas tasas de traspaso de polen.

## HIPÓTESIS

### Hipótesis 1

Si la presencia de depredadores vertebrados insectívoros (reptiles y/o aves) ejerce efectos negativos sobre los patrones de visita de insectos polinizadores, incluyendo menores tasas y duración de las visitas sobre arbustos de *C. oppositifolia*, entonces, dado que esta especie depende de la visita de polinizadores y además es autoincompatible, se esperaría que estos depredadores ejerciesen también efectos negativos indirectos descendentes sobre la producción de semillas en este arbusto (Fig. 3).

### Predicciones derivadas de la hipótesis 1

En ausencia de reptiles y/o aves insectívoras se esperarían:

- 1.1. mayores tasas y duración de visitas sobre estos arbustos de *C. oppositifolia* en comparación a aquellos en sitios en los cuales estos depredadores estén presentes.
- 1.2. una mayor producción de semillas por parte de estos arbustos en comparación a aquella de arbustos en sitios en los cuales estos depredadores estén presentes.

## Hipótesis 2

Si los niveles de nutrientes en los suelos del matorral subandino fuesen limitantes, entonces se esperaría que la adición de nutrientes al suelo debiese producir efectos ascendentes, resultando en: 1) un aumento en el número y tamaño de los capítulos florales producidos por arbustos de *C. oppositifolia*, lo que incrementaría la atracción de éstos para los insectos polinizadores, produciendo aumentos en las tasas y duración de las visitas de polinizadores sobre los arbustos, resultando en últimos términos en una mayor producción de semillas (Fig. 3), o 2) en un incremento directo en el número de semillas producidas por esta especie dado los mayores niveles de recursos disponibles.

### Predicciones derivadas de la hipótesis 2

Se esperaría que arbustos creciendo sobre suelos ricos en nutrientes, en comparación con aquellos presentes sobre suelos pobres:

- 2.1. produjeran un mayor número y tamaño de capítulos florales
- 2.2. produjeran un mayor número de floretes / capítulo floral
- 2.3. recibieran una mayor tasa de visita de polinizadores y de mayor duración
- 2.4. produjesen una mayor cantidad de semillas

### **Hipótesis 3**

Dado la baja abundancia y niveles de actividad de insectos polinizadores en sistemas de montaña, entonces se esperaría que la producción de semillas en la especie *C. oppositifolia*, que depende de la visita de insectos polinizadores y que además es autoincompatible, estuviese siendo limitada por bajos niveles de traspaso y disponibilidad de polen.

#### **Predicciones derivadas de la hipótesis 3**

Se esperaría que la polinización manual de arbustos de *C. oppositifolia*:

- 3.1. resultase en una producción significativamente mayor de semillas en estos arbustos comparado con aquellos polinizados en forma natural (controles).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### 1.- Sitio de estudio

El sitio principal del estudio fue de ca. 18 ha, a una altitud de 2600 m s.n.m, dentro del cinturón vegetal denominado matorral subandino, en el sector de Valle Nevado (33° 21'S, 70° 16'W), Cordillera de Los Andes, Chile central, a una distancia de ca. 50 km al este de la ciudad de Santiago (Fig. 4). El clima del sector es del tipo mediterráneo, con una precipitación media anual a 2400 m s.n.m. de 431 mm, la que cae principalmente en forma de nieve en los meses de invierno entre junio y agosto, aunque puede nevar tan tempranamente como abril y tardíamente como octubre. La estación de crecimiento con ausencia de nieve abarca entre 5 y 8 meses a esta altitud y comúnmente se extiende entre mediados de octubre y mediados de mayo (Arroyo et al. 1981). El sitio principal del estudio corresponde a una ladera de exposición sur, en la ladera sur del Cerro Colorado y posee pendientes suaves menores a 15°. La cobertura de vegetación es de ca. 50%, la cual está dominada por arbustos de baja altura (<45cm), entre los cuales se destacan *Chuquiraga oppositifolia* D. Don (Asteraceae), *Anarthrophyllum cumingii* (Hook. & Arn.) F. Phil. (Papilionaceae), y *Berberis empetrifolia* Lam. (Berberidaceae), y subarbustos como *Mutisia sinuata* Cav. (Asteraceae). Rocas de diversos tamaños (0,001 – 2,5 m<sup>3</sup>), con una cobertura estimada del 15%, se encuentran entremezcladas con los arbustos (Fig. 5). Plantas herbáceas, tales como *Acaena pinnatifida* Ruiz & Pav. (Rosaceae), *Phacelia secunda* J.F. Gmel (Hydrophyllaceae), *Stachys philippiana* Valke.



**Figura 4.** Vista panorámica del sitio principal del estudio a 2600 m s.n.m., cercano al Complejo de ski de Valle Nevado, dentro del matorral subandino, Cordillera de Los Andes, Chile central, en el cual se realizó el experimento de exclusión de depredadores y adición de nitrógeno, un experimento natural, y el experimento de polinización manual. Los puntos metálicos que se observan corresponden a algunos de las parcelas de exclusión de reptiles y/o aves.



**Figura 5.** Vista panorámica de parte del sitio de estudio a 2600 m s.n.m., en la cual se observan rocas de diversos tamaños entremezcladas con una vegetación dominada por arbustos pequeños (<45 cm) entre los cuales se destacan *Chuquiraga oppositifolia*, *Anarthrophyllum cumingii*, y *Berberis empetrifolia*. Esta foto corresponde a una escena típica de muchos sitios dentro del matorral subandino (2000 – 2700 m.s.n.m.), Cordillera de Los Andes, Chile central.

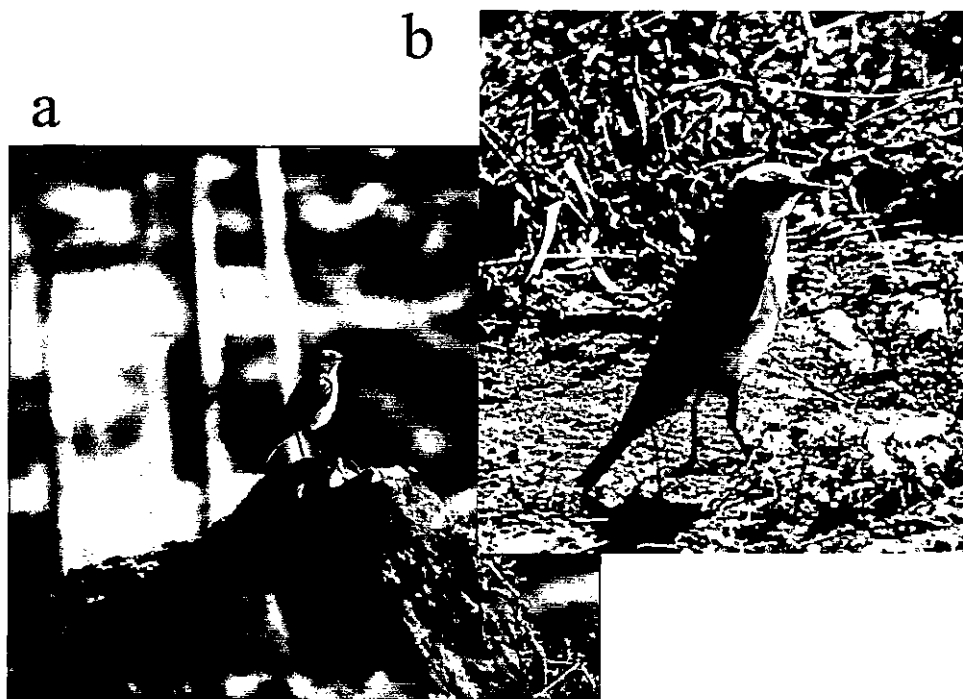


(Labiatae), y varias especies de *Senecio* (Astereceae) y *Adesmia* (Papilionaceae) también son abundantes en el sitio de estudio.

Este sitio de estudio se caracteriza por presentar una densidad importante de lagartijas territoriales de relativamente gran tamaño (10–12 cm largo hocico-cloaca) de la especie *Liolaemus bellii* Gray 1845 (Tropiduridae) (>95%), las cuales utilizan a las rocas como territorios permanentes (Fig. 6) durante las estaciones de crecimiento de las plantas entre primavera y otoño. *Liolaemus bellii* Gray 1845 (anteriormente *L. altissimus* Müller & Hellmich 1932) se distribuye en la Cordillera de Los Andes de la Región Metropolitana, y altitudinalmente entre los 2000 y 3000 m s.n.m. (Donoso-Barros 1966, Herman Núñez, comunicación personal). Ejemplares de *Liolaemus leopardinus* Müller & Hellmich 1932 también pueden observarse. La mayoría de las rocas (>80%) son habitadas por una o dos lagartijas entre primavera y otoño, comúnmente observadas tomando sol sobre las rocas, a la espera de la llegada de potenciales insectos presa. Basado en métodos de marcaje y recaptura llevados a cabo en enero 2002, se estimó que la densidad promedio de lagartijas del género *Liolaemus* al interior de cinco parcelas de 10 × 10 m en  $20 \pm 5$  (1 E.E.) individuos / 100 m<sup>2</sup>. A través de eventos independientes de filmación de 30 minutos cada uno, utilizando una cámara SONY Handycam, de 40 rocas habitadas por lagartijas se determinó que éstas permanecían sobre las rocas por un período de tiempo promedio ( $\pm 1$  E.E.) de  $18 \pm 6$  min, alternando con retrocesos a la sombra provista por los arbustos de *C. oppositifolia* creciendo junto a las rocas (Fig. 6 y 10). Estas lagartijas pueden en ocasiones lograr la captura de insectos polinizadores



**Figura 6.** Ejemplar de una lagartija de la especie *Liolaemus bellii* (Tropiduridae), tomando sol sobre una roca en un sitio a 2600 m.s.n.m., Cordillera de Los Andes, Chile central.



**Figura 7.** Dos ejemplares de dormilonas o papamoscas *Muscisaxicola albilora* (Tyrannidae) en un sitio a 2600 m.s.n.m., Cordillera de Los Andes, Chile central, uno posado sobre una roca (a) y otro sobre el suelo (b).

ya que el análisis de contenido estomacal de 20 individuos de *L. bellii* capturados a fines de febrero 2003 desde rocas con arbustos de *C. oppositifolia* en flor revelaron la presencia de restos de abejas, moscas, y mariposas en el 25, 30, y 5% de los individuos analizados, respectivamente.

Aves insectívoras de tamaño mediano (ca. 16 cm), específicamente dormilonas o papamoscas del género *Muscisaxicola* spp. (Tyrannidae), también son comunes de observar en el sitio de estudio (Fig. 7), las cuales usualmente se posan sobre las rocas. La especie más abundante en el sitio de estudio corresponde a *M. albilora* Lafresnaye (dormilona de ceja blanca), la cual habita la Cordillera de Los Andes desde Aconcagua por el norte hasta Magallanes por el sur, encontrándose generalmente entre 1500 y 2500 m s.n.m. En invierno emigra al norte llegando hasta Perú, Bolivia y Ecuador (Goodall et al. 1946). A pesar de ser comúnmente observable en el sitio de estudio, su densidad fue muchísimo menor que la de lagartijas del género *Liolaemus*, con un promedio de  $2,6 \pm 0,3$  (1 E.E.) aves / 200 m<sup>2</sup> al utilizar métodos de puntos de conteo (25 puntos fijos de observación, cada uno de un radio de 25 m).

## 2.- Historia natural del arbusto *Chuquiraga oppositifolia* D. Don

*Chuquiraga oppositifolia* (Asteraceae) es una especie arbustiva espinosa achaparrada (<45cm) (Fig. 8), polinizada por insectos (Arroyo et al. 1982), completamente autoincompatible (Rozzi 1990), y con una cobertura de ca. 16%. Es también la especie arbustiva que domina el paisaje en numerosos sitios dentro del matorral subandino de Chile central (Rozzi 1990, Cavieres et al. 2000, y observaciones personales), cubriendo

amplias extensiones de laderas y quebradas. Esta especie se distribuye en Chile a lo largo de la Cordillera de Los Andes entre la latitud de Coquimbo por el norte y Linares por el sur, y en Argentina desde el noroeste de Mendoza y el noroeste de Neuquen (Ezcurra 1985). En la latitud de Farellones, su distribución altitudinal abarca todo el matorral subandino entre los 2000 y 2700 m s.n.m. (observaciones personales). Basado en un total de 50 transectos de 50 m cada uno, se estimó que un 25% de los arbustos de *C. oppositifolia* estaban creciendo junto a rocas en el sitio de estudio (Fig. 2 y 5). *Chuquiraga oppositifolia* posee pequeñas (< 1 cm) hojas pubescentes, espinosas, y con cutículas gruesas, y ramas espinosas (Fig. 8 y 9). El daño foliar es mínimo; los únicos insectos herbívoros que se observaron fueron saltamontes en densidades muy bajas.

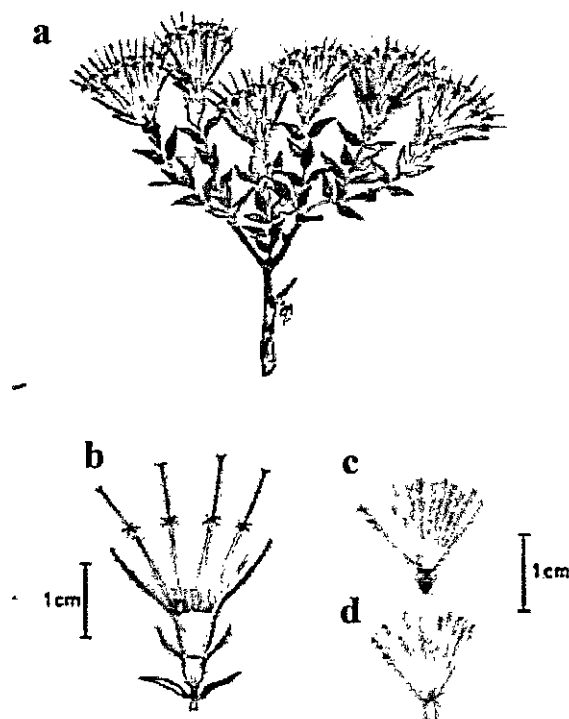
*Chuquiraga oppositifolia* florece tardíamente (enero a abril) dentro de la estación de crecimiento en comparación a otras especies relativamente abundantes en el matorral subandino como son *A. cumingii*, *B. empetrifolia*, y *A. pinnatifida*, las cuales pueden empezar a florecer entre octubre y noviembre (Arroyo et al. 1981, Rozzi 1990, Hoffmann et al. 1998). Los floretes de esta especie conspicua son amarillo-anaranjadas y se encuentran dispuestos en capítulos sésiles y solitarios, ubicados en el ápice de las ramas (Fig. 8 y 9).

Existe variación intrapoblacional en el tamaño de los capítulos florales y número de floretes, encontrándose entre uno y 20 floretes por capítulo (observaciones personales, ver también Rozzi 1990). Las filarias del involucre de los capítulos son amarillo-anaranjados y coriáceas. Sus frutos son aquenios, los cuales son secos e indehiscentes y contienen una sola semilla (Fig. 9). A la altitud de 2600 m s.n.m., esta especie fructifica entre los meses de febrero y mayo (Arroyo et al. 1981, y observaciones

personales). Se ha reportado que esta especie es polinizada principalmente por abejorros (*Bombus dahlbomii*) y otras abejas solitarias (Apidae y Anthophoridae), moscas (Syrphidae, Bombyllidae) y mariposas de la familia Satyridae (Arroyo et al. 1982, Rozzi 1990). Además, Rozzi (1990) demostró que la polinización abierta de *C. oppositifolia* por insectos resultó en la producción de semillas, mientras arbustos embolsados, a los cuales insectos polinizadores no podían acceder, solamente produjeron semillas a través de polinización manual cruzada. Por lo tanto, la polinización por insectos es fundamental en esta especie para reproducirse sexualmente. Un análisis detallado de la cantidad de polen acarreado por los polinizadores más frecuentes demostró que éstos llevan bastante polen (Rozzi 1990). Adicionalmente, se observó que cualquier insecto que se pare sobre los capítulos florales, sin importar su tamaño, se llena de polen. Sin embargo, no todos los insectos que acarrear polen son igualmente eficientes polinizadores. La distancia de vuelo entre arbustos varía bastante entre los distintos insectos polinizadores. Mientras que las mariposas, seguidas por abejas de tamaño mediano y grandes, y moscas Syrphidae se mueven bastante entre arbustos a escalas espaciales de decenas de metros, las pequeñas abejas Andrenidae tienden a permanecer mayoritariamente sobre el mismo arbusto. Dado que *C. oppositifolia* es autoincompatible, las visitas de los andrénidos en particular tienden a ser de baja importancia en lo que respecta a la polinización cruzada.



**Figura 8.** Foto de una parte de un arbusto de *Chuquiraga oppositifolia*, en la cual se puede apreciar algunos capítulos florales con sus floretes amarillo-anaranjados, cada capítulo sobre el ápice de una rama.



**Figura 9.** Dibujos de a) una rama de *C. oppositifolia*, sobre la cual puede apreciarse la arquitectura de varias ramas del año (incluyendo hojas opuestas y espinas), cada una con un capítulo floral en su ápice, b) un corte longitudinal de un capítulo floral en el cual puede verse el detalle de cuatro de los floretes, c) un fruto o aquenio con su papus y d) un ovario no fecundado (también con su papus). Dibujado por la Sra. Cecilia Fernández Niemeyer.

### 3.- Diseño del experimento de exclusión de depredadores y adición de nitrógeno

Para evaluar los efectos de depredadores vertebrados insectívoros y de nutrientes en el suelo sobre los patrones de visita de insectos polinizadores y producción de semillas en *Chuquiraga oppositifolia*, se realizó un experimento de exclusión de depredadores y adición de nitrógeno (N) al suelo, con un diseño factorial (2×2×2) de tres vías siendo los factores: los reptiles, específicamente aquellas lagartijas del género *Liolaemus* (con acceso a *Liolaemus* y exclusión de ellas), las aves, específicamente aquellas del género *Muscisaxicola* (con y sin acceso a ellas), y el nitrógeno (con y sin adición de nitrógeno al suelo) (Tabla 1). A través de este experimento, se excluyeron selectivamente a las lagartijas *Liolaemus* y/o aves insectívoras *Muscisaxicola* y/o se manipularon los niveles de N en el suelo. De acuerdo a este diseño hubo un total de ocho tratamientos (Tabla 1).

Al inicio de la estación de crecimiento de 2001-2002 (octubre 2001), se seleccionó un total de 48 arbustos de *C. oppositifolia* de tamaño similar (ca. 0,2 – 0,3 m<sup>3</sup>), cada uno creciendo junto a una roca también de tamaño similar (ca. 0,4 – 0,5 m<sup>3</sup>). Al inicio del experimento se verificó que cada una de las rocas seleccionadas estuviese habitada por una lagartija *Liolaemus* (Fig. 10). Además, durante el curso del experimento, se verificó diariamente que estas lagartijas se mantuvieran asociadas a sus respectivas rocas y arbustos. Los arbustos fueron seleccionados de tal manera que estuvieran separados entre sí por al menos 15 m. Los arbustos, junto a sus respectivas rocas, fueron tomadas como puntos centrales de parcelas circulares de 4 metros de diámetro (ca. 12 m<sup>2</sup>) y

aleatoriamente asignados a uno de los ocho tratamientos posibles (Tabla 1), cada uno con seis réplicas.

### 3.1.- Exclusión de depredadores

Las lagartijas *Liolaemus* fueron excluidas a través de la colocación de láminas metálicas lisas de zinc-aluminio de 0,35 mm de grosor y 30 cm de alto (las cuales las lagartijas no podían trepar) alrededor de la circunferencia de la mitad (24) de las parcelas, y enterradas 5 cm en el suelo (Fig. 11). La ausencia de individuos de *Liolaemus* al interior de estas parcelas al inicio del experimento fue lograda por remoción, con cañas de pescar, de todo individuo presente sobre las rocas durante la etapa de instalación de las parcelas. Estos fueron liberados en rocas alejadas de aquellas de donde fueron capturados.

La exclusión de aves *Muscisaxicola* se logró a través de la instalación de exclusiones construidas con malla metálica galvanizada de 5x5 de apertura de malla, colocada sobre la parte superior y circunferencia de las parcelas y montadas sobre un marco de seis postes verticales de madera de 1,5 m de alto (Fig. 12). Estas exclusiones permitían el libre acceso a todo tipo de insectos polinizadores, *Liolaemus*, y también a aves granívoras pequeñas (ca. 8 cm de alto), tales como *Diuca diuca* (Fringillidae), pero no a las aves insectívoras (*Muscisaxicola*) de mayor tamaño. La exclusión simultánea de ambos depredadores (*Liolaemus* y *Muscisaxicola*) se logró a través de la colocación tanto de las láminas metálicas lisas y de la malla galvanizada en las parcelas (Fig. 13).

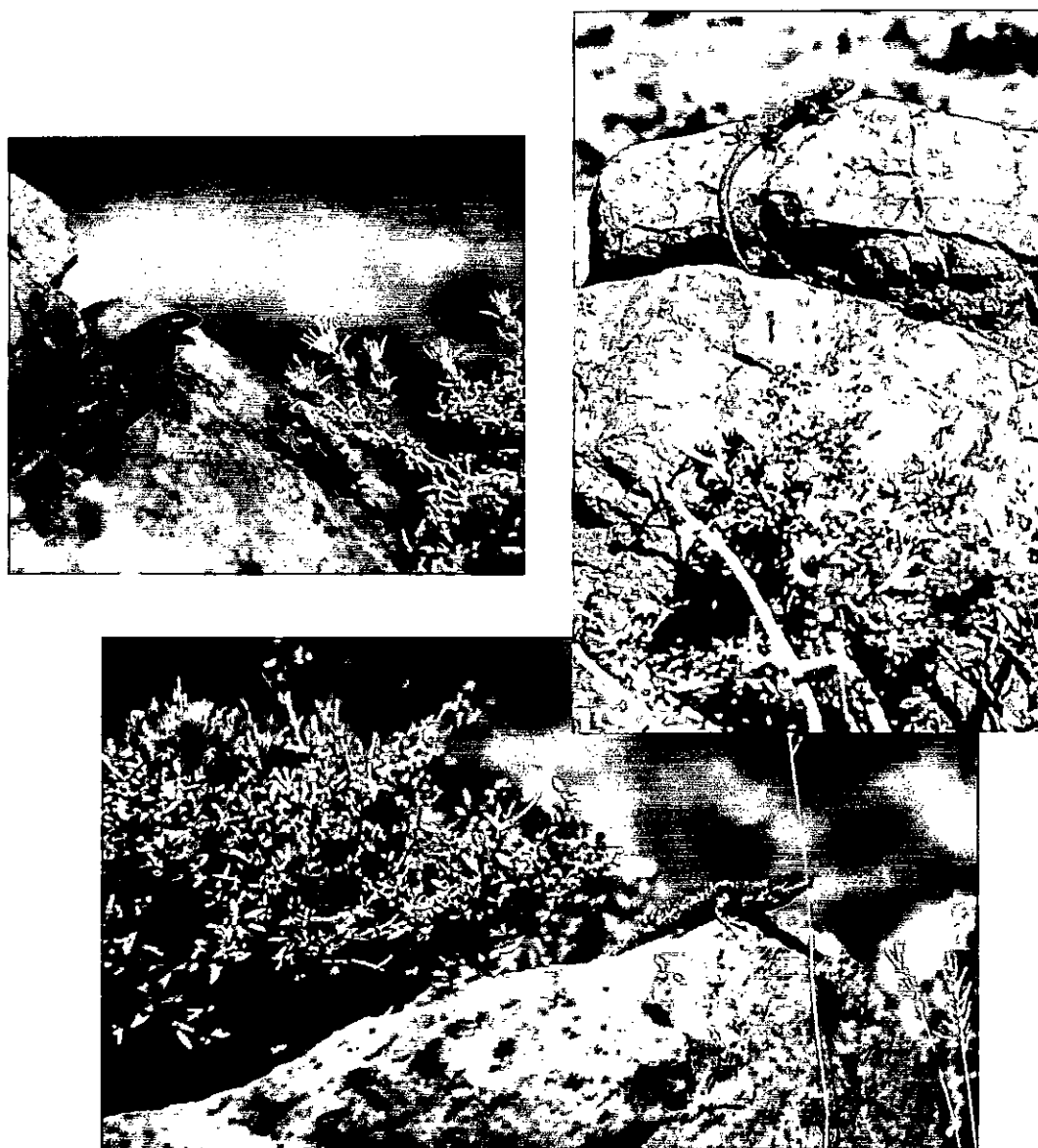
A su vez, parcelas control permitían el libre acceso a lagartijas y aves por lo que



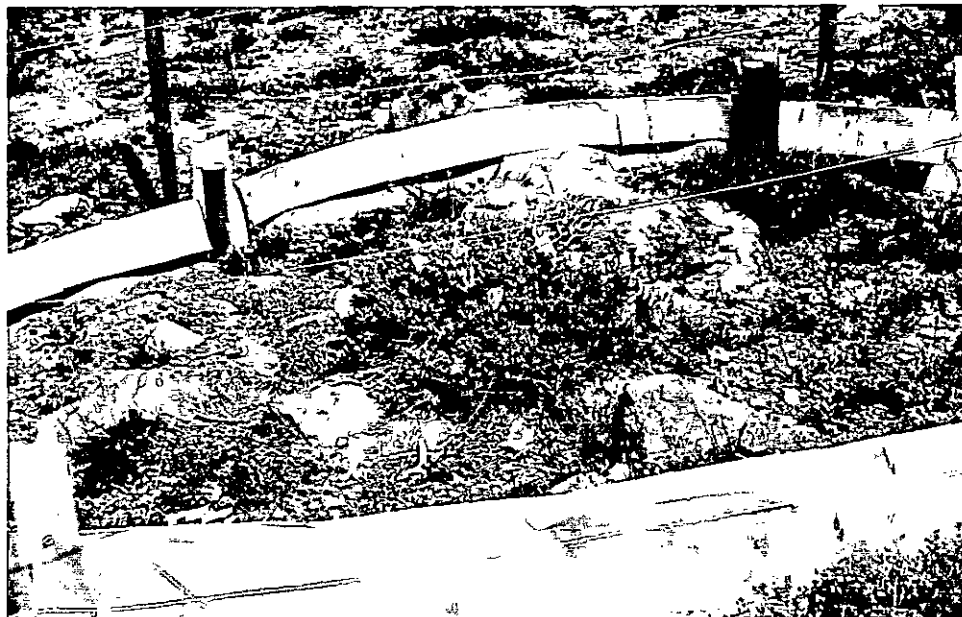
**Tabla 1.** Esquema del diseño factorial 2x2x2 del experimento para evaluar la importancia de efectos indirectos de depredadores insectívoros (reptiles y aves) y de nutrientes en el suelo sobre el éxito reproductivo de *Chuquiraga oppositifolia*. Los números representan los distintos tratamientos. Cada tratamiento tuvo seis réplicas.

	Con acceso a reptiles ( <i>Liolaemus</i> )		Exclusión de reptiles ( <i>Liolaemus</i> )	
	Con acceso a aves ( <i>Muscisaxicola</i> )	Exclusión de aves ( <i>Muscisaxicola</i> )	Con acceso a aves ( <i>Muscisaxicola</i> )	Exclusión de aves ( <i>Muscisaxicola</i> )
Sin manipulación de nitrógeno	control (1)	2	3	4
Adición de nitrógeno al suelo	5	6	7	8

no estaban rodeadas por las estructuras metálicas, pero sí por seis estacas de madera de 30 cm de alto con el fin de demarcar el área de ellas. Además, para evitar el ingreso y daño de las parcelas, y de las plantas al interior de ellas, por caballos que están presentes en estos sistemas de montaña entre la primavera y el otoño, se instalaron un total de seis postes de madera de 1,8 m de alto alrededor de cada parcela, cada poste enterrado a una distancia de 50 cm al exterior de las barreras metálicas, estacas de madera, o malla, y unidas por tres hileras de alambres metálicos. Por ende, el área total al interior de las parcelas fue de ca. 15 m<sup>2</sup> (Fig. 14). De esta manera, se evitó la entrada y daño de la



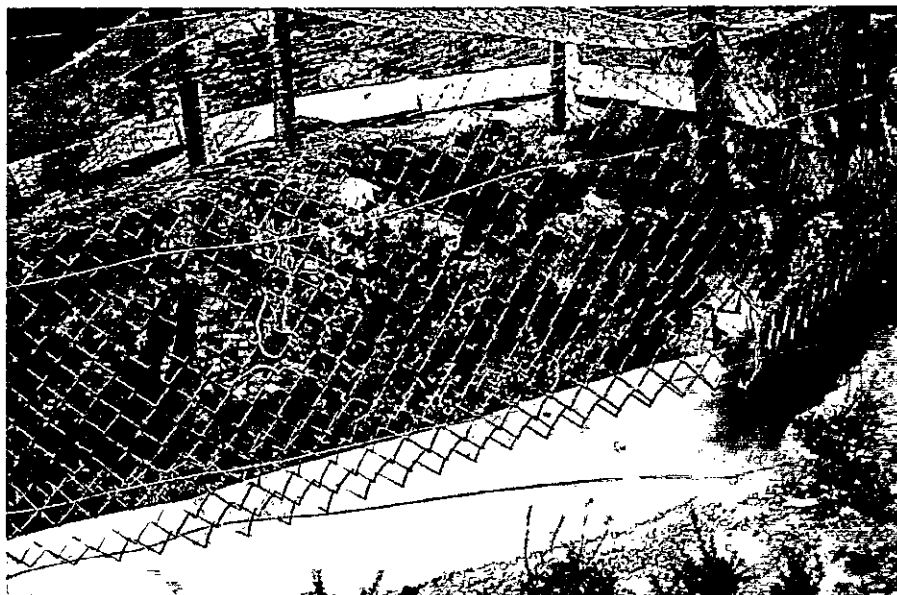
**Figura 10.** Algunos ejemplos de arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* creciendo junto a rocas habitadas por lagartijas (*Liolaemus bellii*) en el sitio de estudio a 2600 m.s.n.m.



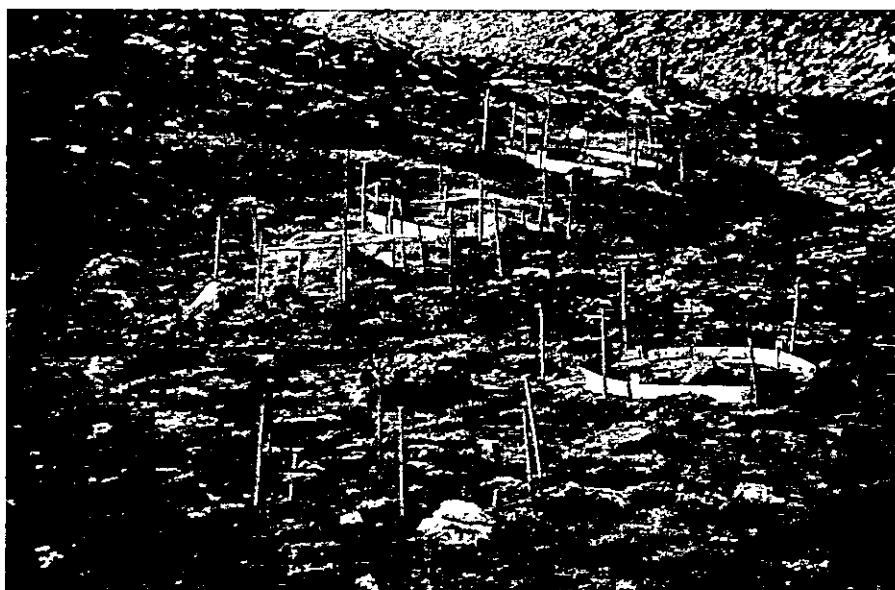
**Figura 11.** Parcela de exclusión de reptiles, específicamente lagartijas del género *Liolaemus*, con un arbusto de *C. oppositifolia* creciendo junto a una roca en su interior.



**Figura 12.** Parcela de exclusión de aves insectívoras, específicamente *Muscisaxicola* spp. con un arbusto de *C. oppositifolia* creciendo junto a una roca en su interior.



**Figura 13.** Parcela de exclusión simultánea de reptiles y de aves con un arbusto de *C. oppositifolia* creciendo junto a una roca en su interior.



**Figura 14.** Vista panorámica de algunas de las parcelas del experimento de exclusión de depredadores (reptiles y aves) y adición de nitrógeno realizado a 2600 m s.n.m. dentro del matorral subandino de la Cordillera de Los Andes, Chile central.

vegetación por caballos, pero al mismo tiempo, sin afectar la posibilidad de libre entrada y salida de insectos polinizadores, *Liolaemus* y *Muscisaxicola* a las parcelas (en los tratamientos que correspondiera).

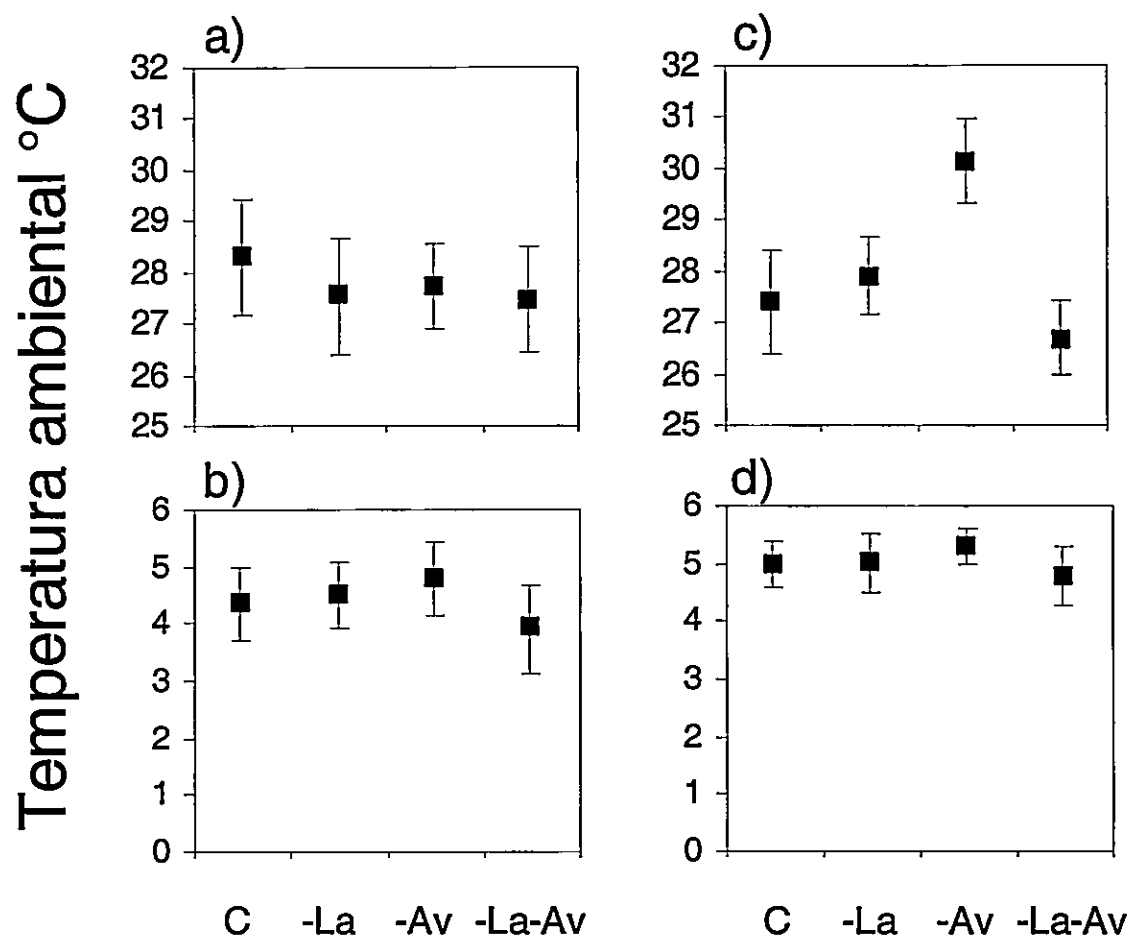
Los arbustos incluidos en este experimento fueron elegidos de tal manera que fueran de similar tamaño (ca. 0,2 – 0,3 m<sup>3</sup>). Además, se comparó el despliegue floral (número total de capítulos florales) desarrollado por estos arbustos durante el período de máximo floración de cada arbusto, sin encontrar diferencias entre arbustos sometidos a los distintos tratamientos, con un promedio de  $117 \pm 22$  capítulos / arbusto (ANOVA de una vía, g.l. = 1,44; F = 0,46; p = 0,71; n = 48).

Por otro lado, también se evaluó la posibilidad de potenciales artefactos de las estructuras metálicas utilizadas para excluir a los depredadores sobre los patrones de visita de los polinizadores. Para ello, se asignaron tres arbustos adicionales a un tratamiento de “control de aluminio”, el cual consistió en parcelas que permitían el acceso a las lagartijas *Liolaemus* a través de perforaciones triangulares de 20 cm de alto cortadas cada 1,5 m en las láminas metálicas lisas, y tres otros a un tratamiento de “control de malla”, el cual consistió en parcelas que carecían de malla sobre el techo (solamente había malla alrededor de la circunferencia), permitiendo así el acceso de aves *Muscisaxicola* desde arriba. Se observaron lagartijas sobre las rocas al interior de las parcelas de tipo “control de aluminio” en reiteradas ocasiones y el ingreso de dormilonas a rocas al interior de parcelas de tipo “control de malla”. De esta manera, cualquier diferencia en la visita de polinizadores a arbustos al interior de parcelas “control de aluminio”, “control de malla”, y control solamente podía ser atribuible a las mismas

estructuras de exclusión utilizadas. Las tasas de visita de polinizadores (TVP) y la duración de la visitas (DVP) no fueron afectadas por las láminas metálicas o por la malla galvanizada utilizadas para excluir a las lagartijas *Liolaemus* y aves *Muscisaxicola*, respectivamente, lo que sugiere una ausencia de artefactos de las estructuras metálicas en este experimento (Kruskal-Wallis,  $H_{TVP} = 0,06$ ;  $p = 0,97$ ; y  $H_{DVP} = 0,03$ ;  $p = 0,98$ ). Potenciales artefactos de las estructuras metálicas sobre la temperatura ambiental, a nivel de los arbustos, que pudiesen afectar los patrones de visita de polinizadores o la producción de semillas en los arbustos bajo los distintos tratamientos de exclusión de depredadores, fueron evaluados a través del monitoreo de la temperatura diaria máxima y mínima a nivel de los arbustos, al interior de los distintos tipos de parcelas en dos períodos: diciembre 2001 – enero 2002 por 15 días, y febrero – marzo 2002 por otros 15 días. No se encontraron diferencias en la temperatura promedio diaria máxima (Fig. 15a, ANOVA de una vía,  $F = 0,125$ ; g.l. = 3,56;  $p = 0,945$ ) y mínima (Fig. 15b,  $F = 0,283$ ;  $p = 0,837$ ) en el período diciembre – enero, o en la temperatura promedio diaria máxima (Fig. 15c,  $F = 2,467$ ;  $p = 0,072$ ) y mínima (Fig. 15d,  $F = 0,229$ ;  $p = 0,875$ ) en el período febrero – marzo 2002.

### **3.2.- Adición de nitrógeno**

Por su lado, al inicio de la estación de crecimiento vegetativo a fines de octubre 2001, al suelo alrededor de cada uno de 24 (50% del total) de los arbustos, se le agregó 30 g de nitrógeno en forma de “pellets” de Urea (NPK 40-0-0) disuelto en 2 l de agua (15 mg  $ml^{-1}$ ). Para ello, se excavaron 6-8 hoyos de ca. 5 cm alrededor de cada arbusto, a los cuales se les agregó la solución de fertilizante. Una vez aplicado, se taparon los hoyos



**Figura 15.** Temperatura ambiental a nivel de los arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* al interior de parcelas de 12 m<sup>2</sup> sometidos a distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y aves) en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m., Cordillera de Los Andes, Chile central. Se muestran las temperaturas promedio ( $\pm 1$  E.E.) a) máxima y b) mínima entre diciembre 2001 y enero 2002 (n = 15 días) y c) máxima y d) mínima entre febrero y marzo 2002 (n = 15 días). C = Control, -La = Exclusión de reptiles, -Av = Exclusión de aves, -La -Av = Exclusión de ambos depredadores. No hubo diferencias significativas entre tratamientos (ver texto para las significancias estadísticas).

con el fin de minimizar la volatilización del N agregado. El fertilizante fue aplicado solamente una vez al comienzo del experimento, resultando así en una entrada promedio de 16g N arbusto<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>. Los 24 arbustos control recibieron 2 l de agua cada uno.

Con el fin de evaluar el efecto de la aplicación de nitrógeno en forma de Urea-N sobre los niveles de N inorgánico en el suelo, se recolectaron muestras de ca. 20g de suelo de cada uno de 20 arbustos distintos a los descritos anteriormente. A la mitad de los arbustos, se les aplicó urea luego de la extracción de las primeras muestras de suelo. Se recolectaron muestras de suelo nuevamente desde estos 20 arbustos luego de un mes y tres meses. Se analizaron todas las muestras en cuanto a sus contenidos de NO<sub>3</sub> (nitrato) y NH<sub>4</sub> (amonio). El NO<sub>3</sub> y NH<sub>4</sub> fueron extraídos a través de una solución de KAl(SO<sub>4</sub>)<sub>2</sub> al 1%, y determinada a través de micro destilación fraccionada. La adición de N en forma de urea resultó en un aumento en ca. 200 veces en la concentración de NH<sub>4</sub> en el suelo por debajo de los arbustos luego de un mes de haber sido aplicado el fertilizante, desde un promedio de 0,59 ppm de NH<sub>4</sub> anterior a la adición de N a una concentración de 104,66 ppm un mes después (Fig. 16a). Las concentraciones de NH<sub>4</sub> se mantuvieron altas (> 125 veces) dos meses después, con un promedio de 73,62 ppm (Fig. 16a, Kruskal-Wallis, H = 19,878; p < 0,001). En contraste, las concentraciones de NH<sub>4</sub> en el suelo no sufrieron modificaciones significativas durante el mismo período debajo de arbustos a los cuales no se les agregó urea (Fig. 16a, H = 0,086; p = 0,958). Un aumento similar pudo observarse al expresar las concentraciones de NH<sub>4</sub> como  $\mu\text{g}$  de NH<sub>4</sub> / g suelo seco (Fig. 16b). De la misma manera, la adición del fertilizante produjo un incremento de seis veces en las concentraciones de NO<sub>3</sub> después de un mes, desde 1,94 a



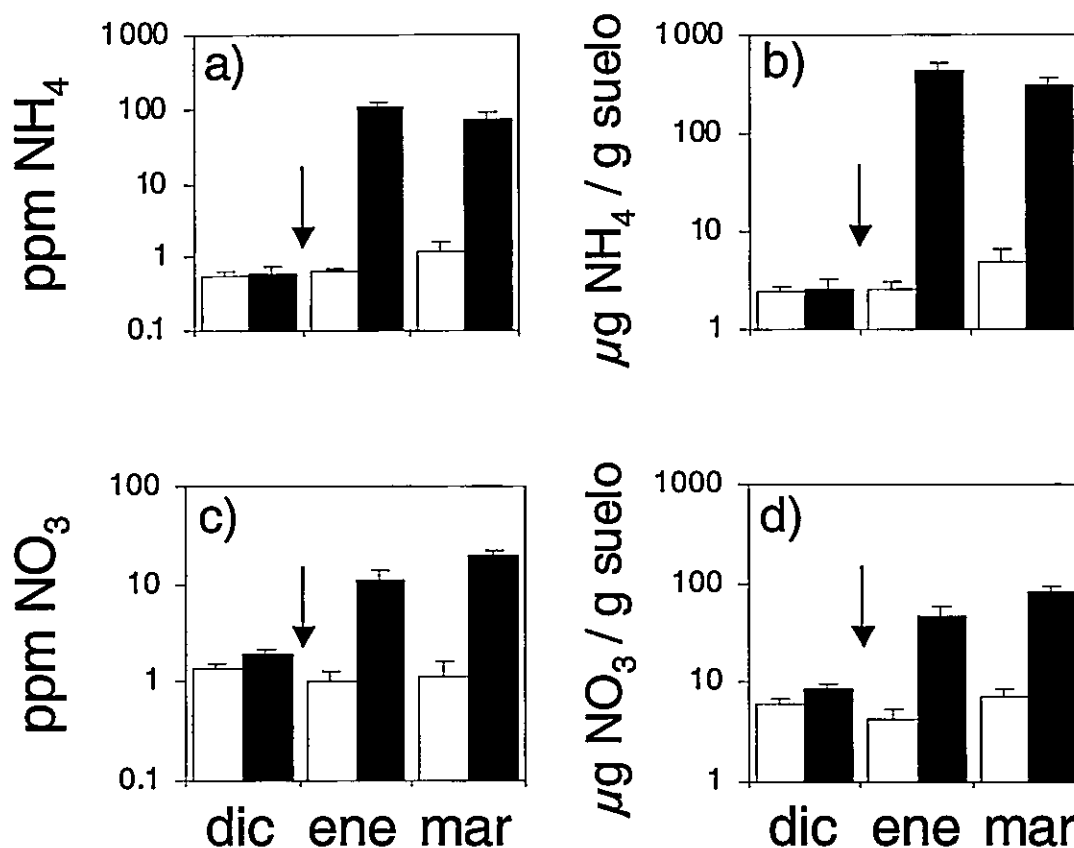
11,09 ppm de  $\text{NO}_3$ , llegando hasta 19,71 ppm a los tres meses luego de la aplicación de la urea (Fig. 16c,  $H = 21,375$ ;  $p < 0,001$ ). En contraste, las concentraciones de  $\text{NO}_3$  en el suelo no cambiaron significativamente durante el mismo período debajo de arbustos a los cuales no se les agregó urea (Fig. 16c,  $H = 5,160$ ;  $p = 0,080$ ). Un aumento similar se detectó al expresar las concentraciones de  $\text{NO}_3$  como  $\mu\text{g}$  de  $\text{NO}_3$  / g suelo seco (Fig. 16d).

#### 4.- Experimentos naturales

##### 4.1.- Experimento natural en el sector de Valle Nevado a 2600 m s.n.m.– 2001-2002

Paralelamente al experimento manipulativo de exclusión de depredadores, se llevó a cabo un experimento natural en el sitio de estudio a 2600 m s.n.m. en el sector de Valle Nevado durante la estación de crecimiento 2001-2002, en el cual se evaluaron y compararon los patrones de visita de insectos polinizadores y producción de semillas en arbustos de *C. oppositifolia* que estaban creciendo junto a rocas habitadas por lagartijas *Liolaemus bellii* vs. la de arbustos que estaban creciendo alejado de rocas.

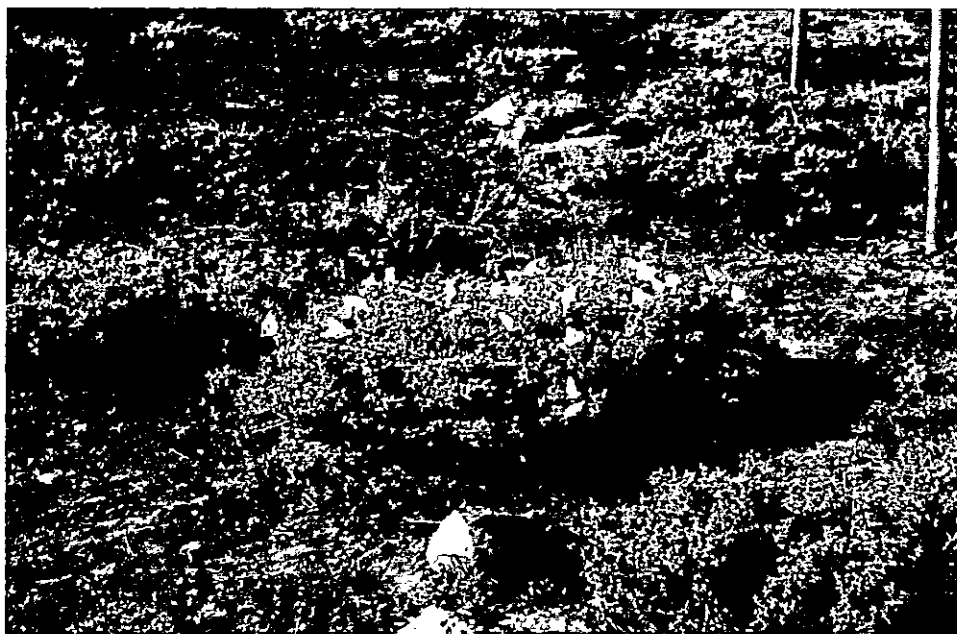
Para ello, se seleccionaron 20 arbustos de tamaño similar (ca.  $0,2 - 0,3 \text{ m}^3$ ), cada uno creciendo junto a una roca de tamaño similar (ca.  $0,4 - 0,5 \text{ m}^3$ ) habitada por una lagartija (Fig. 17a), y 20 arbustos ubicados a una distancia de al menos 5 m de la roca más cercana (Fig. 17b). Al inicio del experimento se verificó que cada una de las rocas



**Figura 16.** Efectos de la adición de nitrógeno en forma de Urea-N al suelo debajo de arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* sobre las concentraciones de nitrógeno inorgánico en forma de NH<sub>4</sub>, expresado como a) ppm, y b) µg NH<sub>4</sub> / g suelo seco, y de NO<sub>3</sub>, expresado como c) ppm, y d) µg NH<sub>4</sub> / g suelo seco, luego de un y tres meses de su aplicación, en un sitio a 2600 m.s.n.m. cercano a Valle Nevado, dentro del matorral subandino en la Cordillera de Los Andes, Chile central. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Barras abiertas = control (10 arbustos sin Urea), Barras achuradas = 10 arbustos con Urea. Las flechas indican la aplicación de N. Nótese escala logarítmica.



**Figura 17a.** Arbusto de *C. oppositifolia* creciendo junto a una roca habitada por una lagartija. Este arbusto corresponde a una de las réplicas del experimento natural realizado en el sitio a 2600 m s.n.m. 2001-2002.



**Figura 17b.** Arbusto de *C. oppositifolia* creciendo alejado de rocas. Este arbusto corresponde a una de las réplicas del experimento natural realizado en el sitio a 2600 m s.n.m. 2001-2002.

aledañas a los arbustos seleccionados estuviese habitada por una lagartija *Liolaemus territorial* (Fig. 10). Además, durante el curso del experimento, se verificó diariamente que estas lagartijas se mantuvieran asociadas a sus respectivas rocas y arbustos. El despliegue floral no difirió significativamente entre arbustos creciendo junto a rocas (promedio  $\pm$  1 E.E. =  $123 \pm 17$  capítulos / arbusto) y arbustos alejados de rocas (promedio  $\pm$  1 E.E. =  $141 \pm 18$  capítulos / arbusto) (Prueba t de Student,  $t = 0,779$ ; g.l. = 38;  $p = 0,44$ ). Dado que podría argumentarse que la temperatura en la superficie de las rocas pudiera afectar la producción de semillas, la temperatura al interior de los capítulos de arbustos creciendo junto a rocas (promedio  $\pm$  1 E.E. =  $18,7 \pm 1,9^{\circ}\text{C}$ ) vs. aquella en arbustos alejados de rocas (promedio  $\pm$  1 E.E. =  $18,1 \pm 1,5^{\circ}\text{C}$ ) fue medida regularmente (ca. 150 mediciones) utilizando un termómetro del tipo aguja, sin encontrarse diferencias significativas (Mann-Whitney  $U = 764$ ,  $z = -0,35$ ,  $p = 0,73$ ).

#### ***4.2.- Experimentos naturales en otras tres localidades a distintas altitudes en el matorral subandino de Chile central – 2002-2003***

La generalidad de las diferencias en el número de semillas producidas por arbustos creciendo junto a rocas comparada con aquel de arbustos alejados de rocas fue puesto a prueba en una segunda temporada de crecimiento (octubre 2002 – mayo 2003) en otras tres localidades en el matorral subandino (2000 – 2700 m s.n.m.) a tres altitudes distintas: un sitio a 2000 m s.n.m. cercano a Lagunillas (Fig. 18a), otro a 2350 m s.n.m. cercano a Farellones (Fig. 18b), y un sitio a 2550 m s.n.m. cercano a Portillo (Fig. 18c).

El sitio cercano a Lagunillas (33° 33'S, 70° 16'W) a 2000 m s.n.m., a una distancia de ca. 30 km al sur del sitio principal (Valle Nevado), está ubicado en un sector correspondiente al límite inferior del matorral subandino en el cual se mezcla vegetación del matorral subandino, dominada por *Chuquiraga oppositifolia*, *Acaena pinnatifida*, *Mutisia sinuata*, y varias especies de *Senecio* y *Adesmia*, con aquel propio del matorral esclerófilo montano, dominado por los arbustos *Kageneckia angustifolia* D. Don. (Rosaceae), *Schinus montanus* (Phil.) Engler (Anacardaceae), y *Colliguaja integerrima* Gill. et Hook. (Euphorbiaceae) (Fig. 18a). El sitio corresponde a una ladera de exposición oeste, y posee pendientes suaves (<20°), con rocas de diversos tamaños (0,001 – 2,0 m<sup>3</sup>), con una cobertura del 20%. Alrededor de un 30-40% de las rocas estaban habitadas por individuos de *Liolaemus* spp.

El sitio cercano a Farellones (33° 19'S, 70° 17'W) a 2350 m s.n.m., a una distancia de 5 km del sitio principal, está ubicado en la mitad de la distribución altitudinal del matorral subandino, y tiene una exposición oeste (Fig. 18b). Posee pendientes suaves (<15°) y una vegetación y cobertura de rocas similar al del sitio cercano a Valle Nevado, en el cual se realizaron los experimentos durante la estación 2001-2002. Más del 80% de las rocas estaban habitadas por lagartijas, particularmente *Liolaemus nigroviridis*.

El sitio cercano a Portillo (32° 51'S, 70° 10'W) a 2550 m s.n.m., a una distancia de ca. 60 km al norte del sitio principal en Valle Nevado, también está ubicado en el matorral subandino (Fig. 18c), y corresponde a una ladera de exposición sur con pendientes fuertes (20-50°). La vegetación está dominada por los arbustos *C. oppositifolia* y *B. empetrifolia* creciendo junto a rocas de diversos tamaños (0,001 – 3,5

m<sup>3</sup>), con una cobertura estimada en 30%. Las otras dos especies que dominan la ladera en términos de cobertura son *Tropaeolum polyphyllum* Cav. (Tropaeolaceae) y *Lathyrus* sp. (Papilionaceae). Alrededor de un 30% de las rocas estaban habitadas por lagartijas *Liolaemus* spp.

En cada sitio, entre diciembre 2002 y enero 2003, se seleccionaron 10 arbustos de *C. oppositifolia* creciendo junto a rocas habitadas por *Liolaemus* spp. y 10 arbustos alejados de rocas, ubicados a una distancia mínima de 5 m de la roca más cercana. En cada sitio, se verificó la presencia de lagartijas sobre las rocas ubicadas junta a cada arbusto seleccionado, a través de avistamientos con binoculares, en tres ocasiones durante el mes de enero, para confirmar que estas rocas estuvieran efectivamente habitadas por estos depredadores.

##### **5.- Experimento de polinización manual**

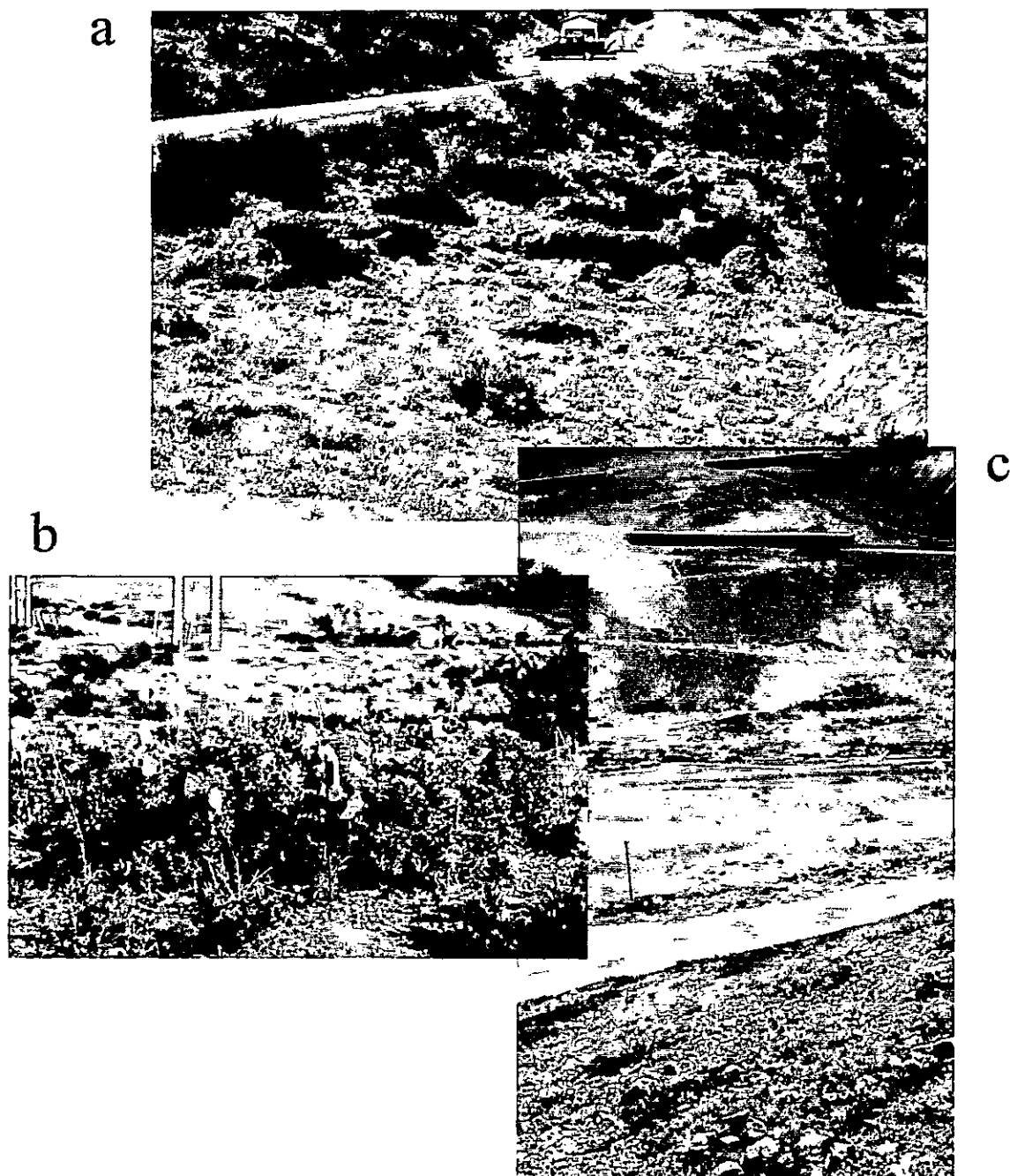
Este experimento fue llevado a cabo en el sitio a 2600 m s.n.m. cercano a Valle Nevado, y paralelamente a la realización del experimento manipulativo y natural. Con el fin de evaluar si la producción de semillas en *C. oppositifolia* es limitada por la actividad y abundancia de polinizadores, y por ende el traspaso de polen, en un sector de ca. 200 × 50 m, a principios de enero 2002, se seleccionaron 30 arbustos de tamaño similar (ca. 0,2 – 0,3 m<sup>3</sup>), cada uno distanciado al menos 5 m de cualquier roca y entre sí. El 50% de ellos (n = 15) fueron polinizados manualmente entre fines de enero y fines de febrero 2002, mientras que los 15 restantes recibieron visitas de polinizadores solamente (control). Dado que esta especie es autoincompatible, el polen utilizado para realizar las

polinizaciones manuales fue recolectado desde arbustos alejados un mínimo de 50 m del sector en estudio; recolectándose una gran cantidad de floretes con abundante polen desde ellos. Se polinizó manualmente la gran mayoría (>80%) de los floretes de los capítulos de los 15 arbustos; siendo cada uno polinado en tres ocasiones distintas durante un período de ca. 30 días.

## **6.- Reacciones de insectos polinizadores frente a la presencia de lagartijas**

### ***Liolaemus bellii* sobre rocas**

A partir de un conjunto de más de 100 arbustos de *C. oppositifolia* en flor creciendo junto a rocas habitadas por lagartijas *L. bellii* en un sector de ca. 400 × 200 m dentro del sitio principal de estudio, se utilizaron dos metodologías distintas para cuantificar las reacciones de polinizadores frente a la presencia de lagartijas cuando los primeros se acercaban a los arbustos. La primera consistió en realizar observaciones sobre arbustos desde una distancia mínima de 6-8 m de cada arbusto utilizando binoculares para evitar la posibilidad de perturbar la conducta de lagartijas y de polinizadores. Se realizaron 35 observaciones de 10 min en promedio cada una, sobre arbustos distintos. La segunda metodología consistió en dejar una cámara SONY Handycam grabando desde una distancia de ca. 10 m de cada arbusto por períodos de 30 min, realizándose 40 filmaciones, cada uno sobre un arbusto distinto. El total de mariposas de la especie *Cosmosatyrus chilensis*, de la mosca *Scaeva melanostoma*, y de otros taxa, que, luego de aproximarse a los arbustos 1) no se posaron sobre los capítulos florales y se alejaron de



**Figura 18.** Vistas panorámicas de los tres sitios dentro del matorral subandino en los cuales se realizaron experimentos naturales durante la temporada de crecimiento 2002-2003: a) sitio cercano a Lagunillas a 2000 m s.n.m., b) sitio cercano a Farellones a 2350 m s.n.m., y c) sitio cercano a Portillo a 2550 m s.n.m.



los arbustos, o 2) se posaron sobre uno o más capítulos para quedarse polinizando el arbusto, fue cuantificado. Todas estas observaciones y filmaciones se llevaron a cabo durante la segunda quincena de febrero 2003.

### **7.- Cuantificación de los patrones de visita de insectos polinizadores**

La identidad de los taxa de insectos polinizadores, tasa de visita, y duración de las visitas a los arbustos de *C. oppositifolia* fueron determinados para arbustos en el sitio de estudio a 2600 m s.n.m. en el sector de Valle Nevado bajo los distintos tratamientos de exclusión de depredadores y/o adición de N (Experimento Manipulativo), y también para arbustos creciendo junto a rocas vs. alejado de ellas (Experimento Natural). Para ello, se utilizó una metodología similar a la descrita en Arroyo et al. (1982, 1985) y Rozzi (1990). En cada día de observación, previo al inicio de la cuantificación de los patrones de visita de insectos polinizadores, se verificó visualmente que las lagartijas *Liolaemus* aun estaban asociadas a las rocas, tanto en el experimento natural como también en las parcelas control y de exclusión de aves. La presencia de *Liolaemus* fue registrada en ca. 90% de los eventos de observación. Se definieron como “polinizadores” aquellos insectos que hacían contacto con las anteras y/o estigmas de los floretes y que acarreaban polen. Se llevaron a cabo tres observaciones de 10 min cada uno dentro de cada hora entre las 9 a.m. y 5 p.m. en un total de 30 días de sol, a lo largo del período comprendido entre fines de enero y principios de marzo 2002. Una visita de un polinizador a un arbusto fue definida como aquella en que un insecto se posó sobre los floretes de al menos un capítulo floral del arbusto. Polinizadores que solamente

volaron por sobre o alrededor del arbusto para luego irse no fueron considerados en el análisis. Las observaciones fueron realizadas desde una distancia mínima de 6-8 m de cada arbusto utilizando binoculares para evitar la posibilidad de perturbar la conducta natural tanto de depredadores como de los polinizadores. Se llevaron a cabo un total de 397 y 351 observaciones de 10 min cada una en el experimento de exclusión de depredadores y adición de nitrógeno, y en el experimento natural, respectivamente. Diferencias en el porcentaje de visitas que realizaron los distintos taxa de polinizadores fueron comparados sobre los arbustos bajo los distintos tratamientos de exclusión de depredadores y/o adición de N con respecto a arbustos control utilizando la Prueba Pareada de Wilcoxon (Siegel & Castellan 1988). Diferencias en el porcentaje de visitas realizados por los distintos taxa sobre arbustos creciendo junto y alejados de rocas fueron comparados de la misma manera. Las variables respuesta de tasas de visita de polinizadores (TVP) y duración de estas visitas (DVP) fueron expresadas como valores promedio para cada arbusto (parcela) para períodos de 10 min de observación. Diferencias en las TVP y DVP sobre los arbustos bajo los distintos tratamientos de exclusión de depredadores y/o adición de N fueron evaluadas a través de Análisis de Varianza (ANOVA) de tres vías, con los reptiles, aves, y nitrógeno como factores (Zar 1996, Statistica, StatSoft Inc. 1998), luego de probar los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas utilizando las pruebas de Shapiro-Wilks y de Bartlett, respectivamente. Los datos fueron transformados ( $\log(x_i)$ ) o  $\log(x_i + 1)$  cuando la condición de distribución normal de los datos no se cumplía. Comparaciones múltiples fueron llevadas a cabo utilizando la prueba *a posteriori* de Tukey. TVP y DVP a arbustos alejados y creciendo junto a rocas fueron comparados utilizando la prueba t de

Student, o de Mann-Whitney U cuando el supuesto de normalidad no fue cumplido aún con datos transformados.

### **8.- Evaluación de la cantidad y calidad de las semillas producidas**

El número de semillas producidas por los arbustos de *C. oppositifolia* fue cuantificado en todos los arbustos estudiados en los distintos experimentos. Para ello, a principios de enero 2002, se etiquetaron aleatoriamente 50 ramas con yemas florales en cada arbusto (réplica) en estudio, tanto en aquellos sometidos a los distintos tratamientos en el experimento manipulativo, como en aquellos polinizados manualmente ( $n = 15$ ) y en forma natural ( $n = 15$ ) en el experimento de limitación por polen. En el experimento natural realizado durante la temporada 2001-2002, se etiquetaron 30 ramas con yemas florales en los 20 arbustos junto a rocas y en los 20 arbustos alejado de ellas (Fig. 2).

Luego, a partir de mediados de febrero 2002, los capítulos florales con floretes con señales de marchitez (del total de ramas marcadas originalmente con yemas florales), empezaron a ser embolsados, siendo cada capítulo cubierto con una bolsa de malla amarilla de  $8 \times 6$  cm para evitar la pérdida por viento de los aquenios (frutos) en desarrollo (ver Fig. 17a,b). Al final de la estación, entre abril y mayo, todas las bolsas con sus respectivos capítulos al interior fueron recogidas desde cada arbusto, y llevados al laboratorio, en donde se cuantificó el número de aquenios producidos, el cual fue expresado como: a) el porcentaje de capítulos florales en los cuales se desarrolló al menos una semilla / arbusto, b) el número promedio de aquenios producidos / capítulo / arbusto, y c) el porcentaje de ovarios que produjeron semillas / arbusto. El número de

semillas producido por los arbustos bajo los distintos tratamientos fue comparado utilizando las mismas pruebas estadísticas detalladas anteriormente.

Para el caso de las observaciones realizados en los sitios cercanos a Lagunillas, Farellones, y Portillo durante la temporada de crecimiento 2002-2003, no se etiquetaron ramas con yemas florales como en el caso de los experimentos realizados el año anterior, sino que se esperó a que cada arbusto incluido en estos experimentos presentara bastantes capítulos florales con floretes con señales de marchitez, para sólo entonces embolsar aleatoriamente 30 de estos capítulos en cada arbusto. Esto se llevó a cabo entre fines de enero y mediados de febrero. Todas las bolsas fueron recolectadas en los tres sitios estudiados entre mediados de marzo y mediados de abril 2003, para luego ser llevados al laboratorio y cuantificado el número de semillas.

La calidad de las semillas producidas por los arbustos fue expresada como el peso promedio de los aquenios producidos / capítulo floral / arbusto (g). Para ello, los aquenios (incluyendo sus papus) fueron pesados individualmente utilizando una balanza digital (0,0001g de precisión). Diferencias en el peso de los aquenios fueron analizadas a través de ANOVA de tres vías, en el caso del experimento de exclusión de depredadores y/o adición de N, o a través de la prueba t de Student, o de Mann-Whitney U en el caso de los experimentos naturales o de limitación de polen.

Adicionalmente, la calidad de las semillas producidas por arbustos a los cuales se les agregó N vs. aquellos que no recibieron N, y por arbustos junto a rocas vs. aquellos alejados de ellas (Experimento Natural 2001-2002), fue expresada en términos de los porcentajes de germinación de las semillas. Para ello, se colocaron 80 aquenios de arbustos fertilizados y 80 de arbustos control, y 80 aquenios de arbustos creciendo junto

a rocas y 80 de aquellos alejados de rocas, al interior de cápsulas petri sobre papel filtro con una solución de 2 ml de agua destilada con funguicida. Cada cápsula fue cubierta con papel de aluminio con el fin de lograr condiciones de oscuridad completa. Luego, todas las cápsulas fueron colocadas en una cámara de germinación a 5°C, y mantenidas ahí por 4 meses y medio, simulando así las condiciones bajo la nieve en invierno. Los porcentajes de germinación fueron comparados entre semillas producidas por arbustos fertilizados y arbustos control, y entre semillas de arbustos junto a rocas vs. aquellos de arbustos alejados de rocas a través de una prueba de proporciones (Zar 1996).

#### **9.- Cuantificación del número y tamaño de los capítulos florales, despliegue floral, y crecimiento vegetativo**

Potenciales efectos de los niveles de nutrientes en el suelo sobre el número y el tamaño de los capítulos florales producidos por *C. oppositifolia* fueron evaluados a partir de las 50 ramas con yemas florales etiquetadas en cada arbusto a principios de enero 2002 dentro del experimento manipulativo (ver sección 8). El porcentaje de capítulos florales que se abrieron completamente, medido como el porcentaje de yemas florales que se desarrollaron en capítulos en los cuales se abrió al menos un florete (% de capítulos abiertos) fue determinado durante el período de floración (enero tardío – mediados de marzo 2002) para todos los arbustos que recibieron N y para aquellos que no recibieron N adicional. El diámetro mayor y longitud de los capítulos fueron medidos con el uso de pie de metros (precisión de 0,05 mm) durante aquellos días en que las anteras de cada capítulo poseían su mayor concentración de polen. Se observó bastante variación

temporal, tanto al interior de arbustos como entre arbustos distintos, en cuanto al momento en que los capítulos se abrieron completamente. Por ello, necesariamente, las mediciones en cada arbusto tuvieron que ser realizadas a lo largo de varios días (ca. una a dos semanas). El número de floretes abiertos / capítulo también fue cuantificado. Finalmente, el despliegue floral total por arbusto fue determinado a través del conteo del número total de capítulos abiertos durante los días de máxima floración en cada arbusto. Diferencias en porcentaje de capítulos abiertos, tamaño de ellos, número de floretes / capítulo, y despliegue floral total, entre arbustos control y aquellos que recibieron fertilizante fueron analizadas a través de la Prueba t de Student (Zar 1996; Statistica, Statsoft Inc. 1998) luego de probar normalidad y homogeneidad de varianzas de los datos por tratamiento. Los datos fueron transformados apropiadamente (logarítmicas o arcsen) cuando el supuesto de normalidad no se cumplió. Cuando este supuesto aun no se cumplió con los datos transformados, se aplicó la Prueba de Mann-Whitney.

En la siguiente estación de crecimiento (2002-2003), se determinó y comparó el porcentaje de arbustos que floreció, del total monitoreado durante la estación anterior, tanto para aquellos fertilizados al inicio de la estación 2001-2002, como para arbustos control, utilizando una Prueba de Proporciones (Zar 1996). Finalmente, el crecimiento vegetativo de los arbustos fue estimado y comparado entre arbustos fertilizados y control a partir de muestras tomadas aleatoriamente de 10 ramas no reproductivas de cada uno de los 48 arbustos incluidos en el estudio. Se eligieron solamente ramas con ausencia de capítulos con el fin evaluar y comparar independientemente los posibles efectos del N sobre el crecimiento vegetativo. Durante el invierno los arbustos de *C. oppositifolia*, al estar debajo de la nieve, pierden todas sus hojas, con la aparición de nuevas ramas y

hojas durante la siguiente primavera desde yemas vegetativas preformadas. Este hecho hace que la evaluación del crecimiento vegetativo de un año particular sea una tarea relativamente fácil. Las ramas fueron secadas hasta lograr una temperatura constante en una estufa de laboratorio a 70°C durante 72h, luego pesadas individualmente utilizando una balanza digital (precisión de 0,0001g), para luego comparar el peso seco entre arbustos control y fertilizados a través de la Prueba t de Student o de Mann-Whitney.

## RESULTADOS

### 1.- Experimento de exclusión de depredadores y adición de nitrógeno

#### 1.1.- Efectos sobre la identidad de los polinizadores

Los 48 arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* en este experimento fueron visitados por 18 taxa de insectos polinizadores distintos, los cuales efectuaron un total de 454 visitas (Tabla 2). Los polinizadores más frecuentes (porcentaje de visitas efectuadas) fueron la mariposa Satyridae *Cosmosatyrus chilensis* (28,0% del total de visitas) (Fig. 19a), la mosca Syrphidae *Scaeva melanostoma* (22,7%) (Fig. 19b), y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp. (22,2%) (Tabla 2). Otros polinizadores menos frecuentes fueron la abeja Andrenidae *Liphanthus* sp. (5,3%), moscas Bombyliidae *Villa* spp. (4,8%), otras moscas Bombyliidae (4,6%), moscas Tachinidae (3,5%), y abejorros de la familia Apidae *Bombus dahlbomii* (2,4%). A pesar de observarse cierta variación en los porcentajes de visitas que realizaron los distintos taxa sobre los arbustos de *C. oppositifolia* bajo los distintos tratamientos de exclusión de depredadores y/o adición de N (Tabla 2), éstos no resultaron ser significativamente distintos de aquellos sobre arbustos a los cuales podían acceder tanto *Liolaemus* como *Muscisaxicola* y a los sin fertilizar (Pruebas Pareadas de Wilcoxon, todas las comparaciones con respecto al control,  $0,20 < p < 0,83$ ).

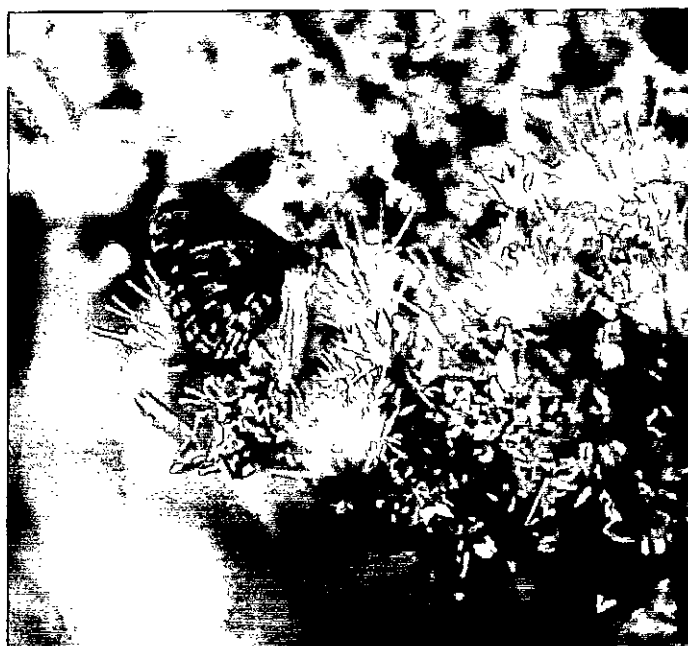


**Tabla 2.** Taxa de insectos polinizadores, y número (N) y porcentaje (%) de visitas que cada uno de ellos realizó sobre arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* sometidos a ocho tratamientos distintos de exclusión de depredadores y de adición de nitrógeno al suelo, en un sitio a 2600 m s.n.m. en el matorral subandino, Cordillera de Los Andes, Chile central. n = seis réplicas por tratamiento. Se destacan en negrita los tres polinizadores que realizaron los mayores porcentajes de las visitas.

	Control				Exclusión de lagartijas			
	Sin Nitrógeno		Con Nitrógeno		Sin Nitrógeno		Con Nitrógeno	
	N	%	N	%	N	%	N	%
<b>Hymenoptera</b>								
<i>Bombus dahlbomii</i> (Apidae)								
<i>Caenolictus</i> spp. (Halictidae)	1	2.2						
<i>Centris nigerrima</i> (Anthophoridae)					1	1.5	1	1.8
<b><i>Heterosarus</i> sp. (Andrenidae)</b>	11	<b>24.4</b>	15	<b>25.9</b>	16	<b>23.9</b>	4	<b>7.1</b>
<i>Liphanthus</i> sp. (Andrenidae)	5	11.1	7	12.1	1	1.5	2	3.6
<i>Megachile semirufa</i> (Megachilidae)								
Otros Hymenoptera no identificados	1	2.2					1	1.8
<b>Diptera</b>								
<i>Lyophlaeba pictinervis</i> (Bombyliidae)			1	1.7			1	1.8
<b><i>Scaeva melanostoma</i> (Syrphidae)</b>	5	<b>11.1</b>	17	<b>29.3</b>	25	<b>37.3</b>	17	<b>30.4</b>
<i>Mesograpta philippi</i> (Syrphidae)	2	4.4	2	3.4			1	1.8
<i>Villa</i> spp. (Bombyliidae)	1	2.2	6	10.3	1	1.5	2	3.6
Bombyliidae sp. 1	3	6.7	3	5.2	1	1.5		
Bombyliidae sp. 2	1	2.2	1	1.7	1	1.5	1	1.8
Tachinidae	2	4.4	4	6.9			1	1.8
Otros Diptera no identificados			1	1.7				
<b>Lepidoptera</b>								
<b><i>Cosmosatyrus chilensis</i> (Satyridae)</b>	13	<b>28.9</b>	1	<b>1.7</b>	20	<b>29.9</b>	23	<b>41.1</b>
Pieridae							1	1.8
Satyridae sp. 1							1	1.8
Satyridae sp. 2								
<i>Yramea</i> spp. (Nymphalidae)					1	1.5		
<b>Total</b>	<b>45</b>		<b>58</b>		<b>67</b>		<b>56</b>	

Tabla 2.- cont.

	Exclusión de aves				Exclusión total				N° total de visitas	% de visitas
	Sin Nitrógeno		Con Nitrógeno		Sin Nitrógeno		Con Nitrógeno			
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
<b>Hymenoptera</b>										
<i>Bombus dahlbomii</i> (Apidae)			8	15.1			3	4.0	11	2.4
<i>Caenolictus</i> spp. (Halictidae)									1	0.2
<i>Centris nigerrima</i> (Anthophoridae)			2	3.8			1	1.3	5	1.1
<i>Heterosarus</i> sp. (Andrenidae)	13	40.6	1	1.9	6	8.8	35	46.7	101	22.2
<i>Lipanthus</i> sp. (Andrenidae)			1	1.9	1	1.5	7	9.3	24	5.3
<i>Megachile semirufa</i> (Megachilidae)					1	1.5	3	4.0	4	0.9
Otros Hymenoptera no identificados			2	3.8			1	1.3	5	1.1
<b>Diptera</b>										
<i>Lyophaebla pictinervis</i> (Bombyliidae)							1	1.3	3	0.7
<i>Scaeva melanostoma</i> (Syrphidae)	10	31.3	2	3.8	18	26.5	9	12.0	103	22.7
<i>Mesograptia philippi</i> (Syrphidae)									5	1.1
<i>Villa</i> spp. (Bombyliidae)			5	9.4			7	9.3	22	4.8
Bombyliidae sp. 1									7	1.5
Bombyliidae sp. 2			10	18.9					14	3.1
Tachinidae			7	13.2			2	2.7	16	3.5
Otros Diptera no identificados									1	0.2
<b>Lepidoptera</b>										
<i>Cosmosatyrus chilensis</i> (Satyridae)	9	28.1	14	26.4	42	61.8	5	6.7	127	28.0
Pieridae									1	0.2
Satyridae sp. 1									1	0.2
Satyridae sp. 2							1	1.3	1	0.2
<i>Yramea</i> spp. (Nymphalidae)			1	1.9					2	0.4
<b>Total</b>	<b>32</b>		<b>53</b>		<b>68</b>		<b>75</b>		<b>454</b>	<b>100.0</b>



**Figura 19a.** *Cosmosatyrus chilensis* (Satyridae) polinizando los floretes de un capítulo floral de un arbusto de *Chuquiraga oppositifolia*.



**Figura 19b.** *Scaeva melanostoma* (Syrphidae) polinizando los floretes de un capítulo floral de un arbusto de *Chuquiraga oppositifolia*.

### ***1.2.- Efectos sobre los patrones de visita de los insectos polinizadores***

La tasa de visita de insectos polinizadores (TVP) sobre los arbustos de *C. oppositifolia*, expresada como el número promedio de individuos que visitaron capítulos de arbustos en observaciones de 10 min, fue baja; solamente  $1,15 \text{ visitas} \pm 0,12 \text{ (1 E.E.)} / 10 \text{ min}$ . Ninguno de los tres factores (i.e., reptiles, aves, nitrógeno) tuvo efectos significativos sobre la TVP, ni tampoco hubo interacción entre los factores (Tabla 3), aunque se observó una tendencia hacia un aumento en la TVP sobre arbustos al interior de parcelas desde las cuales las lagartijas *Liolaemus* fueron excluidas (Fig. 20). Por su lado, la duración promedio de las visitas de los insectos polinizadores (DVP) resultó ser de  $23 \pm 3 \text{ (1 E.E.) s}$ . La exclusión de *Liolaemus*, y no así la de aves *Muscisaxicola* o la adición de N al suelo, tuvo efectos negativos significativos sobre la DVP sobre los arbustos, sin observarse interacciones entre los factores (Tabla 4, Fig. 21).

### ***1.3.- Efectos sobre la producción de semillas***

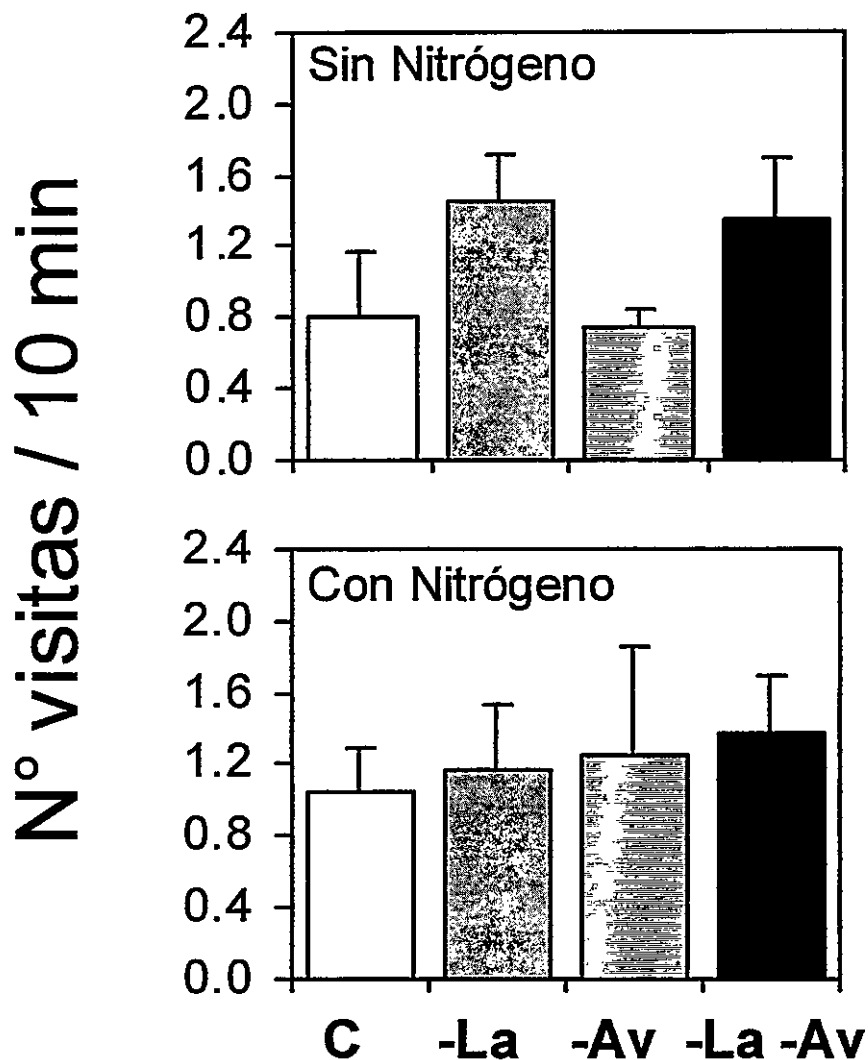
La exclusión de lagartijas *Liolaemus* resultó en un aumento significativo de entre dos y cuatro veces en: i) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto de *C. oppositifolia* (Tabla 5, Fig. 22a,b), ii) el número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto (Tabla 6, Fig. 22c,d), y iii) el porcentaje de ovarios que produjeron semillas (Tabla 7, Fig. 22e,f). En cambio, la exclusión de aves *Muscisaxicola* ni la adición de N al suelo, tuvo efectos significativos sobre el número de semillas producidas, ni tampoco hubo interacción entre los factores (Tabla 5-7, Fig. 22a-f).

**Tabla 3.** Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves), y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre la tasa de visita de insectos polinizadores en arbustos de *C. oppositifolia* (número promedio de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min), considerando a todos los grupos de polinizadores juntos, en un sitio de matorral subandino, a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central. n = seis réplicas por tratamiento, \* =  $p < 0,05$  – significativo.

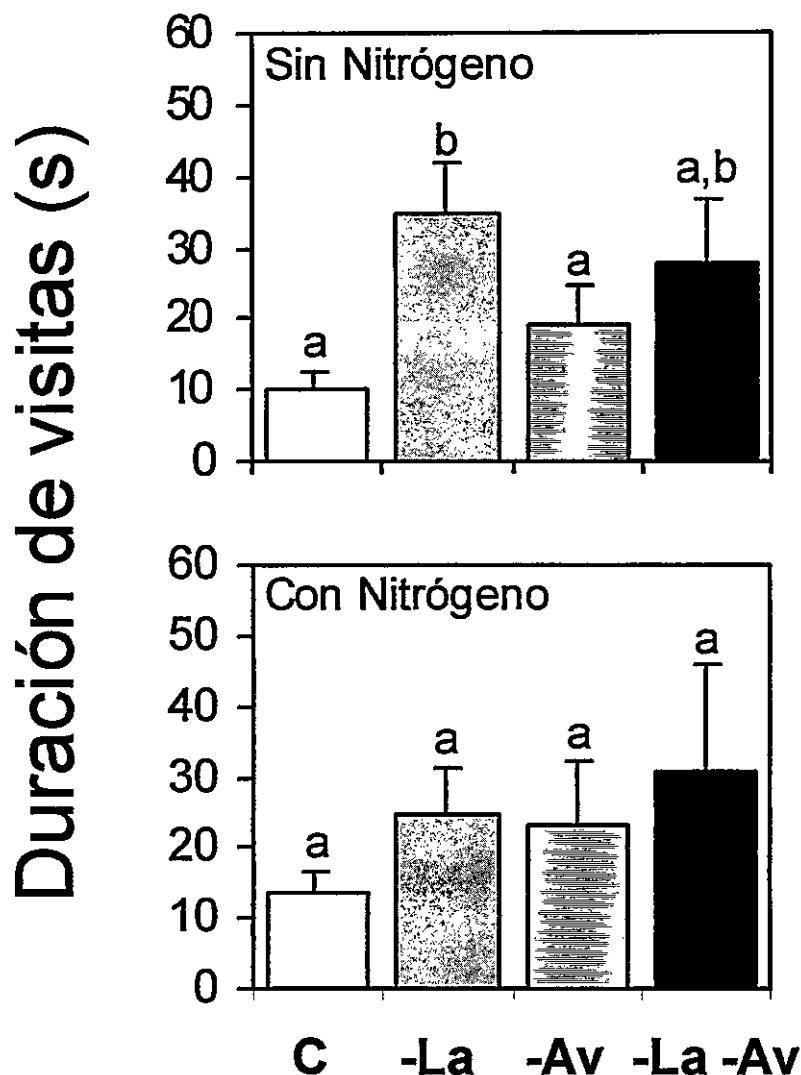
Fuente	g.l.	C.M.	F	p
Exclusión de reptiles (La)	1	1.635	2.079	0.157
Exclusión de aves (Av)	1	0.044	0.056	0.813
Adición de nitrógeno (N)	1	0.163	0.208	0.650
La x Av	1	0.000	0.000	0.976
La x N	1	0.846	1.076	0.305
Av x N	1	0.255	0.325	0.571
La x Av x N	1	0.000	0.001	0.971
Error	40	0.786		

**Tabla 4.** Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves), y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre la duración de visitas de insectos polinizadores (s) en arbustos de *C. oppositifolia*, considerando a todos los grupos de polinizadores juntos, en un sitio de matorral subandino, a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central. n = seis réplicas por tratamiento, \* =  $p < 0,05$  – significativo.

Fuente	g.l.	C.M.	F	p
Exclusión de reptiles (La)	1	2076.971	5.348	0.025*
Exclusión de aves(Av)	1	231.022	0.594	0.445
Adición de nitrógeno (N)	1	0.230	0.000	0.980
La x Av	1	281.904	0.725	0.399
La x N	1	154.745	0.398	0.531
Av x N	1	134.588	0.346	0.559
La x Av x N	1	129.510	0.333	0.566
Error	40	388.340		



**Figura 20.** Tasa de visita de insectos polinizadores sobre arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* (número promedio de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min) bajo distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y aves) y de adición de nitrógeno al suelo, considerando a todos los grupos de polinizadores juntos, en un sitio de matorral subandino de la Cordillera de Los Andes a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central. C = Control, -La = Exclusión de reptiles, -Av = Exclusión de aves, -La -Av = Exclusión de ambos depredadores. n = seis réplicas por tratamiento. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. No hubo diferencias significativas entre tratamientos ( $p > 0,05$ ) según pruebas *a posteriori* de Tukey.



**Figura 21.** Duración de visitas (s) de insectos polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* bajo distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y aves) y de adición de nitrógeno al suelo, considerando a todos los grupos de polinizadores juntos. C = Control, -La = Exclusión de reptiles, -Av = Exclusión de aves, -La -Av = Exclusión de ambos depredadores. n = seis réplicas por tratamiento. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Tratamientos con letras diferentes dentro y entre cada gráfico difieren significativamente ( $p < 0,05$ , prueba *a posteriori* de Tukey).

**Tabla 5.** Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves) y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre el porcentaje de capítulos que produjeron semillas por arbusto, en plantas de *C. oppositifolia*, en un sitio de matorral subandino, a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central. n = seis réplicas por tratamiento, \* =  $p < 0,05$  – significativo.

Fuente	g.l.	C.M.	F	p
Exclusión de reptiles (La)	1	4819.891	18.457	< 0.001*
Exclusión de aves (Av)	1	374.190	1.433	0.238
Adición de nitrógeno (N)	1	870.338	3.333	0.075
La x Av	1	4.538	0.017	0.896
La x N	1	0.030	0.0001	0.992
Av x N	1	260.923	0.999	0.324
La x Av x N	1	269.428	1.032	0.316
Error	40	261.1395		

**Tabla 6.** Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves) y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre el número de semillas producidas / capítulo / arbusto, en plantas de *C. oppositifolia*, en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central. n = seis réplicas por tratamiento, \* =  $p < 0,05$  – significativo.

Fuente	g.l.	C.M.	F	p
Exclusión de reptiles (La)	1	0.137	19.964	<0.001*
Exclusión de aves(Av)	1	0.005	0.771	0.385
Adición de nitrógeno (N)	1	0.014	2.080	0.157
La x Av	1	0.0003	0.050	0.824
La x N	1	0.0009	0.127	0.724
Av x N	1	0.006	0.914	0.345
La x Av x N	1	0.008	1.153	0.289
Error	40	0.007		

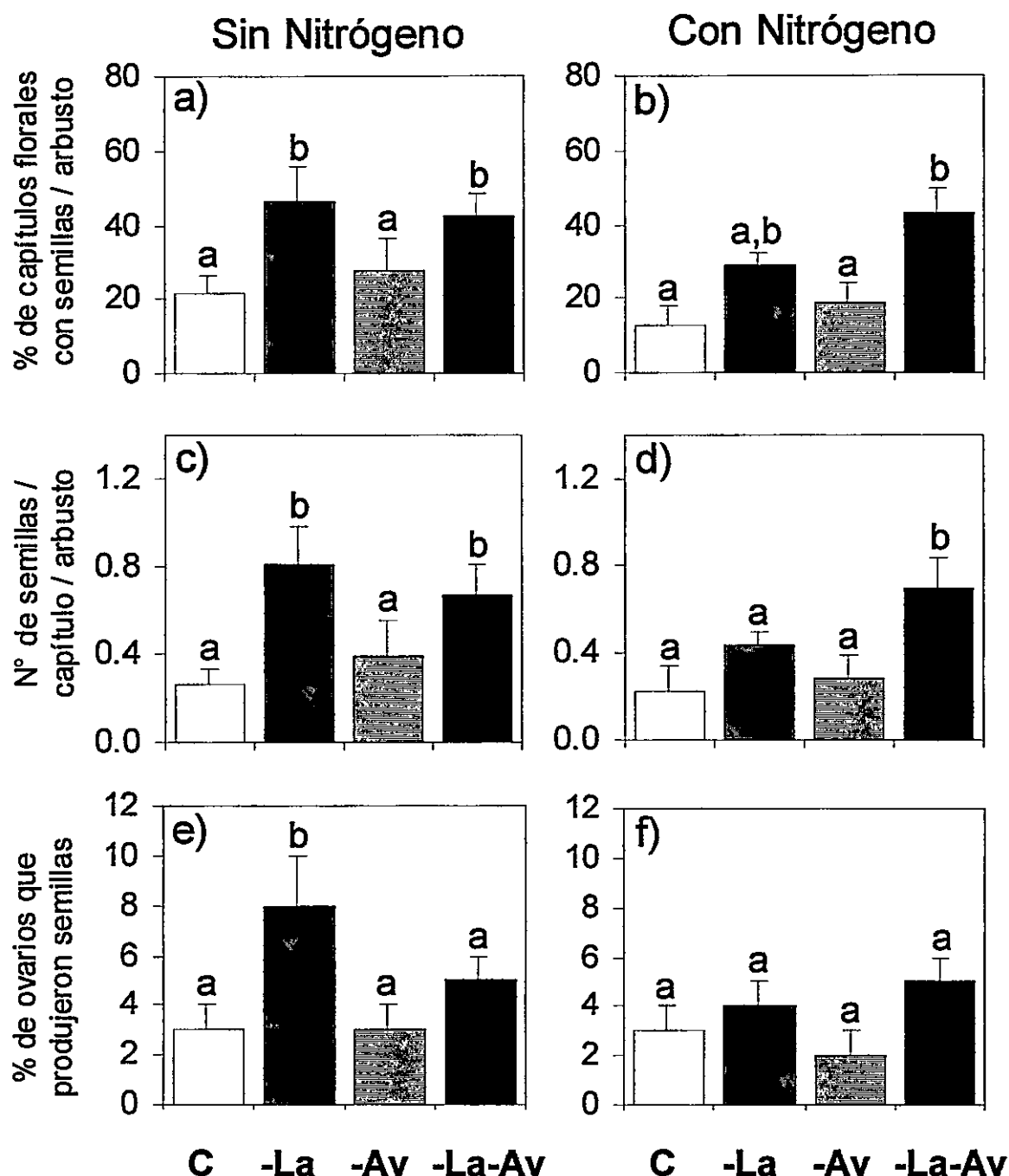


**Tabla 7.** Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves), y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre el porcentaje de ovarios que produjeron semillas, en plantas de *C. oppositifolia*, en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, Chile central. n = seis réplicas por tratamiento, \* =  $p < 0,05$  – significativo.

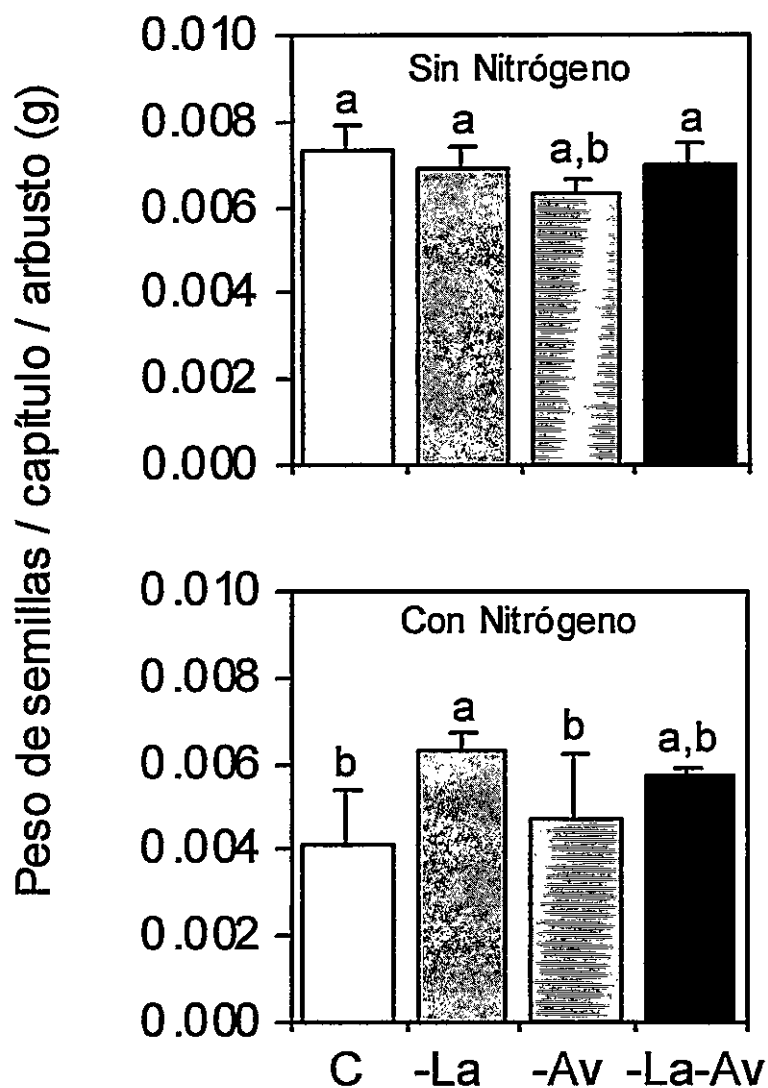
Fuente	g.l.	C.M.	F	p
Exclusión de reptiles (La)	1	209.752	14.374	<0.001*
Exclusión de aves(Av)	1	6.1204	0.419	0.521
Adición de nitrógeno (N)	1	2.7748	0.1902	0.666
La x Av	1	30.1784	2.068	0.158
La x N	1	2.7744	0.190	0.665
Av x N	1	3.3814	0.232	0.633
La x Av x N	1	1.9441	0.133	0.717
Error	40	14.5922		

**Tabla 8.** Análisis de Varianza de tres vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores (reptiles y/o aves), y de la adición de nitrógeno al suelo, sobre la calidad de las semillas producidas por la planta *C. oppositifolia*, expresado como el peso de las semillas / capítulo / arbusto, en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m., Chile central. n = seis réplicas por tratamiento, \* =  $p < 0,05$  – significativo.

Fuente	g.l.	C.M.	F	p
Exclusión de reptiles (La)	1	0.00002	2.503	0.121
Exclusión de aves(Av)	1	0.00000	0.188	0.667
Adición de nitrógeno (N)	1	0.00006	8.648	0.005*
La x Av	1	0.00000	0.003	0.954
La x N	1	0.00001	1.598	0.213
Av x N	1	0.00000	0.164	0.688
La x Av x N	1	0.00001	1.083	0.304
Error	40	0.00001		



**Figura 22.** Número de semillas expresado como el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto (a,b), número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto (c,d), y porcentaje de ovarios que produjeron semillas (e,f) en arbustos de *C. oppositifolia* sometidos a distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y/o aves) y de adición de nitrógeno, en el matorral subandino, Cordillera de Los Andes a 2600 m.s.n.m., Chile central. C = Control, -La = Exclusión de reptiles, -Av = Exclusión de aves, -La-Av = Exclusión de ambos depredadores. n = seis réplicas por tratamiento. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Tratamientos con letras diferentes para una misma variable respuesta difieren significativamente ( $p < 0,05$ , pruebas *a posteriori* de Tukey).



**Figura 23.** Calidad de semillas expresada como el peso promedio de semillas / capítulo / arbusto (g), producidas por arbustos de *C. oppositifolia* sometidos a distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y aves) y de adición de nitrógeno, en un sitio de matorral subandino a 2600 m.s.n.m., Chile central. C = Control, -La = Exclusión de reptiles, -Av = Exclusión de aves, -La-Av = Exclusión de ambos depredadores. n = seis réplicas por tratamiento. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Tratamientos con letras diferentes dentro y entre cada gráfico difieren significativamente ( $p < 0,05$ , pruebas *a posteriori* de Tukey).

Sin embargo, la adición de N produjo efectos sobre la calidad de las semillas, expresado como el peso promedio de semillas / capítulo / arbusto; aquellos arbustos que recibieron N produjeron semillas significativamente más pequeñas que aquellos que no recibieron fertilizante (Tabla 8, Fig. 23). En cambio, la exclusión de reptiles o aves no tuvo efectos sobre el peso de las semillas producidas, sin encontrarse tampoco interacción entre los tres factores (Tabla 8).

#### ***1.4.- Ausencia de interacciones entre efectos de depredadores y adición de nitrógeno***

En vista de los resultados que sugieren: 1) una ausencia de interacciones estadísticas entre los efectos de depredadores (reptiles y aves) y la adición de nitrógeno al utilizar análisis de varianza de tres vías (ANOVA de tres vías) y 2) una ausencia de efectos significativos de la adición de N sobre la visita de polinizadores y el número de semillas producidas por *C. oppositifolia*, a continuación se analizará detallada y separadamente, los efectos de los depredadores, y luego aquellos de la adición de nitrógeno. Para ello, en el caso del análisis de los efectos de los depredadores, para cada uno de los cuatro tratamientos de exclusión de reptiles (lagartijas *Liolaemus*) y/o aves (*Muscisaxicola*), se juntaron los datos de los arbustos que no recibieron N con aquellos que sí lo recibieron (total de réplicas / tratamiento = 12). Para el caso del análisis de los efectos de la adición de N al suelo, se compararon los 24 arbustos que no recibieron N con aquellos 24 que sí lo recibieron, sin considerar presencia o ausencia de reptiles y/o aves.

## 2.- Efectos descendentes de la exclusión de depredadores (reptiles y aves)

### 2.1.- Efectos sobre la identidad de los polinizadores

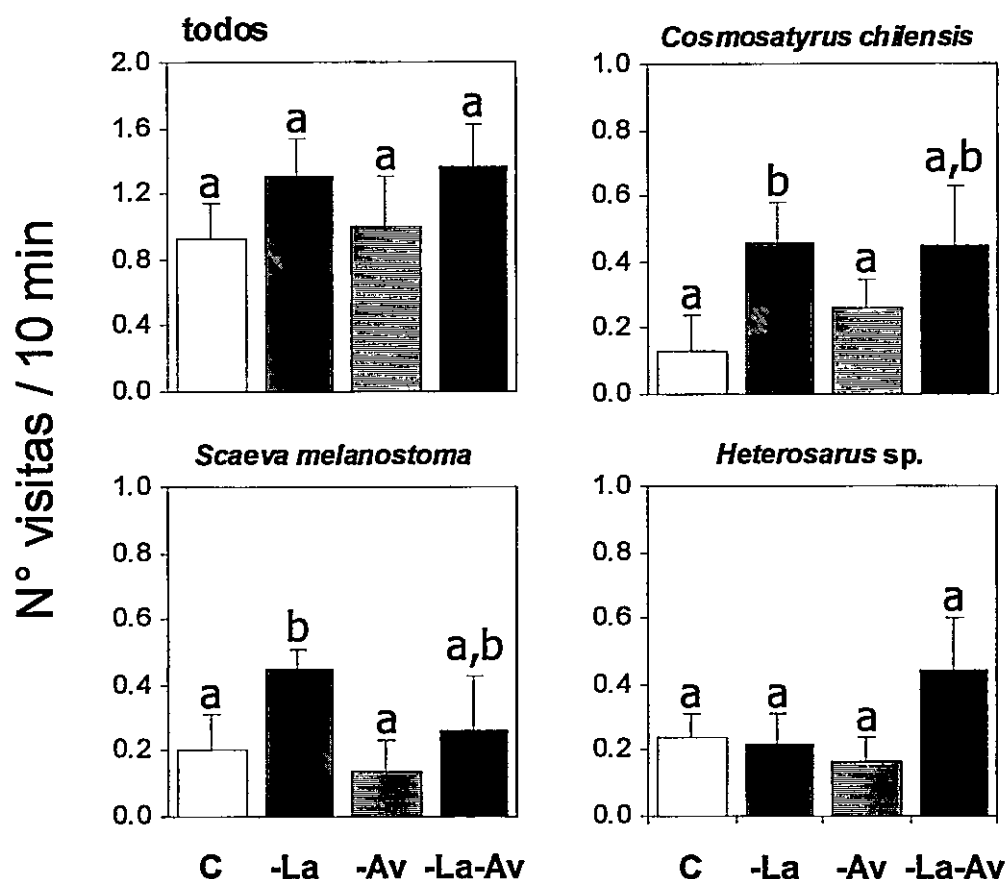
Como mencionado anteriormente para el análisis global (exclusión de depredadores y/o adición de N), los 48 arbustos de *C. oppositifolia* en este experimento fueron visitados por 18 taxa de insectos polinizadores, efectuando un total de 454 visitas (Tabla 9). Los taxa más importantes (porcentaje de visitas) fueron la mariposa *Cosmosatyrus chilensis* (28,0% del total de visitas) (Fig. 19a), la mosca *Scaeva melanostoma* (22,7%) (Fig. 19b), y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp. (22,2%) (Tabla 9). Los porcentajes de visitas realizados por los distintos taxa sobre arbustos, bajo los distintos tratamientos de exclusión de depredadores, no difirieron significativamente de aquellos sobre arbustos control (Pruebas Pareadas de Wilcoxon, todas las comparaciones con respecto al control,  $0,23 < p < 0,90$ ). Los tres polinizadores más frecuentes fueron los que realizaron el mayor porcentaje de la visitas sobre los arbustos bajos los cuatro tratamientos (Tabla 9).

### 2.2.- Efectos sobre los patrones de visita de los insectos polinizadores

Considerando al conjunto completo de insectos polinizadores, la exclusión de reptiles (lagartijas del género *Liolaemus*) ni de aves del género *Muscisaxicola* alteró la tasa de visita de polinizadores (TVP) sobre los arbustos (Fig. 24, Tabla 10), aunque se observó una tendencia hacia un aumento en la TVP en ausencia de *Liolaemus* (Fig. 24, Tabla 10). Tampoco hubo un efecto de interacción entre reptiles y aves (Tabla 10).

**Tabla 9.** Taxa de insectos polinizadores, y número (N) y porcentaje (%) de visitas que cada uno de ellos realizó sobre arbustos de *Chusquea oppositifolia* bajo cuatro tratamientos distintos de exclusión de depredadores, en un sitio a 2600 m s.n.m. en el matorral subandino en la Cordillera de Los Andes, Chile central. n = 12 réplicas por tratamiento. Se destacan en negrita los tres polinizadores que realizaron los mayores porcentajes de las visitas.

	Control		Exclusión de reptiles		Exclusión de aves		Exclusión total		Número total de visitas	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
<b>Hymenoptera</b>										
<i>Bombus dahlbomii</i> (Apidae)	1	1.0	2	1.6	8	9.4	3	2.1	11	2.4
<i>Caenolictus</i> spp. (Halictidae)							1	0.7	1	0.2
<i>Centris nigerima</i> (Anthophoridae)	26	25.2	20	16.3	14	16.5	41	28.7	101	22.2
<i>Heterosarus</i> sp. (Andrenidae)	12	11.7	3	2.4	1	1.2	8	5.6	24	5.3
<i>Liphanthus</i> sp. (Andrenidae)							4	2.8	4	0.9
<i>Megachile semirufa</i> (Megachilidae)							1	0.7	5	1.1
Otros Hymenoptera no identificados	1	1.0	1	0.8	2	2.4	1	0.7		
<b>Diptera</b>										
<i>Lyophlaeba picinervis</i> (Bombyliidae)	1	1.0	1	0.8			1	0.7	3	0.7
<i>Scaeva melanostoma</i> (Syrphidae)	22	21.4	42	34.1	12	14.1	27	18.9	103	22.7
<i>Mesograpta philippii</i> (Syrphidae)	4	3.9	1	0.8					5	1.1
<i>Villa</i> spp. (Bombyliidae)	7	6.8	3	2.4	5	5.9	7	4.9	22	4.8
<i>Bombyliidae</i> sp. 1	6	5.8	1	0.8					7	1.5
<i>Bombyliidae</i> sp. 2	2	1.9	2	1.6	10	11.8			14	3.1
Tachinidae	6	5.8	1	0.8	7	8.2	2	1.4	16	3.5
Otros Diptera no identificados	1	1.0							1	0.2
<b>Lepidoptera</b>										
<i>Cosmosatyrus chilensis</i> (Satyridae)	14	13.6	43	35.0	23	27.1	47	32.9	127	28.0
Pieridae			1	0.8					1	0.2
Satyridae sp. 1			1	0.8			1	0.7	1	0.2
Satyridae sp. 2							1	0.7	1	0.2
<i>Yramea</i> spp. (Nymphalidae)			1	0.8	1	1.2			2	0.4
<b>Total</b>	103		85		123		143		454	100.0

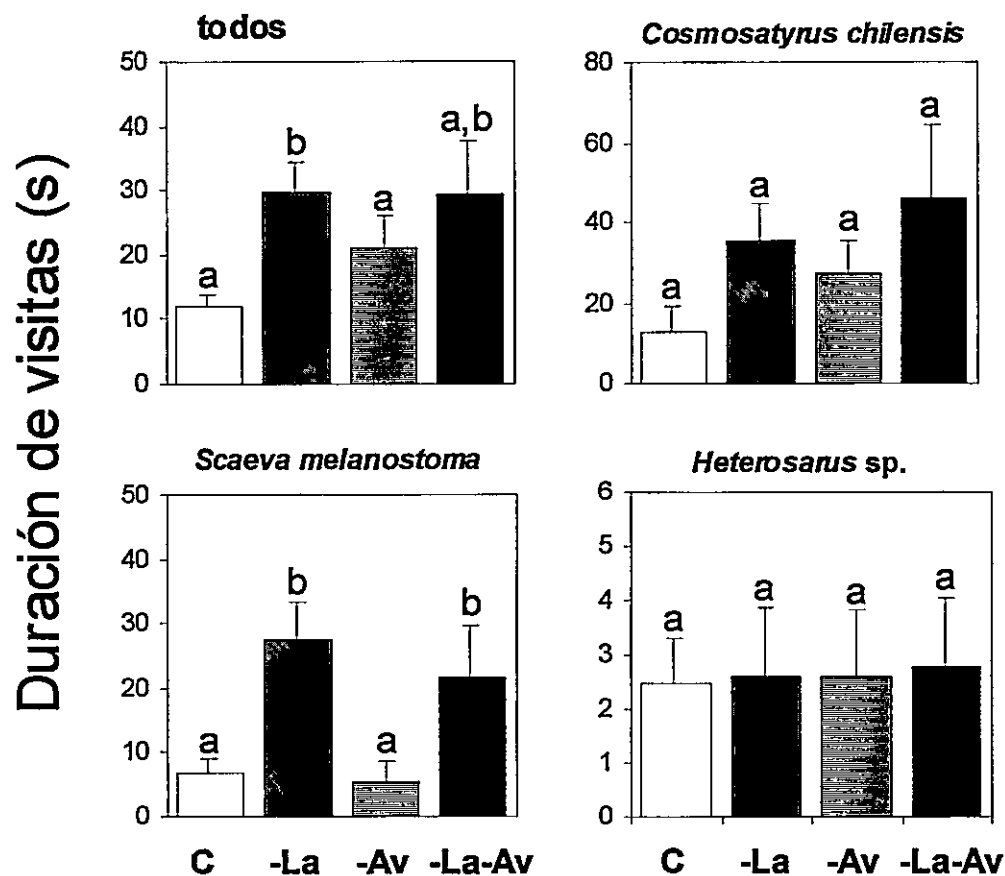


**Figura 24.** Tasa de visita de insectos polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* (número de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min) bajo distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y aves), considerando a todos los grupos de polinizadores combinados, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus sp.* en un sitio a 2600 m.s.n.m., cercano a Valle Nevado. C = Control, -La = Exclusión de reptiles, -Av = Exclusión de aves, -La -Av = Exclusión de ambos depredadores. n = 12 réplicas por tratamiento. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Tratamientos con letras diferentes en cada gráfico difieren significativamente ( $p < 0,05$ , pruebas *a posteriori* de Tukey).

Al analizar por separado los efectos de la exclusión de depredadores sobre los tres taxa de polinizadores más frecuentes, se encontró que la exclusión de reptiles (pero no de aves), resultó en un aumento de entre dos y tres veces en la TVP de la mariposa *C. chilensis* (Fig 24, Tabla 10), y de la mosca *S. melanostoma* (Fig. 24, Tabla 10), sin encontrarse interacción entre factores, tanto en la mariposa (Tabla 10) como en la mosca (Tabla 10). En cambio, la exclusión de depredadores no afectó la TVP de la abeja *Heterosarus* sp. (Fig. 24, Tabla 10).

Por otro lado, considerando a todos los polinizadores conjuntamente, la exclusión de las reptiles aumentó la duración promedio de las visitas de los polinizadores (DVP) sobre los arbustos, desde 12 s en controles a 30 s en exclusiones de reptiles (Fig. 25, Tabla 11). Considerando individualmente a los polinizadores más frecuentes, la exclusión de reptiles (pero no de aves) resultó en un aumento de cuatro veces en la DVP en el caso de la mosca *S. melanostoma*, de 7 a 27 s (controles vs. exclusión de reptiles) (Fig. 25, Tabla 11). En cambio, reptiles ni aves afectaron la DVP en el caso de la mariposa *C. chilensis* (Fig. 25, Tabla 11) ni en *Heterosarus* sp. (Fig. 25, Tabla 11).





**Figura 25.** Duración de visitas (s) de insectos polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* bajo distintos tratamientos de exclusión de depredadores (reptiles y aves), considerando a todos los grupos de polinizadores combinados, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus sp.* en un sitio a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado. Simbología de tratamientos de acuerdo a Fig. 24. n = 12 réplicas por tratamiento. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Tratamientos con letras diferentes en cada gráfico difieren significativamente ( $p < 0,05$ , pruebas *a posteriori* de Tukey).

**Tabla 10.** Análisis de Varianza de dos vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores sobre la tasa de visita de insectos polinizadores en arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* (número promedio de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min), considerando a todos los grupos de polinizadores juntos, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp. en un sitio de matorral subandino, a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, en la Cordillera de los Andes, Chile central. n = 12 réplicas por tratamiento. \* =  $p < 0.05$  – significativo.

Fuente	g.l.	C.M.	F	p
<b>todos</b>				
Exclusión de reptiles (La)	1	0.079	3.070	0.087
Exclusión de aves (Av)	1	0.0007	0.027	0.870
La x Av	1	0.00004	0.001	0.969
Error	44	0.026		
<b><i>Cosmosatyrus chilensis</i></b>				
Exclusión de reptiles (La)	1	0.066	4.132	0.048 *
Exclusión de aves (Av)	1	0.005	0.318	0.576
La x Av	1	0.011	0.700	0.408
Error	44	0.016		
<b><i>Scaeva melanostoma</i></b>				
Exclusión de reptiles (La)	1	0.046	4.065	0.049 *
Exclusión de aves (Av)	1	0.030	2.666	0.110
La x Av	1	0.013	1.136	0.292
Error	44	0.011		
<b><i>Heterosarus</i> sp.</b>				
Exclusión de reptiles (La)	1	0.012	0.991	0.325
Exclusión de aves (Av)	1	0.003	0.224	0.638
La x Av	1	0.021	1.775	0.190
Error	44	0.012		

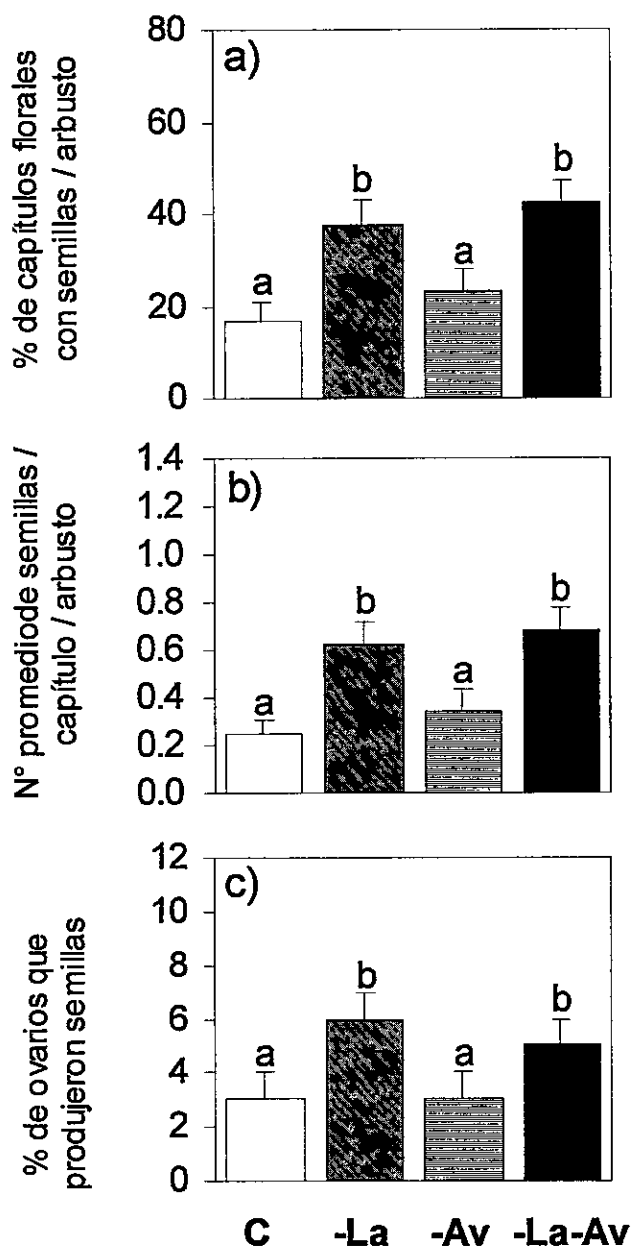
**Tabla 11.** Análisis de Varianza de dos vías evaluando el efecto de la exclusión de depredadores sobre la duración de visitas de insectos polinizadores (s) en arbustos de *Chuquiraga oppositifolia*, considerando a todos los grupos de polinizadores juntos, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp. en un sitio de matorral subandino, a 2600 m s.n.m., sector de Valle Nevado, en la Cordillera de los Andes, Chile central. n = 12 réplicas por tratamiento. \* =  $p < 0.05$  – significativo.

Fuente	g.l.	C.M.	F	p
<b>todos</b>				
Exclusión de reptiles (La)	1	2076.971	5.729	0.021*
Exclusión de aves(Av)	1	231.022	0.637	0.429
La x Av	1	281.904	0.778	0.383
Error	44	262.561		
<b><i>Cosmosatyus chilensis</i></b>				
Exclusión de reptiles (La)	1	1.012	1.750	0.193
Exclusión de aves(Av)	1	1.085	1.880	0.178
La x Av	1	0.095	1.100	0.027
Error	44	0.579		
<b><i>Scaeva melanostoma</i></b>				
Exclusión de lagartijas (La)	1	3.625	9.056	0.004*
Exclusión de aves(Av)	1	1.381	3.451	0.070
La x Av	1	0.217	0.542	0.466
Error	44	0.400		
<b><i>Heterosarus</i> sp.</b>				
Exclusión de lagartijas (La)	1	0.004	0.023	0.881
Exclusión de aves(Av)	1	0.001	0.006	0.940
La x Av	1	0.010	0.068	0.800
Error	44	0.154		

### 2.3.- Efectos sobre la producción y calidad de semillas

Los resultados del experimento de exclusión de depredadores sugieren que las lagartijas *Liolaemus* produjeron efectos indirectos negativos importantes sobre la producción de semillas en arbustos de *C. oppositifolia*. La exclusión de reptiles resultó en un aumento de dos veces en el porcentaje promedio de capítulos que desarrollaron semillas / arbusto (%CFS), con un aumento de 17 a 38% en controles vs. exclusiones de reptiles, respectivamente (Fig. 26a, ANOVA de dos vías,  $F_{\text{reptiles}} = 17,90$ ;  $p < 0,01$ ). La exclusión de reptiles incrementó el número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto (NSC) de 0,25 a 0,62 (Fig. 26b,  $F_{\text{reptiles}} = 16,24$ ;  $p < 0,01$ ), mientras que el porcentaje promedio de ovarios que produjeron semillas (%OS) subió de 3 a 6% en controles vs. exclusiones de reptiles, respectivamente (Fig. 26c,  $F_{\text{reptiles}} = 13,90$ ;  $p < 0,01$ ). En cambio, el número de semillas producidas, expresado como %CFS, NSC, y %OS, no fue afectado por la exclusión de aves (Fig. 26,  $F_{\text{aves}}$  para %CFS = 1,39,  $p = 0,25$ ;  $F_{\text{aves}}$  para NSC = 0,65;  $p = 0,43$ ; y  $F_{\text{aves}}$  para %OS = 0,41;  $p = 0,53$ ). Tampoco hubo interacción entre los factores reptiles y aves ( $F_{\text{La} \times \text{Av}}$  para %CFS = 0,02;  $p = 0,90$ ;  $F_{\text{La} \times \text{Av}}$  para NSC = 0,04;  $p = 0,84$ ; y  $F_{\text{La} \times \text{Av}}$  para %OS = 2,00;  $p = 0,16$ ).

Por otro lado, la exclusión de reptiles y/o aves no tuvo efectos sobre la calidad de las semillas producidas por los arbustos, expresado como el peso promedio de semillas / capítulo floral / arbusto, el cual no difirió entre arbustos sometidos a los distintos tratamientos de exclusión (Fig. 27, ANOVA de dos vías,  $F_{\text{reptiles}} = 2,14$ ;  $p = 0,15$ ;  $F_{\text{aves}} = 0,69$ ;  $p = 0,69$ ;  $F_{\text{La} \times \text{Av}} = 0,003$ ;  $p = 0,96$ ).



**Figura 26.** Número de semillas expresado como a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas, en arbustos de *C. oppositifolia* sometidos a distintos tratamientos de exclusión de depredadores, en un sitio a 2600 m s.n.m., Chile central. Simbología de tratamientos de acuerdo a Fig. 24.  $n = 12$  réplicas por tratamiento. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Tratamientos con letras diferentes para una misma variable respuesta difieren significativamente ( $p < 0,05$  pruebas *a posteriori* de Tukey).

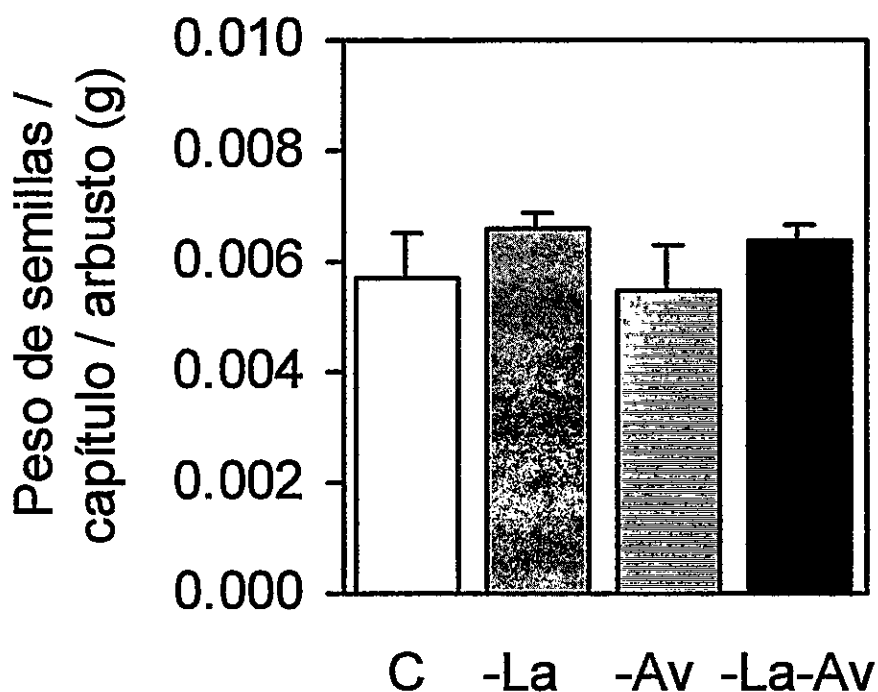


Figura 27. Calidad de semillas, expresada como el peso promedio de semillas / capitulo / arbusto (g), producidas por arbustos de *C. oppositifolia* sometidas a distintos tratamientos de exclusión de depredadores, en un sitio a 2600 m s.n.m., Chile central. Simbología de tratamientos de acuerdo a Fig. 24.  $n = 12$  réplicas por tratamiento. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. No hubo diferencias significativas entre tratamientos ( $p > 0,05$ ) según pruebas *a posteriori* de Tukey.

### 3.- Experimento natural para evaluar los efectos de *Liolaemus bellii* en el sector de Valle Nevado a 2600 m s.n.m.

#### 3.1.- Identidad de los polinizadores

Se determinó que los 40 arbustos incluidos en este experimento (20 arbustos creciendo junto a rocas habitadas por lagartijas *Liolaemus bellii* (176 observaciones) y 20 arbustos alejados de rocas (175 observaciones)), fueron visitados por 21 taxa de insectos polinizadores distintos, los cuales efectuaron un total de 477 visitas (Tabla 12). Los polinizadores más frecuentes (porcentaje de visitas) fueron, al igual que en el experimento de exclusión, la mariposa Satyridae *C. chilensis* (18,2% del total de visitas), la mosca Syrphidae *S. melanostoma* (17,6%), y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp. (14,0%) (Tabla 12, Fig. 19a,b). Otros polinizadores menos frecuentes fueron la abeja Andrenidae *Liphanthus* sp. (9,0%), moscas Bombyliidae *Villa* spp. (7,1%), otras moscas Bombyliidae (7,6%), moscas Tachinidae (5,2%), y otras mariposas Satyridae (3,8%). El porcentaje de visitas que realizaron los distintos taxa de polinizadores sobre plantas junto a rocas vs. sobre aquellas alejadas de rocas no difirió (Prueba Pareada de Wilcoxon,  $T = 135$ ;  $z = 0,091$ ;  $p = 0,93$ ). Los tres taxa más frecuentes fueron los que realizaron el mayor porcentaje de las visitas tanto sobre los arbustos creciendo junto a rocas como sobre aquellos alejados de rocas (Tabla 12).

**Tabla 12.** Lista de taxa de insectos polinizadores, y número y porcentaje de visitas que cada uno de ellos realizó sobre arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* creciendo al lado de rocas (Con Roca, n = 20) vs. alejado de ellas (Sin Roca, n = 20) en un sitio de matorral subandino en la Cordillera de Los Andes, Chile central. Se destacan en negrita los tres polinizadores que realizaron los mayores porcentajes de las visitas.

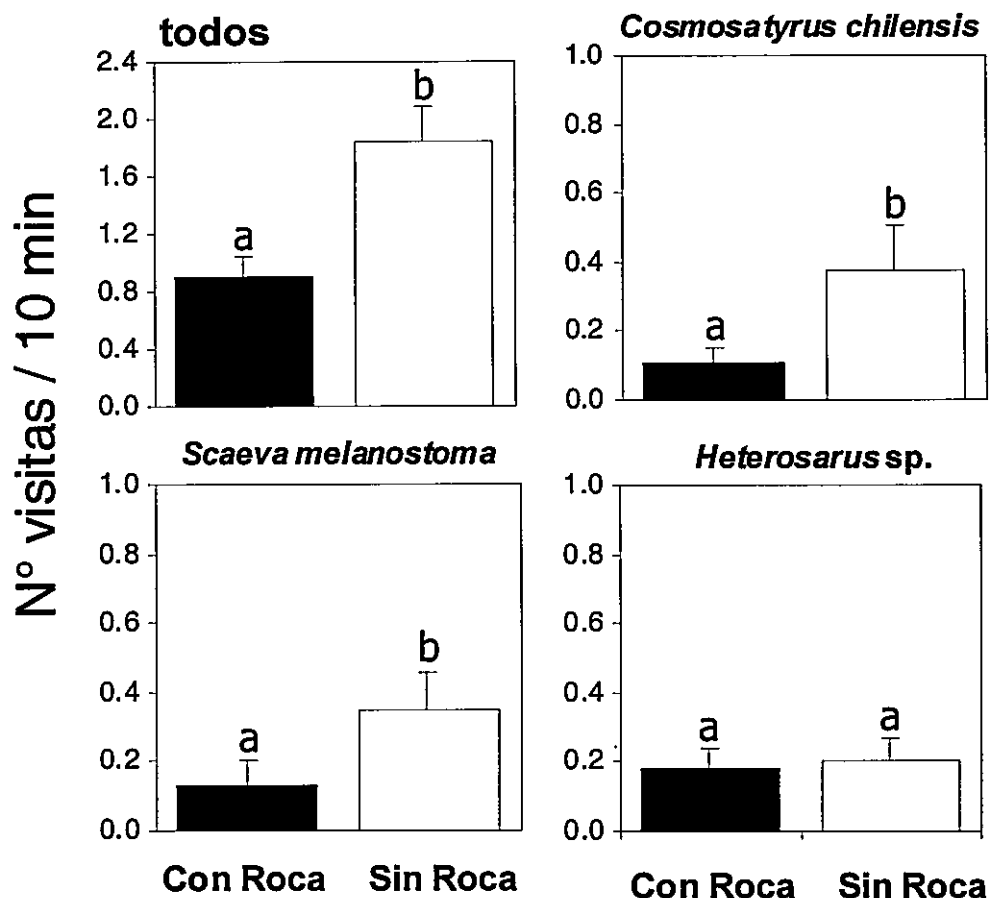
	N	N	%	%	N total de	% total de
	Sin Roca	Con Roca	Sin Roca	Con Roca	visitas	visitas
<b>Hymenoptera</b>						
<i>Bombus dahlbomii</i> (Apidae)	3	1	0.9	0.6	4	0.8
<i>Caenolictus</i> spp. (Halictidae)		2		1.3	2	0.4
<i>Colletes</i> sp. 1		1		0.6	1	0.2
<i>Corinura</i> sp. 1 (Halictidae)	2		0.6		2	0.4
<i>Centris nigerrima</i> (Anthophoridae)	10		3.1		10	2.1
<b><i>Heterosarus</i> sp. (Andrenidae)</b>	<b>35</b>	<b>32</b>	<b>10.9</b>	<b>20.4</b>	<b>67</b>	<b>14.0</b>
<i>Lipanthus</i> sp. (Andrenidae)	32	11	10.0	7.0	43	9.0
<i>Megachile semirufa</i> (Megachilidae)		2		1.3	2	0.4
<i>Megachile</i> sp. 1 (Megachilidae)	2		0.6		2	0.4
Vespidae	5		1.6		5	1.0
otros Hymenoptera no identificados	10	1	3.1	0.6	11	2.3
<b>Diptera</b>						
<i>Lyophlaeba pictinervis</i> (Bombyliidae)	5	6	1.6	3.8	11	2.3
<b><i>Scaeva melanostoma</i> (Syrphidae)</b>	<b>61</b>	<b>23</b>	<b>19.1</b>	<b>14.6</b>	<b>84</b>	<b>17.6</b>
<i>Mesograpta philippi</i> (Syrphidae)	8	8	2.5	5.1	16	3.4
<i>Villa</i> spp. (Bombyliidae)	19	15	5.9	9.6	34	7.1
Bombyliidae sp. 1	10	8	3.1	5.1	18	3.8
Bombyliidae sp. 2	15	3	4.7	1.9	18	3.8
Tachinidae	18	7	5.6	4.4	25	5.2
otros Diptera no identificados	7	3	2.2	1.9	10	2.1
<b>Lepidoptera</b>						
<b><i>Cosmosatyrus chilensis</i> (Satyridae)</b>	<b>67</b>	<b>20</b>	<b>20.9</b>	<b>12.7</b>	<b>87</b>	<b>18.2</b>
Pieridae no identificados	2	4	0.6	2.5	6	1.3
Satyridae sp. 1	8	10	2.5	6.4	18	3.8
<i>Yramea</i> spp. (Nymphalidae)	1		0.3		1	0.2
otros Lepidoptera no identificados						
<b>TOTAL</b>	<b>320</b>	<b>157</b>			<b>477</b>	<b>100</b>



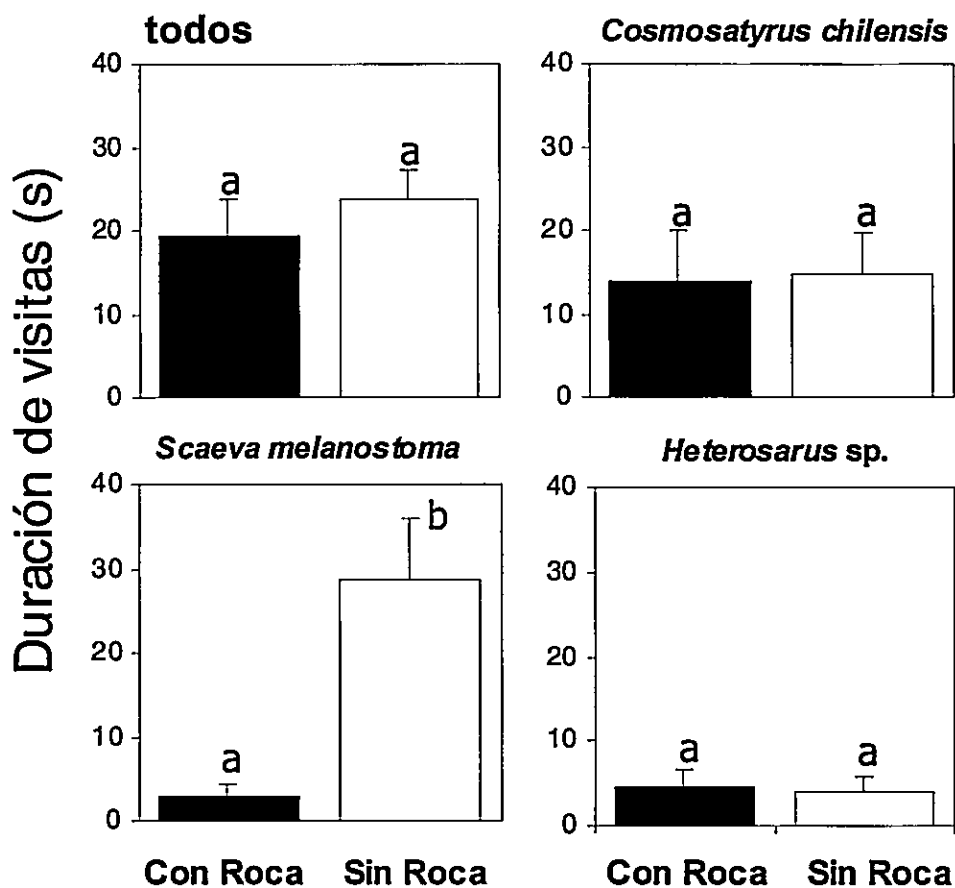
### 3.2.- Patrones de visita de los insectos polinizadores

En el experimento natural, los patrones de visita de polinizadores sobre arbustos creciendo junto a rocas habitadas por *Liolaemus bellii* resultaron ser claramente distintos de aquellos sobre arbustos alejados de rocas. La tasa de visita promedio de los polinizadores (TVP), considerando a todos los polinizadores juntos, fue baja, alcanzando solamente  $1,37 \pm 0,17$  (1 E.E.) visitas / 10 min. La TVP fue significativamente menor sobre arbustos junto a rocas (0,90 visitas / 10 min) que aquella sobre arbustos alejados de rocas (1,84 visitas / 10 min) (Fig. 28, Prueba t de Student,  $t = 3,18$ ; g.l. = 38;  $p < 0,01$ ). Es decir, arbustos creciendo alejados de rocas estarían recibiendo en promedio más del doble de visitas que los arbustos que crecen junto a rocas con presencia de lagartijas. Al considerar a los tres polinizadores más frecuentes por separado, se encontró que las TVP de la mariposa *C. chilensis* ( $t = 2,05$ ;  $p < 0,05$ ) y de la mosca *S. melanostoma* ( $t = 2,13$ ;  $p < 0,05$ ) fueron alrededor de tres veces mayores sobre plantas alejadas de rocas (Fig. 28), mientras que la TVP de la abeja *Heterosarus* sp. no difirió sobre arbustos con y sin rocas aledañas (Fig. 28,  $U = 194$ ;  $z = 0,18$ ;  $p = 0,85$ ).

Por otro lado, la duración de las visitas de los polinizadores (DVP) en cada visita sobre los arbustos resultó ser en promedio  $22 \pm 3$  s. La DVP, considerando a todos los polinizadores juntos, al igual que la de *C. chilensis* y la de *Heterosarus* sp., sobre arbustos junto a rocas no difirió de aquella sobre arbustos alejados de rocas (Fig 29, para todos juntos  $t = 0,81$ ; g.l. = 38;  $p = 0,43$ ; para *C. chilensis* Mann-Whitney  $U = 149$ ;  $z = 1,45$ ;  $p = 0,15$ ; y para *Heterosarus* sp.  $U = 188,5$ ;  $z = 0,33$ ;  $p = 0,74$ ).



**Figura 28.** Tasa de visita de insectos polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* (número promedio de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min) creciendo al lado de rocas (Con Roca n=20) vs. alejadas de ellas (Sin Roca n=20), considerando a todos los grupos de polinizadores combinados, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus sp.*, en un sitio dentro del matorral subandino a 2600 m s.n.m. cercano a Valle Nevado, Chile central. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Barras con letras diferentes en cada gráfico difieren significativamente ( $p < 0,05$ ).

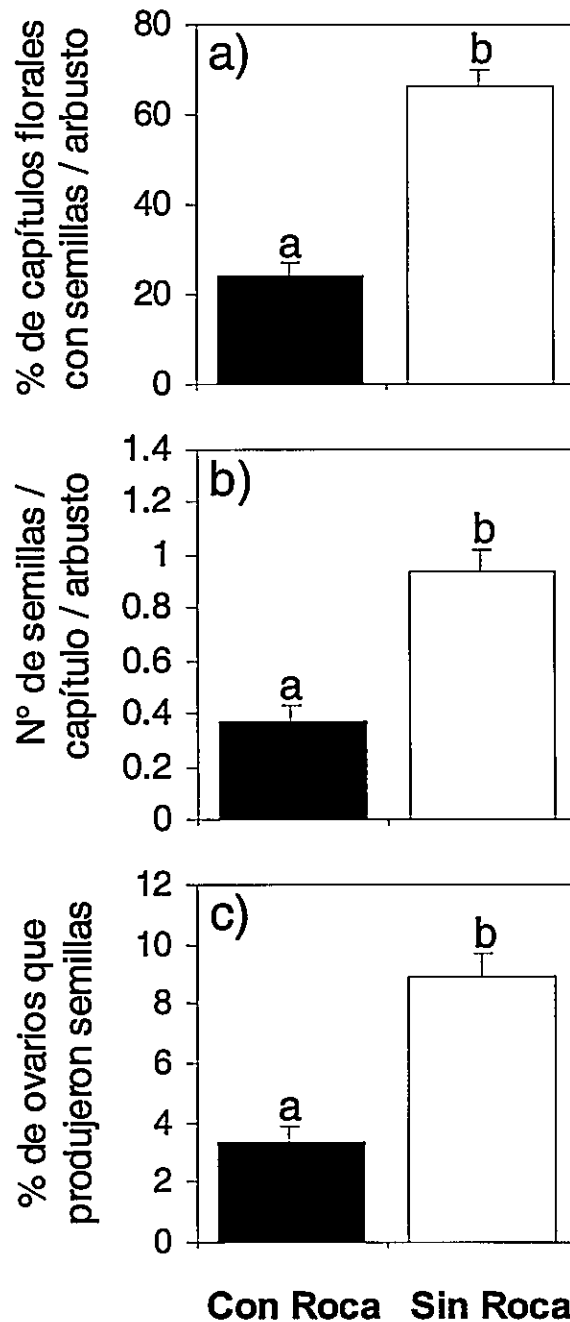


**Figura 29.** Duración de visitas (s) de insectos polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (Con Roca n=20) vs. alejadas de ellas (Sin Roca n=20), considerando a todos los grupos de polinizadores combinados, la mariposa Satyridae *C. chilensis*, la mosca Syrphidae *S. melanostoma*, y la abeja Andrenidae *Heterosarus* sp. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Barras con letras diferentes en cada gráfico difieren significativamente ( $p < 0,05$ ).

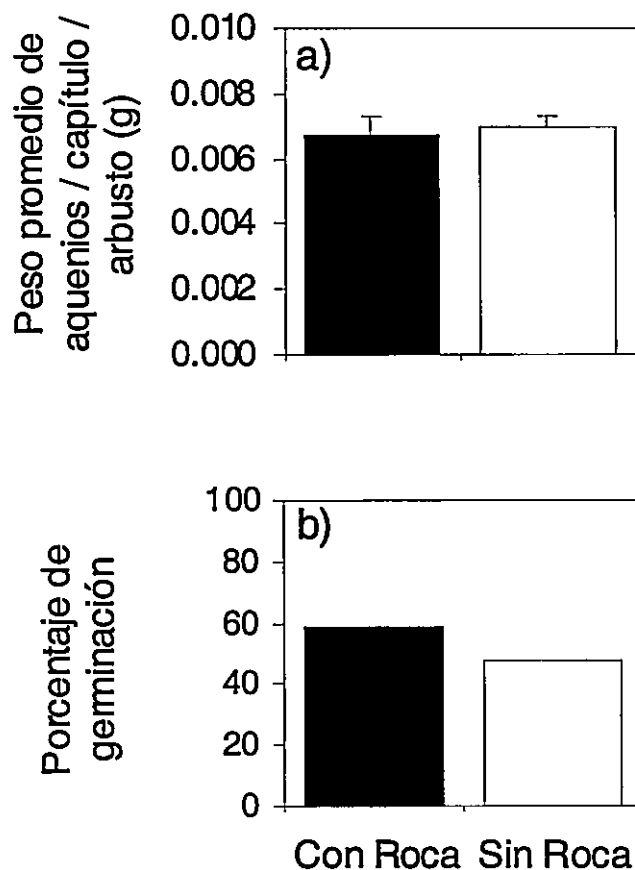
Sin embargo, las visitas de la mosca *S. melanostoma* fueron nueve veces más largas sobre arbustos creciendo alejado de rocas (3 s) en relación con aquellas sobre plantas junto a rocas (29 s) (Fig. 29,  $U = 116$ ;  $z = 2,43$ ;  $p < 0,01$ ).

### 3.3.- Producción y calidad de semillas

El número de semillas producidas por arbustos de *C. oppositifolia* creciendo junto a rocas fue significativamente menor que aquel producido por arbustos que estaban alejados de las rocas. El porcentaje promedio de capítulos florales que desarrollaron semillas / arbusto (%CFS) fue de 24% en arbustos creciendo junto a rocas vs. 67% en aquellos creciendo alejado de ellas (Fig. 30a, Prueba t de Student,  $t = 9,37$ ; g.l. = 38;  $p < 0,01$ ). El número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto (NSC) y el porcentaje promedio de ovarios que produjeron semillas (%OS) resultaron ser significativamente menores en arbustos junto a rocas (0,37 semillas / capítulo, y 3%, respectivamente) que en aquellos alejados de ellas (0,94 semillas y 9%) (Fig. 30b,c,  $U_{\text{para NSC}} = 21,5$ ;  $z = 4,85$ ;  $p < 0,01$  y  $U_{\text{para \%OS}} = 24,5$ ;  $z = 4,78$ ;  $p < 0,01$ ). En contraste, la calidad de las semillas producidas no difirió entre arbustos creciendo junto y alejado de rocas, expresado como: el peso promedio de los aquenios / capítulo floral / arbusto (Fig. 31a,  $t = 0,39$ ; g.l. = 38;  $p = 0,70$ ), y porcentaje de germinación (Fig. 31b, Prueba de Proporciones,  $z = 1,42$ ;  $p > 0,05$ ).



**Figura 30.** Número de semillas expresado como a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas en arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (n = 20) vs. alejadas de ellas (n = 20), en un sitio a 2600 m s.n.m. Las rocas al lado de las plantas presentaron lagartijas *Liolaemus bellii* residentes que se posaban sobre ellas. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Barras con letras diferentes para cada variable respuesta difieren significativamente ( $p < 0,05$ ).



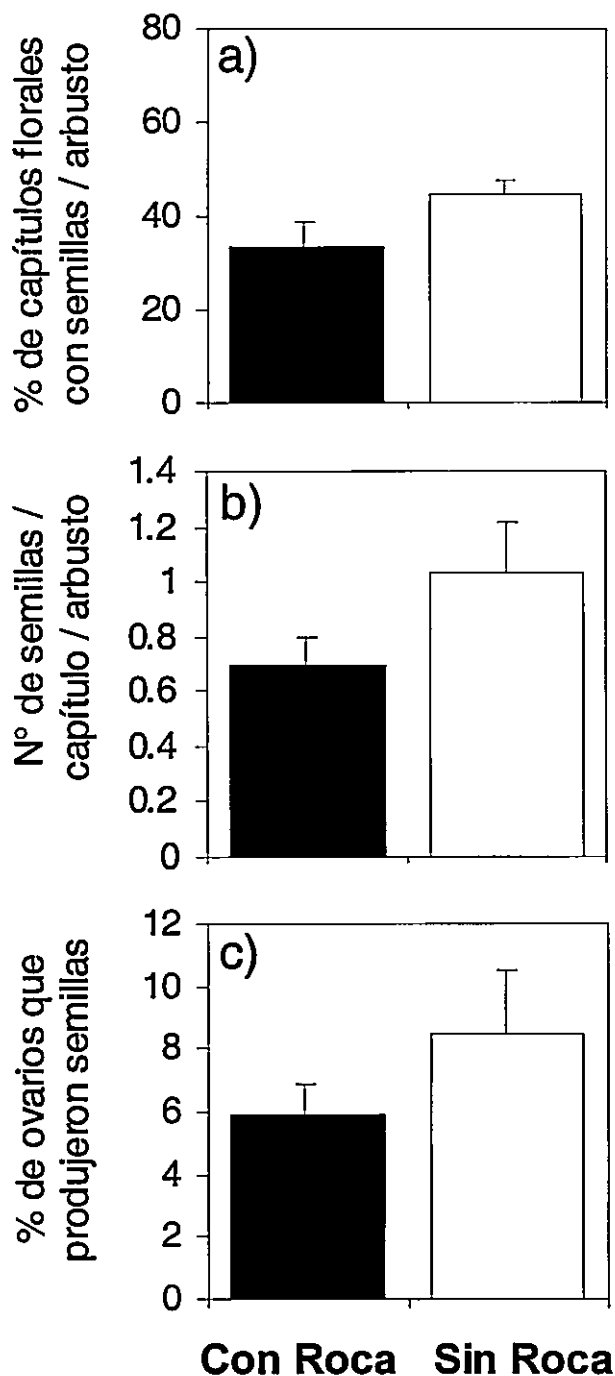
**Figura 31.** Calidad de semillas producidas expresada como a) el peso promedio + 1 E.E. de aquenios / capítulo / arbusto (g), y b) porcentaje de germinación, en plantas de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (n = 20) vs. alejadas de ellas (n = 20), en un sitio a 2600 m s.n.m. Las rocas al lado de los arbustos presentaron lagartijas *Liolaemus bellii* residentes que se posaban sobre ellas. No hubieron diferencias significativas entre tratamientos para ambas variables respuesta.

#### 4.- Experimentos naturales en otras tres localidades en el matorral subandino de Chile central

La generalidad de las diferencias en el número de semillas producidas por arbustos creciendo junto a rocas comparada con aquel de arbustos alejados de rocas fue puesta a prueba en una segunda temporada de crecimiento (octubre 2002 – mayo 2003) en otras tres localidades en el matorral subandino (2000 – 2700 m s.n.m.) a tres altitudes distintas.

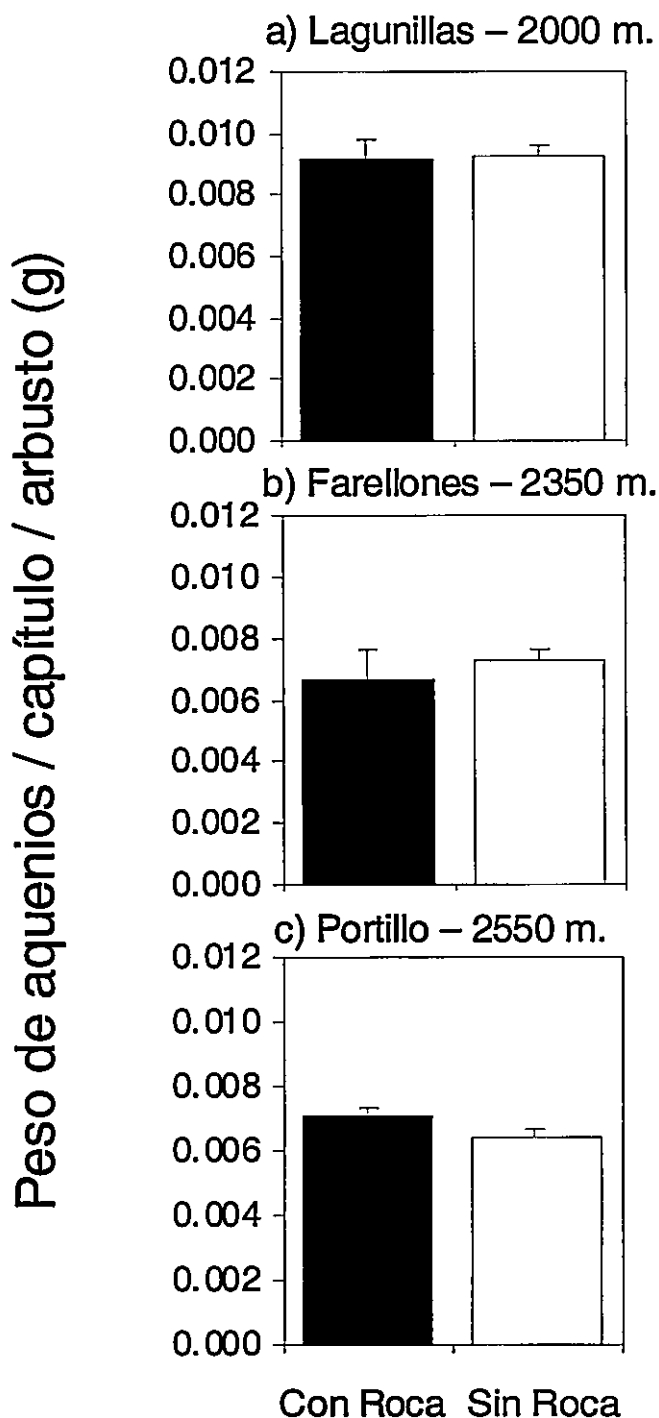
##### 4.1.- *Lagunillas a 2000 m s.n.m.*

El número de semillas producidas por *C. oppositifolia* no difirió significativamente entre arbustos que estaban creciendo junto a rocas vs. aquellos alejados de ellas, expresado como %CFS, siendo en promedio 33,8% en arbustos aledaños a rocas y 44,5% en arbustos alejados de ellas (Fig. 32a,  $t = 1,27$ ; g.l. = 18;  $p = 0,22$ ). De la misma manera, sólo se observó una tendencia de arbustos creciendo alejado de rocas a producir un mayor NSC (1,03 semillas / capítulo) que arbustos aledaños a rocas (0,69 semillas) (Fig. 32b,  $t = 0,97$ ;  $p = 0,35$ ), al igual que el %OS, el cual en promedio fue 9 y 6% en arbustos alejados y aledaños a rocas, respectivamente (Fig. 32c,  $t = 1,16$ ;  $p = 0,26$ ). La calidad (peso promedio de los aquenios / capítulo / arbusto) de las semillas producidas no difirió entre arbustos creciendo junto y alejados de rocas (Fig. 33a,  $t = 0,08$ ;  $p = 0,94$ ).



**Figura 32.** Número de semillas expresado como: a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas en arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas ( $n = 10$ ) vs. alejadas de ellas ( $n = 10$ ) en un sitio a 2000 m s.n.m., cercano a Lagunillas en el matorral subandino, Chile central, durante la temporada 2002-2003. Las rocas al lado de las plantas presentaron lagartijas *Liolaemus* spp. residentes que se posaban sobre ellas. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. No hubieron diferencias significativas entre tratamientos para las distintas variables respuestas.





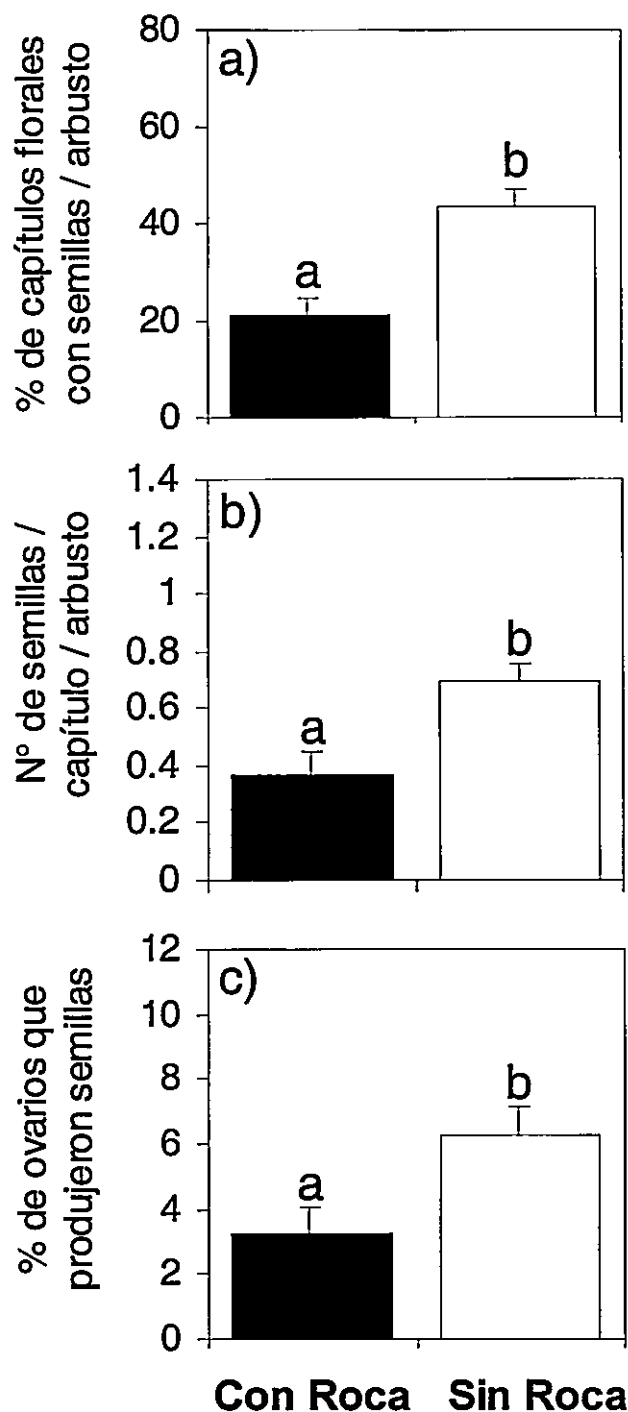
**Figura 33.** Calidad de semillas expresada como el peso promedio de aquenios / capítulo / arbusto (g) en arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (n = 10) vs. alejadas de ellas (n = 10) en tres localidades distintas en el matorral subandino, Chile central. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. No hubieron diferencias significativas entre tratamientos en los distintos sitios.

#### 4.2.- Farellones a 2350 m s.n.m.

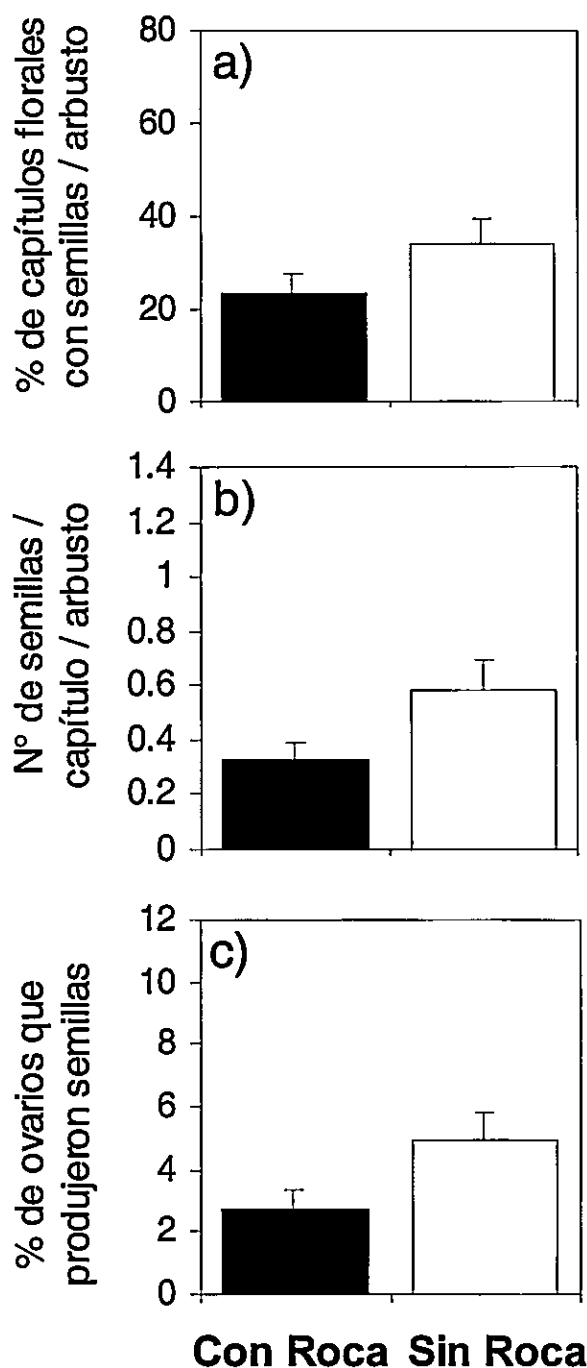
En el sitio a 2350 m s.n.m. cercano a la localidad de Farellones, el número de semillas producidas por arbustos de *C. oppositifolia* junto a rocas fue significativamente y dos veces menor que aquel producido por arbustos alejados de rocas. El %CFS fue de 21% en arbustos con roca vs. 44% en aquellos sin rocas (Fig. 34a,  $t = 3,36$ ; g.l. = 18;  $p < 0,01$ ). De la misma manera, el NSC y el %OS resultaron ser significativamente menores en arbustos junto a rocas (0,37 semillas / capítulo, y 3%, respectivamente) que en aquellos alejados de rocas (0,69 semillas y 6%) (Fig. 34b,c,  $t_{\text{para NSC}} = 2,41$ ;  $p < 0,05$ ; y  $t_{\text{para \%OS}} = 2,66$ ;  $p < 0,05$ ). En cambio, el peso promedio de los aquenios, no difirió entre arbustos con y sin rocas aledañas (Fig. 33b,  $U = 47,5$ ;  $z = -0,19$ ;  $p = 0,85$ ).

#### 4.3.- Portillo a 2550 m s.n.m.

En el sitio a 2550 m s.n.m. cercano a la localidad de Portillo, se encontró una tendencia de arbustos alejados de rocas a producir un mayor número de semillas que aquellos aledaños de rocas. El %CFS fue de 23% en arbustos con roca vs. 34% en aquellos creciendo alejado de ellas (Fig. 35a,  $t = 1,55$ ; g.l. = 18;  $p = 0,14$ ). Las diferencias en el NSC y el %OS producido por arbustos creciendo junto a rocas (0,33 semillas / capítulo, y 3%, respectivamente) y por arbustos alejados de rocas (0,58 semillas y 5%) resultaron ser marginalmente significativas (Fig. 35b,c,  $t_{\text{para NSC}} = 2,04$ ;  $p = 0,056$  y  $t_{\text{para \%OS}} = 1,96$ ;  $p = 0,065$ ), con una tendencia hacia una mayor producción de semillas en arbustos alejados de rocas.



**Figura 34.** Número de semillas expresado como: a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas (% seed set) en arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas (n = 10) vs. alejadas de ellas (n = 10) en Farellones, un sitio a 2350 m s.n.m. en el matorral subandino, Chile central durante la temporada 2002-2003. Las rocas al lado de las plantas presentaron lagartijas *Liolaemus nigroviridis* residentes que se posaban sobre ellas. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Barras con letras diferentes para cada variable respuesta difieren significativamente ( $p < 0,05$ ).



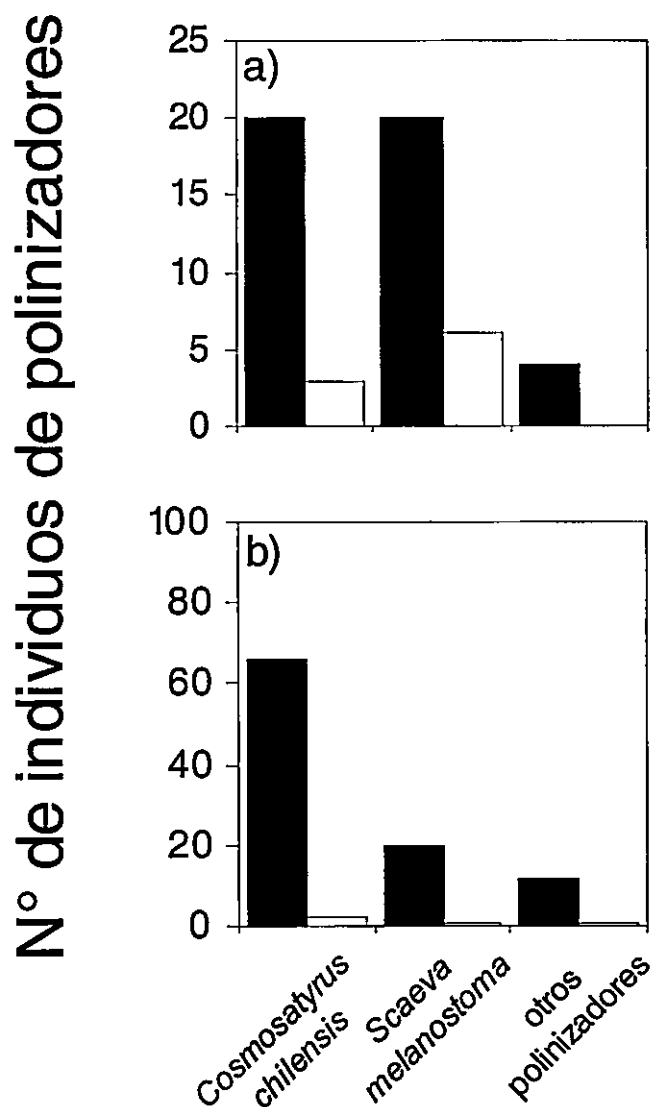
**Figura 35.** Número de semillas expresado como: a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas en arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas ( $n = 10$ ) vs. alejadas de ellas ( $n = 10$ ) en un sitio a 2550 m s.n.m. cercano a Portillo en el matorral subandino, Chile central durante la temporada 2002-2003. Las rocas al lado de las plantas presentaron lagartijas *Liolaemus* spp. residentes que se posaban sobre ellas. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. No hubieron diferencias significativas entre tratamientos para cada variable respuesta.

En cambio, la calidad de las semillas producidas, expresada como el peso promedio de los aquenios, no difirió entre arbustos con y sin rocas aledañas (Fig. 33c,  $t = 1,93$ ;  $p = 0,075$ ).

### **5.- Reacciones de polinizadores frente a la presencia de lagartijas *Liolaemus bellii* sobre rocas**

Las observaciones mostraron que la proporción de mariposas *C. chilensis* que, luego de acercarse a los arbustos junto a rocas con presencia de *Liolaemus bellii*, no se posaron sobre los capítulos florales y se alejaron de estos arbustos (87%), fue significativamente mayor que aquella de las que se posaron sobre ellos (13%) (Fig. 36a,  $\chi^2 = 12,57$ ; g.l. = 1;  $p < 0,01$ ). Además, 20 moscas *S. melanostoma* se alejaron inmediatamente de los arbustos (sin posarse sobre los capítulos) comparado con sólo seis que se posaron sobre ellos (Fig. 36a,  $\chi^2 = 7,54$ ;  $p < 0,01$ ), al igual que “otros polinizadores”; cuatro individuos se alejaron y ninguno se posó sobre los capítulos (Fig. 36a,  $\chi^2 = 4,00$ ;  $p < 0,05$ ).

Las filmaciones mostraron que, de un total de 68 mariposas *C. chilensis* que se acercaron a arbustos junto a rocas con *L. bellii*, 66 de ellos (97%), no se posaron sobre los capítulos de los arbustos (Fig. 36b,  $\chi^2 = 60,24$ ;  $p < 0,001$ ). De 22 moscas *S. melanostoma* que se aproximaron a los arbustos, el 95% se alejaron rápidamente (Fig. 36b,  $\chi^2 = 18,18$ ;  $p < 0,01$ ), al igual que el grupo de “otros polinizadores”; de un total de 13 individuos, 12 se alejaron de los arbustos (Fig. 36b,  $\chi^2 = 9,31$ ;  $p < 0,01$ ).

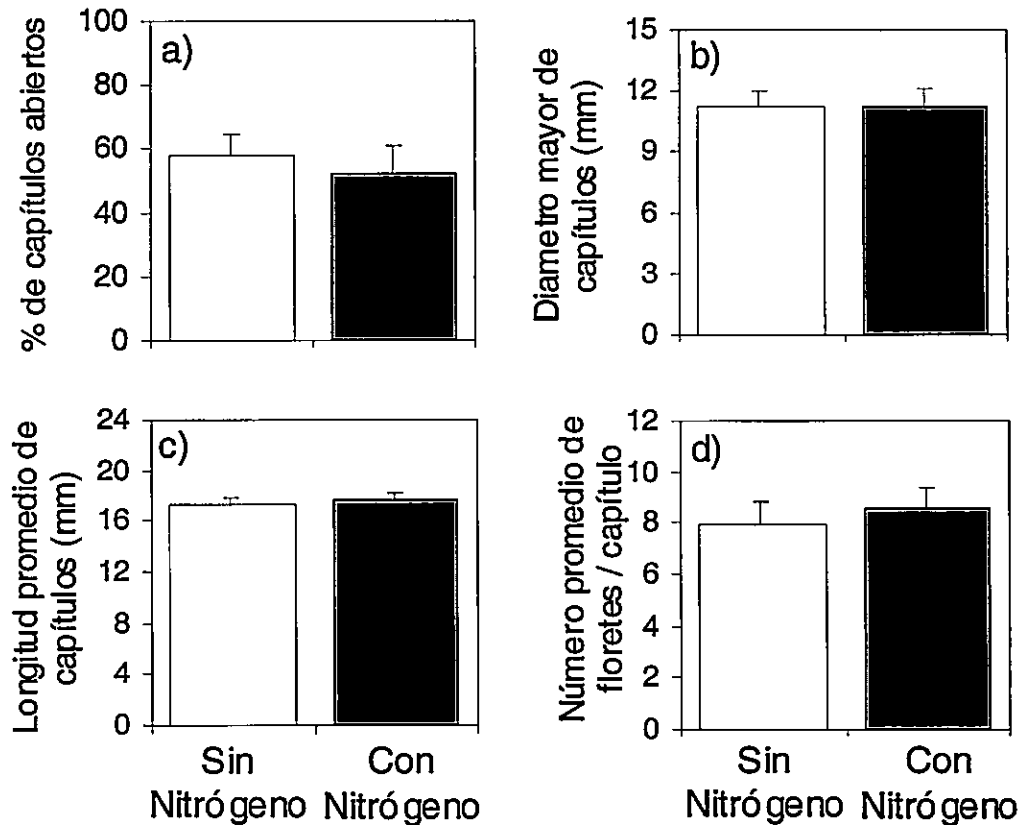


**Figura 36.** Respuestas de insectos polinizadores al acercarse a arbustos de *C. oppositifolia* creciendo al lado de rocas en las cuales estaban presentes *Liolaemus bellii* en un sitio a 2600 m s.n.m., Chile central en febrero 2003. Se muestra el número de individuos que, luego de acercarse a las plantas, no se posaron sobre los capítulos florales y se alejaron inmediatamente (barras negras) y aquellos que se posaron sobre los capítulos florales (barras abiertas). Estos resultados corresponden a aquellos de a) observaciones de 10 min en promedio cada uno, sobre 35 arbustos distintos con rocas, y de b) 40 filmaciones, cada una de 30 min sobre arbustos distintos con rocas.

## 6.- Efectos ascendentes de la adición de nitrógeno al suelo

### 6.1.- Efectos sobre el número y tamaño de los capítulos y sobre el despliegue floral

Arbustos de *C. oppositifolia* fertilizados con nitrógeno (N) al inicio de la estación de crecimiento en octubre 2001 no florecieron en mayor medida que arbustos control durante esa misma estación (fines de enero - marzo 2002). El despliegue floral (o número total de capítulos / arbusto) no difirió entre arbustos control ( $95 \pm 13$  capítulos) y arbustos fertilizados con N ( $115 \pm 21$  capítulos) (Mann-Whitney U = 218,0;  $z = 0,063$ ;  $p = 0,950$ ). De igual forma, el porcentaje de capítulos que se abrieron completamente, medido como el porcentaje de yemas florales que se desarrollaron en capítulos florales (% de capítulos abiertos), no difirió entre arbustos fertilizados ( $52 \pm 5\%$ ) y arbustos control ( $58 \pm 4\%$ ) (Fig. 37a,  $t = 0,899$ ; g.l. = 46;  $p = 0,373$ ). La adición de N tampoco tuvo efectos sobre el tamaño de los capítulos, expresado como el diámetro mayor promedio de los capítulos (Fig. 37b,  $t = 0,006$ ;  $p = 0,995$ ), con promedios de 11,27 y 11,25 mm en arbustos con y sin N, respectivamente, o expresado como la longitud promedio de los capítulos (Fig. 37c,  $t = 0,737$ ;  $p = 0,465$ ), con promedios de 17,73 y 17,37 mm en arbustos con N y control, respectivamente. El número promedio de floretes abiertos / capítulo tampoco difirió entre arbustos con N ( $8,53 \pm 0,40$  floretes) y controles ( $7,94 \pm 0,44$  floretes) (Fig. 37d,  $t = 0,801$ ;  $p = 0,428$ ).



**Figura 37.** Efectos de la adición de nitrógeno en forma de Urea al suelo alrededor de arbustos de *C. oppositifolia* al inicio de la estación de crecimiento de 2001-2002 (octubre 2001) sobre a) el porcentaje de yemas florales que se desarrollaron en capítulos florales, b) diámetro mayor promedio de los capítulos florales, c) longitud promedio de los capítulos florales, y d) el número promedio de floretes / capítulo en un sitio de matorral subandino a 2600 m.s.n.m. cercano a Valle Nevado, Cordillera de Los Andes, Chile central (2001-2002).  $n = 24$  réplicas para cada tratamiento. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. No hubo diferencias significativas entre arbustos con y sin nitrógeno agregado para cada variable respuesta.



### **6.2.- Efectos sobre los patrones de visita de los insectos polinizadores**

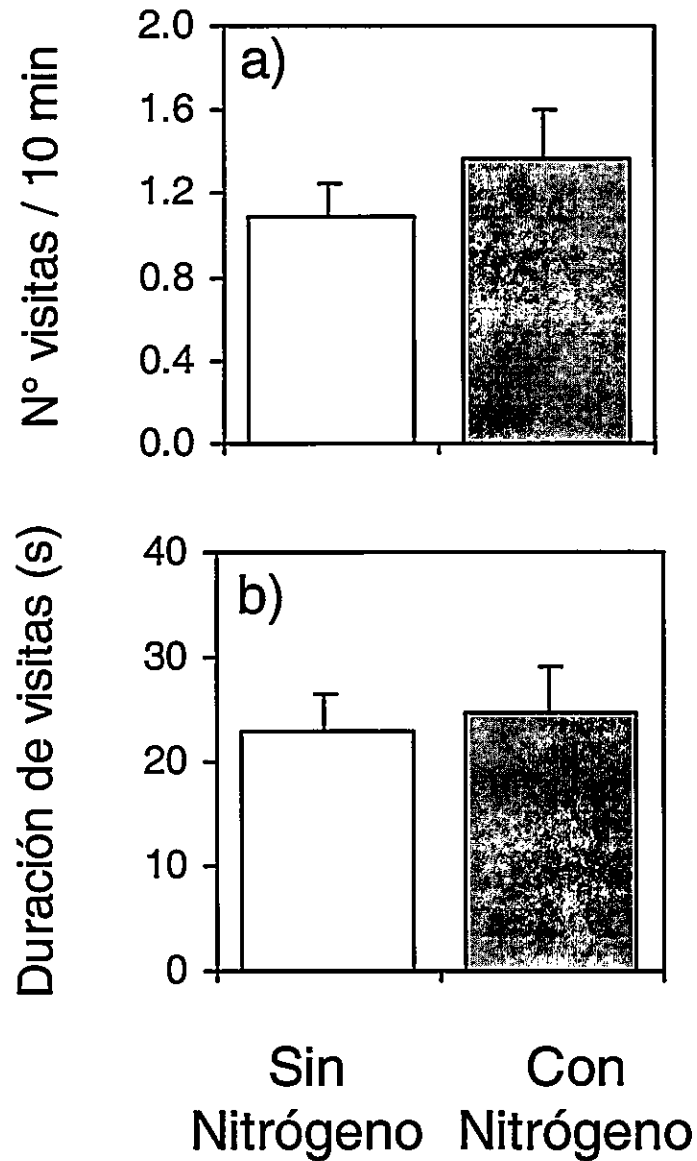
Las tasas de visita de polinizadores no difirieron entre arbustos fertilizados con N ( $1,37 \pm 0,23$  visitas / min) y arbustos control ( $1,09 \pm 0,16$  visitas / min) (Fig. 38a,  $t = 0,807$ ; g.l. = 46;  $p = 0,424$ ). De la misma manera, la duración promedio de las visitas de polinizadores tampoco difirió significativamente, siendo  $25 \pm 5$  y  $23 \pm 4$  s en arbustos con N y arbustos control, respectivamente (Fig. 38b,  $U = 263,5$ ;  $z = 0,266$ ;  $p = 0,790$ ).

### **6.3.- Efectos sobre la producción de semillas / capítulo floral**

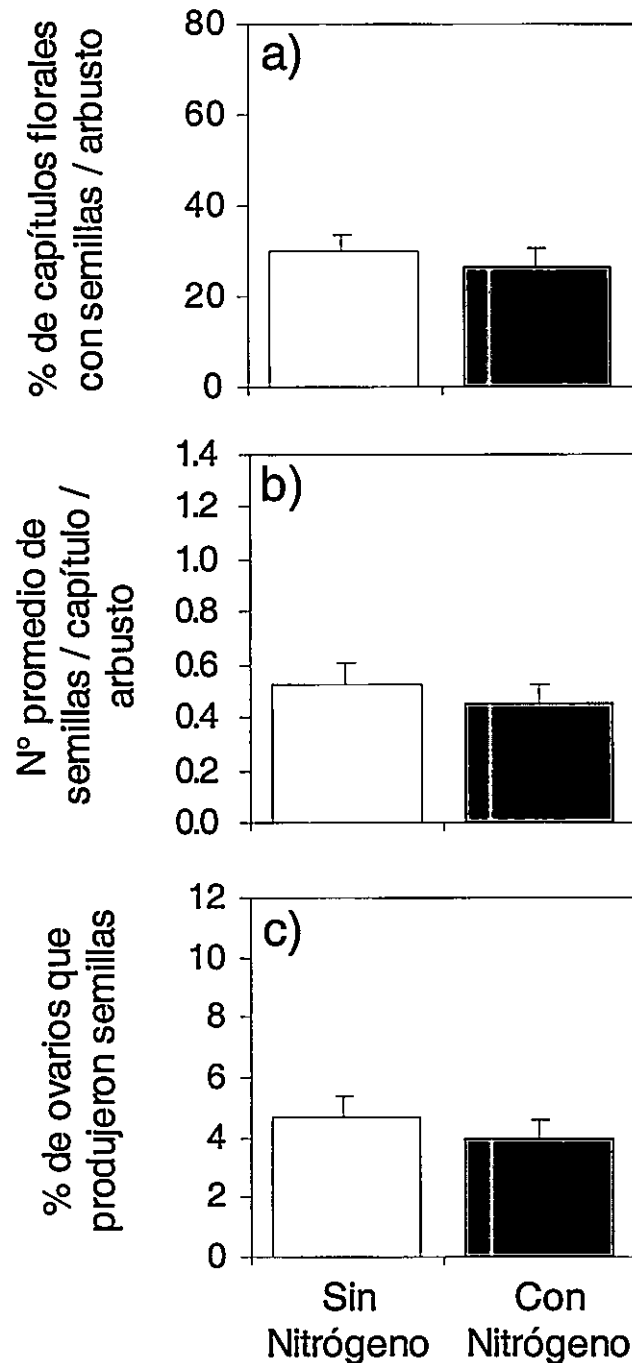
La producción de semillas por capítulo entre febrero y abril 2002 no difirió entre arbustos fertilizados con N y arbustos control (Fig. 39). Los porcentajes promedio de capítulos florales / arbusto que desarrollaron semillas (%CFS), fueron  $26,32 \pm 4,11\%$  en arbustos con N vs.  $29,85 \pm 3,87\%$  en arbustos control (Fig. 39a,  $t = 0,822$ ; g.l. = 46;  $p = 0,415$ ). De manera similar, la adición de N no tuvo efectos sobre el número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto (NSC); arbustos con N produjeron  $0,45 \pm 0,08$  semillas / capítulo vs.  $0,53 \pm 0,08$  semillas en arbustos control (Fig. 39b,  $U = 255$ ;  $z = 0,681$ ;  $p = 0,496$ ). El %OS tampoco difirió entre arbustos con N ( $4 \pm 1\%$ ) y arbustos control ( $5 \pm 1\%$ ) (Fig. 39c,  $t = 1,003$ ;  $p = 0,321$ ).

### **6.4.- Efectos sobre la calidad de semillas (tamaño y germinación).**

La adición de N tuvo efectos, aunque negativos, sobre la calidad de las semillas; aquellos arbustos que recibieron N al comienzo de la estación de crecimiento 2001-2002



**Figura 38.** Efectos de la adición de nitrógeno al suelo alrededor de arbustos de *C. oppositifolia* sobre a) la tasa de visita de insectos polinizadores (número de individuos que visitaron capítulos florales de arbustos / 10 min) y la b) duración de las visitas (s) sobre los arbustos, en un sitio a 2600 m.s.n.m. (2001-2002).  $n = 24$  réplicas para cada tratamiento. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. No hubo diferencias significativas entre arbustos con y sin nitrógeno agregado.

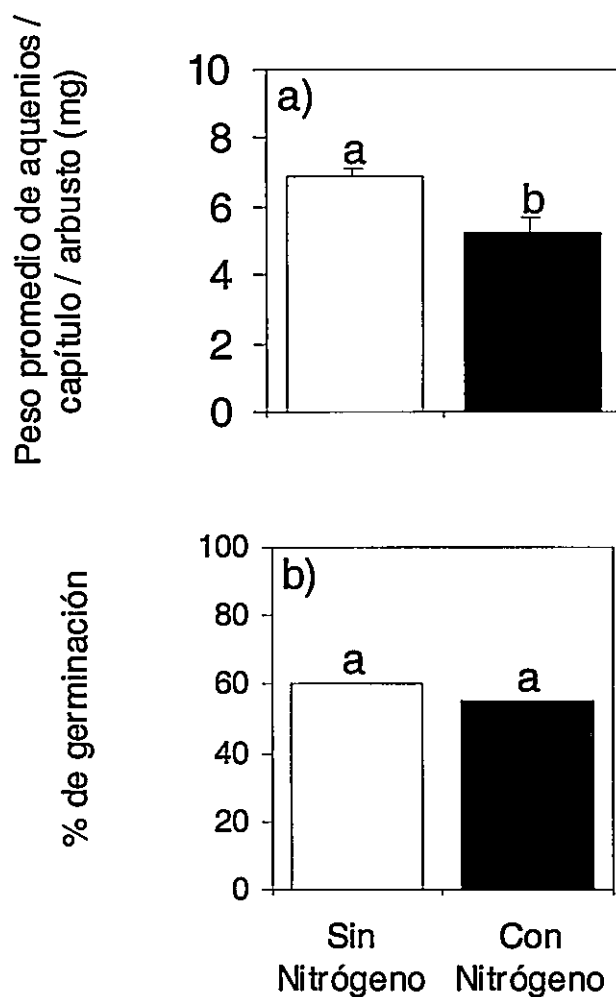


**Figura 39.** Efectos de la adición de nitrógeno al suelo bajo arbustos de *C. oppositifolia* sobre el número de semillas producidos, expresado como a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas, en un sitio a 2600 m s.n.m. Todas las barras representan promedios + 1 E.E.  $n = 24$  réplica para cada tratamiento. No hubo diferencias significativas entre arbustos con y sin nitrógeno agregado para cada variable respuesta.

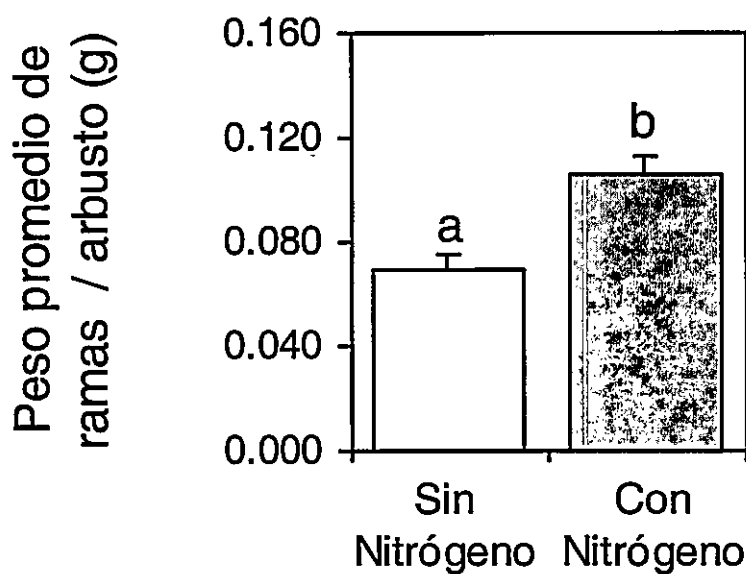
produjeron aquenios significativamente más pequeños ( $0,0052 \pm 0,005$  g) que arbustos control ( $0,0069 \pm 0,0002$  g) durante esa estación (Fig. 40a,  $U = 153$ ;  $z = 2,784$ ;  $p < 0,01$ ). En cambio, no se evidenció diferencias en el porcentaje de germinación de semillas proveniente de arbustos que recibieron N (55%) vs. arbustos control (60%) (Fig. 40b, Prueba de Proporciones,  $z = 0,48$ ;  $p > 0,05$ ).

**6.5.- Efectos de la adición de N sobre la floración y crecimiento vegetativo de *C. oppositifolia* durante la segunda temporada de crecimiento.**

Durante la estación de crecimiento 2002-2003 (i.e., octubre 2002 – mayo 2003), solamente 25 de los 48 arbustos (52%) estudiados durante la primera estación (i.e., octubre 2001 – mayo 2002) florecieron. De estos, 17 arbustos correspondieron a arbustos control y ocho a arbustos que habían recibido N. El porcentaje de arbustos con N que florecieron (33%) fue significativamente menor que en los arbustos control (71%, Prueba de Proporciones,  $z = 2,31$ ;  $p < 0,05$ ). Finalmente, el peso seco promedio de las ramas / arbusto de aquellos arbustos fertilizados con N al inicio de la estación de crecimiento anterior ( $0,1053 \pm 0,0077$  g) resultó ser significativamente mayor que aquel de arbustos control ( $0,0696 \pm 0,0057$  g) (Fig. 41,  $U = 110$ ;  $z = 3,67$ ;  $p < 0,001$ ).



**Figura 40.** Efecto de la adición de nitrógeno al suelo bajo arbustos de *C. oppositifolia* sobre la calidad de semillas producidas en el período febrero a abril 2002, expresado como a) peso promedio de aquenios + 1 E.E por capítulo por arbusto (mg), y b) porcentaje de germinación en un sitio a 2600 m s.n.m. n = 24 réplicas por tratamiento. Barras con diferentes letras en cada gráfico difieren significativamente.

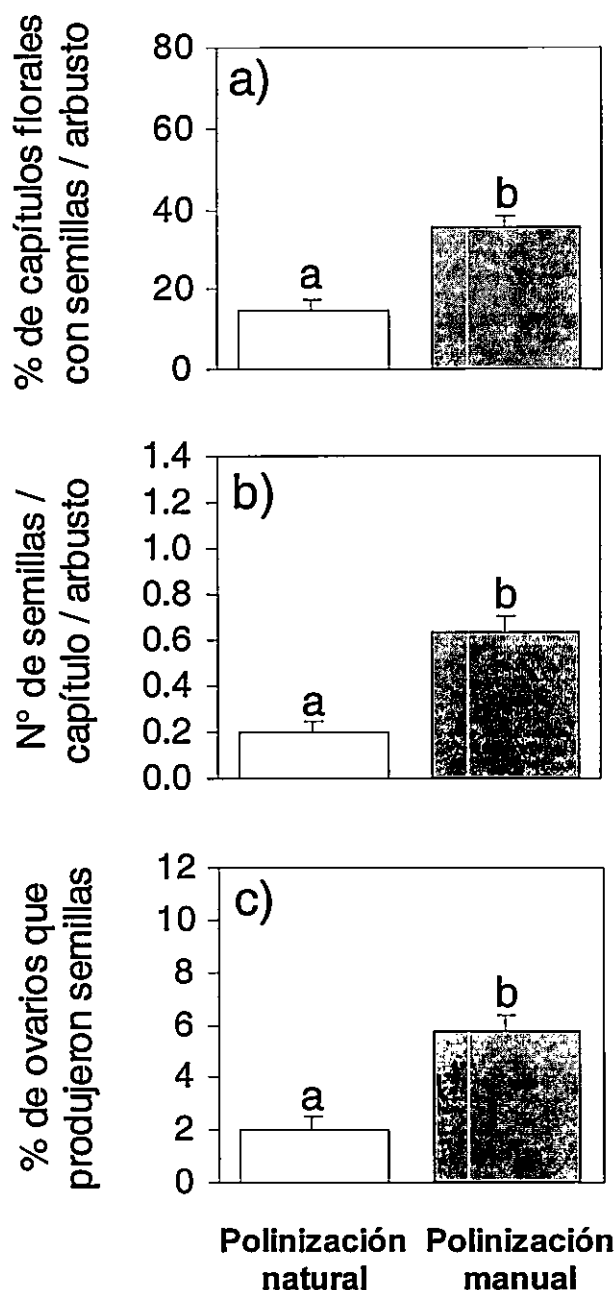


**Figura 41.** Efecto de la adición de nitrógeno al suelo alrededor de arbustos de *C. oppositifolia* al inicio de la estación de crecimiento 2001-2002 (octubre 2001) sobre el crecimiento vegetativo de los arbustos, expresado como el peso promedio de las ramas del año / arbusto en la temporada de crecimiento 2002-2003 en un sitio a 2600 m s.n.m.  $n = 24$  réplicas por tratamiento. Las barras representan promedios + 1 E.E. Hubo diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre arbustos con y sin nitrógeno agregado.

## 7.- Efectos de la polinización manual sobre el número y calidad de semillas producidas por *C. oppositifolia*

Arbustos polinizados manualmente durante febrero 2002 produjeron un número significativamente mayor de semillas que aquellos polinizados en forma natural (plantas control). El porcentaje promedio de capítulos florales / arbusto que desarrollaron al menos una semilla (%CFS) en arbustos polinizados manualmente fue significativamente mayor y más del doble ( $35 \pm 3\%$ ) que en arbustos control ( $15 \pm 3\%$ ) (Fig. 42a,  $U = 24,0$ ;  $z = -3,65$ ;  $p < 0,001$ ). De la misma manera, arbustos polinizados manualmente produjeron un número significativamente mayor (> de tres veces) de semillas por capítulo (NSC) / arbusto ( $0,64 \pm 0,07$  semillas) que arbustos control ( $0,20 \pm 0,05$  semillas,  $U = 23,5$ ;  $z = -3,65$ ;  $p < 0,001$ , Fig. 42b). El %OS también fue significativamente menor en arbustos polinizados en forma natural ( $2,0 \pm 0,5\%$ ) que el de aquellos polinizados manualmente ( $5,7 \pm 0,6\%$ ) (Fig. 42c,  $U = 24,5$ ;  $z = -3,65$ ;  $p < 0,001$ ). Estos resultados sugieren que la producción de semillas en *C. oppositifolia* en este sitio de estudio estuvo fuertemente limitada por la disponibilidad de polen.

Finalmente, la calidad de las semillas, expresado como el peso promedio de los achenios / capítulo / arbusto, producidas por arbustos polinizados manualmente vs. en forma natural resultó ser levemente menor en plantas polinizadas en forma manual ( $0,0058 \pm 0,0002$  g vs.  $0,0068 \pm 0,0004$  g, respectivamente) ( $U = 64,0$ ;  $z = 2,012$ ;  $p = 0,044$ ).



**Figura 42.** Número de semillas producidas por arbustos de *C. oppositifolia*, expresado como a) el porcentaje promedio de capítulos florales que produjeron semillas / arbusto, b) número promedio de semillas producidas / capítulo / arbusto, y c) porcentaje de ovarios que produjeron semillas en plantas de polinizadas manualmente ( $n = 15$ ) vs. en aquellas polinizadas en forma natural (control) ( $n = 15$ ), en un sitio de matorral subandino a 2600 m s.n.m., Cordillera de Los Andes, Chile central. Todos los arbustos estuvieron alejados de rocas. Todas las barras representan promedios + 1 E.E. Barras con letras diferentes en cada gráfico difieren significativamente ( $p < 0,05$ ).



## DISCUSIÓN

Los resultados de esta tesis, en la cual se abordó la pregunta de la importancia relativa de fuerzas descendentes de depredadores vertebrados insectívoros y de fuerzas ascendentes de nutrientes en el suelo sobre el éxito reproductivo (evaluado como producción de semillas) del arbusto *Chuquiraga oppositifolia* en el matorral subandino, Cordillera de Los Andes, Chile central, sugieren fuertemente que reptiles, específicamente lagartijas del género *Liolaemus*, ejercerían efectos de mayor magnitud sobre la producción de semillas que la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, al menos en el corto o mediano plazo.

Dado que no se encontró evidencia de interacciones estadísticas entre estas fuerzas descendentes y ascendentes como ha sido reportado en otros estudios (ej., ver discusión en Hunter & Price 1992, y trabajos de Rosemond et al. 1993, Hunter et al. 1997, Menge et al. 1997, Stiling & Rossi 1997, Letourneau & Dyer 1998, Dawes-Gromadzki 2002, pero ver Dyer & Letourneau 1999), a continuación se discutirán en forma separada: 1) la magnitud de los efectos de los depredadores, 2) aquella de los efectos de los niveles de nutrientes en el suelo sobre la producción de semillas por parte del arbusto *C. oppositifolia* y, 3) los resultados del experimento de polinización manual. Finalmente, 4) se presenta una discusión general, tomando en cuenta los resultados encontrados en esta tesis, tanto de la importancia relativa de fuerzas descendentes y ascendentes en sistemas alpinos o de alta montaña, como también de la importancia de factores bióticos y de factores abióticos en estos ecosistemas.

### 1.- Efectos descendentes de depredadores vertebrados (reptiles y aves)

Los resultados del experimento de exclusión de depredadores y de los experimentos naturales (arbustos con y sin rocas), sugieren fuertemente que la presencia de reptiles, específicamente lagartijas del género *Liolaemus* (Fig. 2 y 10) (pero no así de aves insectívoras *Muscisaxicola*) sobre rocas aledañas a arbustos de *C. oppositifolia* en el matorral subandino, Chile central, pueden producir fuertes efectos negativos sobre los patrones de visita de los insectos polinizadores más frecuentes de *C. oppositifolia* (la mariposa *Cosmosatyrus chilensis* y la mosca *Scaeva melanostoma*) (Fig. 19). El efecto combinado de una reducción (2-4 veces) en las tasas y duración de las visitas de los polinizadores (Fig. 24 y 25) fue una fuerte disminución (2-3 veces) en la producción de semillas de esta especie de arbusto altoandina (Fig. 26).

Dado que todos los arbustos en el experimento de exclusión de depredadores estaban creciendo junto a rocas, las diferencias entre tratamientos no podrían ser atribuibles a un "efecto de rocas" *per se* sobre la conducta de polinizadores o incluso sobre la producción de semillas. Teóricamente, un "efecto de rocas" podría explicar los resultados del experimento natural. Sin embargo, dado los resultados inequívocos del experimento de exclusión de depredadores, junto al hecho que las rocas en el experimento natural estuvieron siempre habitadas por *Liolaemus*, resulta razonable concluir que la presencia de lagartijas fue responsable de la reducción de las visitas de los polinizadores y producción de semillas en arbustos que estaban creciendo junto a rocas en el experimento natural.

Un menor número de polinizadores que llegaron a los arbustos (tasa de visita - TVP) aledaños a rocas habitadas por *Liolaemus* tendría tres explicaciones mutuamente no excluyentes: a) los polinizadores utilizan señales visuales para evitar arbustos creciendo junto a rocas en que está presente una lagartija (Fig. 10), b) los polinizadores evitan retornar a arbustos de donde escaparon de un intento de depredación, o c) habría un menor número de polinizadores disponibles en el ambiente como resultado del consumo de polinizadores por lagartijas. Es decir, los efectos sobre las TVP podrían deberse a que los polinizadores (1) estén tomando medidas conductuales al percibir riesgos de depredación para evitar ser depredados, i.e., efectos mediados por conducta (a,b), (2) estén siendo consumidos por las lagartijas (c), i.e., efectos mediados por densidad, o (3) a ambos efectos (ver discusiones en Abrams et al. 1996, Schmitz et al. 1997, Lima 1998). Los experimentos de exclusión y naturales no permiten determinar la importancia relativa de estos dos mecanismos aquí (Clive Jones, comunicación personal).

Sin embargo, al menos tres líneas de evidencia sugieren que *Liolaemus* ejerce sus efectos en este sistema mayoritariamente a través de su mera presencia, con muy bajos niveles de depredación (consumo) involucrados. En primer lugar, las numerosas observaciones y filmaciones sugieren fuertemente que los polinizadores perciben la presencia de estas lagartijas y evitan posarse sobre los capítulos de arbustos creciendo junto a rocas en las cuales está presente un depredador (ver Fig. 36). Segundo, basado en cientos de horas de observaciones en terreno durante este estudio, se pudo estimar la proporción de ataques de *Liolaemus* que realmente culminaron con la captura de polinizadores. En el área principal del estudio, de más de 1200 intentos de depredación

observados en los cuales una lagartija se movió (Fig. 6 y 10) para capturar una presa, sólo seis de ellas tuvieron éxito – capturando dos moscas Syrphidae *S. melanostoma*, una mosca Bombyliidae, una mariposa Satyridae *C. chilensis*, y dos moscas Tachinidae. Por lo tanto, el éxito de captura fue extremadamente bajo, ca. 0,5%. En la gran mayoría de los casos, un pequeño movimiento de las lagartijas era suficiente para que los polinizadores se alejaran rápidamente de los arbustos. Ahora, si bien un análisis de contenido estomacal de 20 individuos de *Liolaemus bellii*, capturados a fines de febrero 2003 desde rocas aledañas a arbustos de *C. oppositifolia* en flor, mostró la presencia de algunos polinizadores (ver Anexo 1), la dieta de estas lagartijas estuvo compuesta mayoritariamente por insectos que usualmente estos depredadores logran capturar desde el suelo alrededor de los arbustos, como son hormigas, coleópteros, y arañas (32%), o desde el interior de los arbustos como son polillas (lepidópteros no identificados en Anexo 1) hemípteros, ácaros, y larvas y pupas de himenópteros, dípteros, lepidópteros, y coleópteros (29%). En cambio, sólo un individuo de mariposa Satyridae y ninguna mosca Syrphidae fue encontrada en los contenidos estomacales (Anexo 1). Estas observaciones proveen un argumento fuerte de apoyo a que *Liolaemus* ejerce sus efectos negativos mayoritariamente a través de su mera presencia (incluyendo posibles movimientos), favoreciendo una explicación conductual (a,b).

En tercer lugar, una reducción en la duración de las visitas de los polinizadores (DVP) sobre los arbustos en presencia de carnívoros solamente podría ser atribuible a respuestas conductuales de éstos al riesgo de depredación, y no a efectos de consumo. La DVP de la mosca *S. melanostoma* fueron cuatro veces más largas sobre arbustos al interior de parcelas desde las cuales estos reptiles fueron excluidos comparada a los

controles, y hasta nueve veces más largas sobre arbustos alejados de rocas que aquella sobre arbustos adenaños a rocas habitadas por *Liolaemus*. Por lo tanto, la mayor DVP provee evidencia adicional inequívoca sugerente de que los fuertes impactos negativos de *Liolaemus* sobre la producción de semillas en *C. oppositifolia* están siendo mediados a través de respuestas conductuales por parte de polinizadores al riesgo de depredación.

Las numerosas observaciones y filmaciones sugieren que los polinizadores más frecuentes (la mariposa *C. chilensis* y la mosca *S. melanostoma*) son capaces de percibir la presencia de *Liolaemus* y evitan arbustos creciendo junto a rocas en las cuales está presente un depredador (ver Fig. 36). Estos resultados son consistentes con aquellos del experimento manipulativo de exclusión de depredadores y del experimento natural, en los cuales el número de visitas que recibieron los arbustos de *C. oppositifolia* de estas dos especies de polinizadores fue 2-3 veces menor sobre arbustos junto a rocas habitadas por estas lagartijas en comparación a arbustos alejados de rocas (Experimento natural), y en arbustos al interior de parcelas control (con acceso a *Liolaemus*) en comparación a arbustos al interior de parcelas en las cuales estos depredadores fueron excluidos.

Por otro lado, los resultados del experimento manipulativo de exclusión de depredadores y del experimento natural fueron completamente consistentes al considerar, en forma independiente, a los polinizadores más importantes y eficientes (*C. chilensis* y *S. melanostoma*) (Figs. 24, 25, 28, 29). Sin embargo, algunas diferencias fueron encontradas al analizar las respuestas de todos los polinizadores juntos. A pesar de que la TVP aumentó en ausencia de *Liolaemus* en el caso de estos dos polinizadores más frecuentes en ambos experimentos, la TVP no aumentó significativamente al considerar a todos los polinizadores en conjunto en el experimento manipulativo (Fig.

24). Esto podría ser resultado de interacciones interespecíficas, como interferencia, entre los polinizadores grandes y pequeños de este gremio. Por ejemplo, las pequeñas e ineficientes abejas Andrenidae tienden a evitar parches en los cuales están presentes polinizadores de mayor tamaño (observaciones personales). En consecuencia, a pesar de que la TVP aumentó para el caso de los polinizadores eficientes y de relativamente gran tamaño, el número total de visitas no necesariamente aumentaría estadísticamente. Sin embargo, aunque es difícil de cuantificar, no cabe duda que la calidad de las visitas de los polinizadores aumentó en ambos experimentos. En ausencia de *Liolaemus*, la DVP, considerando a todos los polinizadores juntos, solamente aumentó significativamente en el experimento de exclusión de depredadores. En este, ambos polinizadores más grandes y eficientes tendieron a realizar visitas de mayor duración, lo que incidió positivamente sobre el promedio general (Fig. 25). La ausencia de un incremento en la duración de las visitas de *C. chilensis* en ausencia de *Liolaemus* en el experimento natural (Fig. 29), resultó en diferencias no significativas en la DVP considerando a todos los polinizadores juntos, a pesar de que *Scaeva*, al igual que en el experimento manipulativo, realizó visitas de significativamente mayor duración. Nuevamente, interacciones locales entre las especies de polinizadores probablemente están detrás de esta diferencia.

Cabe examinar si los efectos negativos de *Liolaemus* pudiesen alternativamente haber sido provocados a través de una cadena de cuatro niveles tróficos. Si estas lagartijas controlaran la densidad o actividad de arañas en este ecosistema, la densidad de insectos herbívoros podría ser incrementada, con el resultado de un mayor daño foliar y reducción en los recursos disponibles para la producción de semillas en este arbusto (Oswald Schmitz, comunicación personal). Esta posibilidad es altamente improbable en

este sistema dado que los niveles de daño foliar en *C. oppositifolia* son prácticamente inexistentes, y la fauna de herbívoros asociada a este arbusto es escasa, la cual consiste mayoritariamente de saltamontes que se encuentran a densidades bajas.

### *1.1.- Polinizadores como mediadores de efectos descendentes sobre plantas*

Ha sido ampliamente documentado que, a través del consumo de sus presas, carnívoros pueden ejercer fuertes efectos descendentes en cascada sobre plantas (ver revisiones recientes de Halaj & Wise 2001 y Shurin et al. 2002). Al controlar las poblaciones de herbívoros, los carnívoros pueden ejercer efectos positivos indirectos sobre las plantas, resultando en reducciones en el daño foliar, mayor crecimiento, cambios en la diversidad, composición, y abundancia de plantas, e incluso en una mayor producción de semillas (ej., Vasconcelos 1991, Marquis & Whelan 1994, Moran et al. 1996, Chase 1998, Dyer & Letourneau 1999, Dawes-Gromadzki 2002). Sin embargo, evaluaciones y discusiones de la prevalencia e importancia de efectos descendentes en cascada en comunidades terrestres (ej., Hunter & Price 1992, Polis & Strong 1996, Polis 1999, Schmitz et al. 2000), han dejado completamente afuera a un importante, diverso y ampliamente distribuido gremio, viz. los insectos polinizadores, los cuales podrían transmitir efectos de los carnívoros sobre las plantas como ha sido demostrado en el presente estudio (ver también ideas y discusión reciente de Suttle 2003).

Discusiones acerca de la importancia de carnívoros sobre plantas han enfatizado mayoritariamente interacciones de consumo (ej., Estes et al. 1978, Spiller & Schoener 1990, Marquis & Whelan 1994, Sipura 1999), y efectos no letales de la presencia de depredadores mediados por herbívoros (ej., McIntosh & Townsend 1996, Beckerman et

al. 1997, de la Fuente & Marquis 1999, Schmitz & Suttle 2001), habiéndose excluido interacciones no tróficas o procesos quasi-tróficas (*sensu* Polis & Strong 1996). Estos autores llamaron a tener cuidado con el supuesto de que las interacciones tróficas constituyen "el" factor de mayor importancia en la estructuración de las comunidades. Es así como la herbivoría ha sido rigurosamente incorporada en la teoría de efectos descendentes (ej., Abrams et al. 1996), mientras que, hasta hace apenas dos años, la polinización había recibido escasa atención en el contexto de efectos descendentes (pero ver Dukas 2001a,b, Dukas & Morse 2003).

De la misma manera, la importancia de depredadores ha sido escasamente tomada en cuenta en estudios de interacciones entre polinizadores y plantas. Sin embargo, esto ha comenzado a cambiar (el presente estudio, Suttle 2003, Blake Suttle, comunicación personal). En este sentido, respuestas de insectos polinizadores al riesgo de depredación por arañas han sido reportadas previamente e incluyen una reducción en la visita de polinizadores a flores y parches en los cuales arañas están presente y el evitar retornar a sitios en donde los polinizadores habían escapado a intentos de depredación simulados (Dukas 2001a,b, Dukas & Morse 2003, Suttle 2003, pero ver Morse 1986), y pasar por el lado de telas de arañas (Craig 1994).

Aunque no estudió los patrones de visita de polinizadores, hace más de 20 años, Louda (1982) reportó una reducción en la producción de semillas en presencia de arañas, la cual ella atribuyó tanto a depredación y a la interferencia de la visita de polinizadores como consecuencia de la presencia de arañas. Sin embargo, el efecto neto de estos depredadores sobre el output reproductivo de los arbustos *Haplopappus venetus* en California fue positivo, dado que las arañas también interfirieron con depredadores de



semillas, lo que condujo a un mayor output neto de semillas sin daño y viables en su presencia. Efectos positivos de hormigas sobre la producción de frutos fueron documentados por Altshuler (1999). A pesar de que la exclusión de hormigas desde arbustos *Psychotria limonensis* (Rubiaceae) en la Isla Barro Colorado, Panamá, resultó en una mayor cantidad de visitas de insectos polinizadores a los arbustos, la producción de frutos fue menor en ausencia de estos depredadores. Estos resultados aparentemente contradictorios fueron explicados por el autor planteando la hipótesis de que hormigas ayudaban a incrementar la producción de frutos (contrario a lo esperado), obligando a los polinizadores a realizar viajes de forrajeo más cortos al interior de arbustos, y un mayor número de visitas entre arbustos (Altshuler 1999). Por otro lado, efectos negativos sobre el output reproductivo de plantas fueron sugeridos por Willmer & Stone (1997), quienes mostraron que hormigas, que protegen a árboles del género *Acacia* de insectos herbívoros en Tanzania, son disuadidas de patrullar las flores durante la antesis, posiblemente a través de la emisión de químicos, evitando así producir efectos negativos sobre la visita de polinizadores y la producción de semillas. Además, en un estudio reciente, Dukas & Morse (2003) manipularon experimentalmente la densidad de arañas en la planta herbácea *Asclepias syriaca*. Ellos encontraron que abejorros (*Bombus*) visitaban parches con arañas con menor frecuencia que aquellos sin estos depredadores, permitiendo a estos autores concluir que respuestas de polinizadores al riesgo de depredación podrían afectar interacciones entre polinizadores y plantas. Finalmente, Suttle (2003), en un estudio muy simple, recientemente demostró que la presencia de arañas cangrejo *Misumenops schlingeri* sobre las flores de la margarita *Leucanthemum vulgare*, al provocar una reducción en la frecuencia y duración de las visitas florales por

parte de insectos polinizadores, resultó en una disminución de entre un 2 y 17% en la producción de semillas en esta planta herbácea. Sin embargo, la presente tesis contiene el primer estudio experimental que demuestra que vertebrados carnívoros (lagartijas del género *Liolaemus*), al alterar la conducta de polinizadores, producen fuertes efectos negativos indirectos (de hasta tres veces) sobre el output reproductivo de una planta (Muñoz & Arroyo en prensa).

### ***1.2.- Ausencia de efectos de aves insectívoras *Muscisaxicola* y la importancia de lagartijas *Liolaemus* a lo largo de la Cordillera de Los Andes***

Tanto lagartijas como algunas arañas pueden ser consideradas como “depredadores de lugar central” (Stephens & Krebs 1986, Chase 1998); depredadores que concentran sus actividades alrededor de sus lugares de refugio, moviéndose bastante poco de éstos, y siempre retornando a estos sitios. En contraste, las dormilonas *Muscisaxicola* comúnmente se las observa volar de roca en roca, permaneciendo poco tiempo en cada una, y forrajeando mayoritariamente en el suelo (Fig. 7). Estas diferencias, junto a la sustancialmente menor abundancia de estos insectívoros comparada a la de *Liolaemus* (ver Materiales y Métodos), podrían explicar la ausencia de efectos de *Muscisaxicola* sobre la visita de polinizadores y producción de semillas. Podría predecirse que depredadores de lugar central y del tipo “sit and wait” (acechadores), tales como lagartijas, algunas arañas, e insectos depredadores que habitan inflorescencias (ej., Kevan & Baker 1983, Morse 1986, Greco & Kevan 1995, Chase 1998, Craig et al. 2001, Schmalhofer 2001, Suttle 2003), tendrían una mayor probabilidad de causar efectos significativos mediados por cambios conductuales sobre plantas comparado con

depredadores que se mueven continuamente. Schmitz & Suttle (2001) proveen apoyo para esta predicción. Al comparar los efectos sobre saltamontes y plantas de arañas "sit-and-wait" (acechadores) y arañas que buscaban activamente sus presas, sólo las primeras causaron efectos sobre plantas mediados por cambios en la conducta de forrajeo de saltamontes, mientras que las otras lo hicieron al reducir las densidades de saltamontes.

Los resultados de los experimentos en cuatro localidades distintas, y a distintas altitudes en el matorral subandino de Chile central, sugieren que los fuertes efectos de *Liolaemus* no corresponden a un fenómeno local, encontrándose fuertes efectos en algunos sitios (Valle Nevado Fig. 24 y 26, y Farellones, Fig. 33, 34) y no en otros (Lagunillas y Portillo), aunque se observó una tendencia no significativa de arbustos alejados de rocas a producir una menor cantidad de semillas que aquellos junto a rocas en estos dos sitios (Fig. 32 y 35). Diferencias entre sitios en la magnitud de los efectos de *Liolaemus* sobre el output reproductivo de plantas podrían, al menos en parte, explicarse por las diferencias entre localidades en las densidades de lagartijas. Mientras esta fue alta en los sitios cercanos a Valle Nevado (ver p. 23) y a Farellones (ver p. 43), con la mayoría de las rocas (>80%) siendo habitadas por *Liolaemus*, la densidad de ellas en los sitios cercanos a Lagunillas y Portillo fue más baja; sólo un 30-40% de las rocas estuvieron habitadas por lagartijas en estos dos sitios (ver p. 43). Dado la gran sobreexplotación de la cual fueron objeto estas lagartijas durante los años 80, es posible que las poblaciones estén demorándose más en recuperarse en algunos sitios que en otros, o aun estén siendo explotadas (ahora ilegalmente) en algunas localidades. De todas formas, podría predecirse que, dado que *Liolaemus* constituye un grupo de depredadores rico en especies y con poblaciones bastante abundantes a lo largo de la

Cordillera de Los Andes (ej., Marquet et al. 1989, Carothers et al. 2001), los fuertes efectos de estos carnívoros fuesen comunes en otras localidades de altura, incluso más al norte o sur de Chile central. Estudios experimentales de exclusión de estos depredadores en otros sitios en la Cordillera de Los Andes serán necesarios para evaluar la generalidad de los fuertes efectos aquí reportados.

Podría esperarse que reducciones en la visita de polinizadores mediados por la presencia de carnívoros fuesen especialmente críticos en ecosistemas de montaña en donde la entomofilia es importante (ej., Arroyo et al. 1982, Körner 1999), la abundancia y niveles de actividad de polinizadores es comúnmente baja (ej., Arroyo et al. 1985, McCall & Primack 1992, Kudo 1993, Bingham & Orthner 1998), la producción de semillas está en ocasiones limitada por la disponibilidad de polen (ej., Galen 1985, Totland 2001, Totland & Sottocornola 2001, Kudo & Suzuki 2002), particularmente entre plantas autoincompatibles, y la exogamia es el sistema de reproducción dominante entre especies longevas (Arroyo & Squeo 1990, Gugerli 1998, Körner 1999).

Se concluye que la presencia de lagartijas *Liolaemus*, a través de la alteración de los patrones de visita de polinizadores, pueden producir fuertes efectos negativos sobre el desempeño reproductivo de plantas. Los insectos polinizadores estarían tomando medidas al percibir riesgos de depredación, ya sea evitando acercarse a plantas que están creciendo junto a rocas habitadas por *Liolaemus*, resultando en reducciones en la visita de polinizadores y/o realizando visitas más cortas a estos arbustos. Los experimentos junto con las numerosas observaciones, sugieren que estos depredadores ejercen sus efectos mayoritariamente a través de respuestas conductuales por parte de los polinizadores en respuesta a su mera presencia (riesgo de depredación); un caso de

efectos no letales mediados por conducta (Abrams et al. 1996, Lima 1998, Schmitz 1998), en contraposición de los efectos letales o de consumo (mediados por densidad), documentados en otros carnívoros. Los efectos de *Liolaemus* (este estudio – Muñoz & Arroyo en prensa), junto con aquellos reportados para arañas (Louda 1982, Dukas 2001a,b, Dukas & Morse 2003, Suttle 2003) y hormigas (Willmer & Stone 1997, Altshuler 1999), sugieren que los efectos de depredadores sobre la producción de semillas a través de la alteración de las visitas de polinizadores podrían ser bastante más comunes de lo que ha sido previamente reconocido.

## **2.- Efectos ascendentes de la disponibilidad de nitrógeno en el suelo sobre el éxito reproductivo de plantas en sistemas alpinos**

Contrario a lo anterior, no se encontró evidencia que la producción de semillas en el arbusto *C. oppositifolia* fuese incrementada por un aumento en la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, al menos en el corto plazo (dos temporadas de crecimiento). Los resultados de esta tesis sugieren que ninguno de los parámetros reproductivos medidos (despliegue floral, tamaño de los capítulos florales, números de floretes, patrones de visita de polinizadores, y producción de semillas) fueron incrementados a través del enriquecimiento del suelo con nutrientes en la temporada de crecimiento (2001-2002) (Fig. 37-39). Incluso, durante una segunda temporada (2002-2003), la floración fue reducida en arbustos fertilizados. Además, un mayor crecimiento vegetativo (peso de las ramas del año) se evidenció luego de dos temporadas en arbustos fertilizados (Fig. 41). Dado la menor frecuencia de floración y mayor crecimiento vegetativo, podría deducirse

la existencia de un compromiso entre la floración y el crecimiento vegetativo en la asignación de recursos entregados. Además, durante la primera temporada de crecimiento el peso promedio de las semillas producidas fue significativamente menor en arbustos fertilizados (Fig. 40). Sin embargo, el porcentaje de semillas que germinaron fue similar (>50%) en arbustos control en comparación a arbustos fertilizados.

La reducción en el tamaño (ca. 30%) de las semillas al término de la primera temporada de crecimiento fue un resultado inesperado. Esto abre la posibilidad de que una asignación selectiva de recursos al crecimiento vegetativo podría ya haberse manifestado durante la misma temporada en la cual fueron aplicados los nutrientes al suelo. A pesar de que no se evidenciaron diferencias en el tamaño de los arbustos, una medida más fina de crecimiento vegetativo evaluado al final de la primera temporada (no disponible) podría haber revelado diferencias en el número y largo de las ramas. Es por ello que los resultados de este estudio claramente no excluyen la posibilidad de que la floración y producción de semillas en *C. oppositifolia* podría ser incrementada por un aumento en la disponibilidad de nutrientes en un plazo más largo (ej., cinco años).

La ausencia de efectos positivos de la disponibilidad de nitrógeno en el suelo sobre el output reproductivo de *C. oppositifolia*, ya sea indirectamente a través de un mayor despliegue floral y una mayor cantidad de visitas de polinizadores, o directamente a través de una mayor cantidad de recursos disponibles para la producción de semillas o maduración de semillas ya producidas, no podría ser atribuible a que el fertilizante utilizado (urea), el cual es una forma orgánica de nitrógeno, no fue mineralizado en el suelo luego de su aplicación. Evaluaciones de los contenidos de nitrato y amonio (formas inorgánicas disponibles para las plantas) al mes y tres meses

después de la aplicación de la urea mostraron altos niveles de estos iones en el suelo comparado a suelos alrededor de arbustos que no habían recibido urea (Fig. 16).

El aumento en el crecimiento vegetativo encontrado concuerda con los resultados de numerosos estudios realizados en otros ecosistemas alpinos en los cuales se agregaron nutrientes al suelo, habiéndose documentado incrementos en la productividad de plantas luego de la aplicación de nutrientes (ej., Atkin & Collier 1992, Bowman et al. 1993, 1995, Körner et al. 1997, Theodose & Bowman 1997, Gerdol et al. 2000, Nilsson et al. 2002, pero ver Gerdol et al. 2002). Por ejemplo, Bowman et al. (1995) reportaron aumentos significativos en la biomasa aérea en plantas fertilizadas, incluyendo hierbas y gramíneas en las Montañas Rocosas, U.S.A., mientras que Wyka & Galen (2000) documentaron un aumento del 23% en la biomasa foliar de una planta herbácea.

Este estudio sería el primero en intentar evaluar los potenciales efectos de la disponibilidad de nutrientes en el suelo sobre la atracción de polinizadores hacia plantas a través de un aumento en el despliegue floral en una planta alpina, existiendo escasos estudios sobre los efectos del enriquecimiento de suelo con nutrientes sobre parámetros reproductivos en plantas de alta montaña en general (ej., Campbell & Halama 1993, Wyka & Galen 2000, Heer & Körner 2002). Los estudios diseñados para detectar los efectos de la disponibilidad de nutrientes sobre la reproducción de plantas en estos sistemas, incluso en plantas herbáceas (adonde los estudios son más abundantes), sólo han utilizado la producción de frutos y semillas como variables respuesta. Una excepción es el estudio de Campbell & Halama (1993) en la hierba perenne *Oxytropis sericea*, quienes evaluaron si la disponibilidad de nutrientes pudiese afectar la producción de semillas de manera indirecta a través de un aumento en la floración. Sin

embargo, ellos no cuantificaron las visitas de polinizadores sobre plantas fertilizadas, y no encontraron efectos sobre el tamaño de las corolas. Sin embargo, un aumento en despliegue floral *per se* tuvo efectos directos sobre la producción total de semillas.

En plantas herbáceas de alta montaña, aumentos en la producción de flores y semillas se manifestaron ya sea durante la misma temporada en la cual fueron agregados los nutrientes al suelo o durante la siguiente temporada (Campbell & Halama 1993, Wyka & Galen 2000, Heer & Körner 2002). Los resultados de esta tesis sugieren que respuestas reproductivas positivas en *C. oppositifolia* no se manifiestan, incluso luego de dos temporadas de crecimiento. En especies leñosas, estos resultados concuerdan con aquellos obtenidos para tres especies de arbustos achaparrados en los Apeninos en el norte de Italia (Gerdol et al. 2000) pero difieren de aquellos reportados para el arbusto *Empetrum hermaphroditum* en el ártico estudiado por Wookey et al. (1993), en el cual el tamaño de los frutos aumentó durante la temporada de aplicación de nutrientes.

En este sentido, se ha sugerido que las especies podrían mostrar respuestas individualistas (características de cada especie) a perturbaciones ambientales tales como el enriquecimiento del suelo con nutrientes (Chapin & Shaver 1985, Chapin et al. 1986, Bowman et al. 1993, Körner 1989, 1999). En las Montañas Rocosas de Norte América, tal como en *I. aggregata* (Campbell & Halama 1993), plantas de la hierba perenne *Oxytropis sericea* fertilizadas produjeron una mayor biomasa de inflorescencias por rama que plantas control (Wyka & Galen 2000). En un ecosistema ártico escandinavo, Parsons et al. (1994) reportaron un aumento en la floración en la gramínea *Calamagrostis lapponica*. En el arbusto enano *E. hermaphroditum* en Suecia, la aplicación de nutrientes resultó en un incremento en la producción de semillas en la



misma temporada en la cual los nutrientes fueron agregados (Wookey et al. 1993). En contraste a estos estudios, la fertilización del suelo no incrementó los niveles de fructificación en tres especies de arbustos enanos en el norte de la montañas Apeninas, Italia (Gerdol et al. 2000). A medida que aumenta el número de estudios, pareciera que, en vez de respuestas individualistas, los patrones en la asignación de nutrientes están más ligados a la longevidad de las especies involucradas. Las diferencias que emergen entre distintas formas de vida en sistemas alpinos son bastantes relevantes cuando son analizadas desde el punto de vista de dinámicas poblacionales. Una asignación preferencial hacia el crecimiento vegetativo podría tener efectos negativos temporales sobre el reclutamiento en un arbusto alpino autoincompatible como *C. oppositifolia* en que la producción de semillas es normalmente baja. Alternativamente, una acumulación de crecimiento vegetativo por un tiempo prolongado podría condicionar a un arbusto para un evento masivo de floración, resultando en un mayor éxito de polinización y output de semillas en el largo plazo.

Otras características de plantas de ecosistemas alpinos y árticos podrían explicar la ausencia de efectos de nutrientes agregados al suelo sobre el output reproductivo en el arbusto *C. oppositifolia*. Se ha sugerido que la disponibilidad de nutrientes podría constituir una fuerza de menor importancia en el control del crecimiento y reproducción de plantas en ambientes fríos que restricciones inherentes de desarrollo, las cuales podrían limitar la capacidad de plantas de responder a un aumento en la fertilidad del suelo (Chapin et al. 1986, Körner 1989). Comúnmente plantas que son nativas de ecosistemas pobres en nutrientes, tales como tundra alpina y ártica, responden de forma limitada a un aumento en la disponibilidad de nutrientes como consecuencia de

adaptaciones que promueven un uso conservado de nutrientes, y bajos niveles de pérdida y absorción de estos (Chapin 1991, Theodose & Bowman 1997). En una comparación mundial de las concentraciones de nitrógeno en los tejidos vegetales, Körner (1989) reportó que plantas en ambientes alpinos tienden a poseer mayores concentraciones de nitrógeno foliar comparado a especies congénéricas de ambientes de baja altitud. Esto podría relacionarse a que, en hábitats fríos e infértiles, las plantas tienden a crecer lentamente y acumular mayores concentraciones de nitrógeno en los tejidos a través de "consumo lujoso" (Chapin et al. 1986, Bowman et al. 1993, Körner 1989, 1999, Theodose & Bowman 1997). El hecho que *C. oppositifolia* respondió positivamente a la fertilización con nitrógeno solamente luego de una segunda temporada de crecimiento (a pesar de que el nitrógeno que había sido agregado se mineralizó rápidamente en el suelo) es consistente con estas observaciones generales para plantas de alta montaña.

Los resultados de esta parte de la tesis puede llevar a preguntarnos acerca de la importancia relativa de limitación por la disponibilidad de polinizadores vs. recursos en ecosistemas alpinos. La abundancia de polinizadores y niveles de actividad son característicamente bajos en ambientes de alta montaña (ej., Arroyo et al. 1985, Rozzi 1990, Bingham & Orthner 1998), a pesar de que se ha documentado que algunas especies pueden compensar por las bajas abundancias de polinizadores a través de una mayor longevidad floral (ej., Arroyo et al. 1985, ver también discusión en Körner 1999). Es aquí donde los resultados del experimento de polinización manual, realizado en paralelo al experimento manipulativo de adición de nutrientes, cobran relevancia. Este experimento demostró que la producción de semillas en *C. oppositifolia* estuvo fuertemente limitada por la disponibilidad de polen dado la baja abundancia de

polinizadores, y por ende, los bajos niveles de traspaso de polen (ver siguiente sección). La importancia relativa de limitación por polen vs. recursos en la reproducción en plantas ha sido materia de continuo debate e investigación en los últimos 25 años (ej., Bierzychudek 1981, Galen 1985, Campbell & Halama 1993, Mattila & Kuitunen 2000, ver revisión de limitación por polen en Burd 1994 y Larson & Barrett 2000), con una cantidad importante de estudios que han demostrado que la producción de semillas está limitada por polen entre plantas alpinas (ej., Galen 1985, Campbell & Halama 1993, Totland 2001, Totland & Sottocornola 2001). Sin embargo, a pesar de que un enriquecimiento del suelo con nutrientes podría eventualmente resultar en un aumento considerable en el crecimiento vegetativo, como fue visto en *C. oppositifolia*, cualquier aumento pequeño en el despliegue floral podría no conllevar un aumento en el output de semillas en una especie cuya reproducción está limitada por el traspaso de polen.

En conclusión, los resultados del experimento manipulativo sugieren que, al menos en el corto plazo, el output de semillas en *C. oppositifolia* no es incrementado por la disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, esto no descarta la posibilidad de una mayor producción de semillas en el largo plazo a través de la producción de un mayor número de ramas. En este sentido, los resultados proveen apoyo para la hipótesis de que, una asignación de los recursos adicionales para lograr una gran acumulación de ramas, traducándose eventualmente en un evento masivo de floración con el fin de lograr un mayor éxito reproductivo, en vez de un aumento gradual de la floración, podría constituir una mejor estrategia para aumentar el output reproductivo en el largo plazo en una especie longeva y autoincompatible como *C. oppositifolia*.

### **3.- Limitación del output de semillas por la disponibilidad y traspaso de polen**

La polinización manual de arbustos de *C. oppositifolia* resultó en un aumento de entre dos y tres veces en el número de semillas producidas comparado con arbustos control (sin manipulación) (ver Fig. 42). Por ende, al menos durante la temporada 2001–2002, el output de semillas en esta especie estuvo fuertemente limitada por la disponibilidad y traspaso de polen a 2600 m s.n.m. Esto concuerda con las bajas tasas de visita de polinizadores sobre arbustos de *C. oppositifolia* encontradas en el experimento manipulativo y natural realizado en el sitio cercano a Valle Nevado (Fig. 20 y 28).

Una menor producción de semillas podría ser explicada por la baja abundancia y niveles de actividad de polinizadores que caracteriza a los sistemas alpinos dado sus bajas temperaturas ambientes (ej., McCall & Primack 1992, Kudo 1993, Bingham & Orthner 1998), habiéndose reportado esto en otros trabajos realizados en la cercanía del aquí estudiado (Arroyo et al. 1985, Rozzi 1990). Limitación del output reproductivo por bajos niveles de traspaso de polen han sido encontrados en otros sistemas alpinos, incluyendo las Montañas Rocosas, U.S.A. (Galen 1985, Campbell & Halama 1993), Noruega (Totland 2001, Totland & Sottocornola 2001), y montañas en el norte de Japón (Kudo & Suzuki 2002).

Sin embargo, Zimmerman (1988) argumenta que la polinización manual de sólo algunas flores en plantas podría llevarnos a conclusiones ambiguas acerca de la limitación por polen, ya que estas plantas podrían aumentar el output de semillas en las flores experimentales (polinizadas manualmente) a través de una redistribución de

recursos desde flores no polinizadas a aquellas polinizadas manualmente (ver también discusiones en Burd 1994 y Larson & Barrett 2000). La polinización manual de las flores de sólo una parte de las plantas es un problema bastante común de encontrar en la literatura (ver Young 1982, Arroyo & Uslar 1993, Totland & Sottocornola 2001, Kudo & Suzuki 2002). Otros autores han polinado casi la totalidad de las flores de las plantas estudiadas (ej., Galen 1985, Sandvik et al. 1999). En el experimento de polinización manual en *C. oppositifolia*, se intentó evitar el “efecto Zimmerman”, ya que la gran mayoría (>80%) de los capítulos de los arbustos se polinizaron manualmente. Por lo tanto, puede concluirse que el éxito reproductivo de *C. oppositifolia* estuvo limitado por los bajos niveles de llegada de polen a nivel de individuos enteros.

Por otro lado, en un estudio comparativo, Larson & Barrett (2000) evaluaron si ciertos caracteres de historia de vida y ecológicos se correlacionaban con el grado de limitación por polen en 224 especies de plantas polinizadas por animales. Ellos encontraron que especies leñosas eran más propensas a estar limitadas por la disponibilidad de polen que plantas herbáceas. Los resultados de la presente tesis concuerdan con ello ya que *C. oppositifolia* es un arbusto longevo. Sería interesante saber si la producción de semillas en especies herbáceas en el mismo sitio también está siendo limitada por la disponibilidad de polen. Estos autores proponen que, en especies herbáceas, debiese existir un proceso fuerte de selección natural sobre aquellos rasgos (ej., tamaño de las flores) que minimizaran la posibilidad de que las primeras estuvieran limitadas por la disponibilidad de polen. La adecuación biológica de especies longevas depende de su fecundidad a lo largo de varios años por lo que una baja producción de semillas en un año específico, como resultado de una reducción en el traspaso de polen,

no conllevaría consecuencias tan dramáticas como para el caso de especies anuales o perennes de vida corta. Además, especies autoincompatibles resultaron ser más propensas a estar limitadas por polen que especies autocompatibles y autógamas dado la mayor dependencia de plantas que sólo pueden reproducirse sexualmente a través de polinización cruzada (autoincompatibles) de la actividad y disponibilidad de polinizadores en el ambiente. La producción de semillas en arbustos de *C. oppositifolia* depende absolutamente de la llegada de polen acarreado por insectos polinizadores desde individuos distintos, por lo que no sorprende que su reproducción estuviese limitada por la disponibilidad de polen.

Los resultados que indican que la producción de semillas en *C. oppositifolia* estuvo limitada por la disponibilidad y traspaso de polen en un sitio a 2600 m s.n.m. son particularmente relevantes si son considerados en el contexto de aquellos del experimento de exclusión de depredadores. Podría argumentarse que la limitación del output reproductivo por los bajos niveles de visita de polinizadores sobre arbustos sería aun más crítica en arbustos que están creciendo junto a rocas habitadas por *Liolaemus*, las cuales producen fuertes efectos negativos sobre las visitas de insectos polinizadores.

Finalmente, Larson & Barrett (2000) destacan que la mayoría de los estudios en los cuales se encontró evidencia de limitación por polen sólo abarcaron una temporada de floración. Se sabe que las condiciones abióticas como temperatura y precipitación son altamente cambiantes entre años (ej., Meserve et al. 1999, Gutiérrez & Meserve 2003), lo que es particularmente cierto en sistemas alpinos (ej., Arroyo et al. 1985, McCall & Primack 1992, Nilsson et al. 2002). Por lo tanto, es posible plantear que la producción de semillas en *C. oppositifolia* a 2600 m s.n.m. podría no siempre estar limitada por la

disponibilidad de polen ya que la abundancia de polinizadores podría variar de un año a otro. Un estudio de varios años sería necesario para poner a prueba esta hipótesis. Además, es posible que la abundancia de polinizadores sea mayor a menores altitudes dentro del matorral subandino, por lo que la producción de semillas no esté siendo limitada por la disponibilidad de polen, lo que podría, también en parte explicar la ausencia de efectos de *Liolaemus* a 2000 m s.n.m. cercano a Lagunillas.

#### **4.- Importancia de fuerzas descendentes y ascendentes, y de factores bióticos y abióticos sobre el éxito reproductivo de plantas en sistemas alpinos**

##### ***4.1.- Fuerzas descendentes y ascendentes***

El éxito reproductivo de plantas en ecosistemas fríos de alta montaña puede ser controlado por numerosas fuerzas o factores tanto bióticas (ej., carnívoros, herbívoros, competidores, y polinizadores) como abióticas (ej., temporadas de crecimiento de corta duración, bajas temperaturas, y suelos infértiles) (ej., Billings & Mooney 1968, Arroyo et al. 1982, 1985, Chapin & Shaver 1985, Galen 1985, 1990, Kudo 1993, Gugerli 1998, Körner 1999, Callaway et al. 2002), los cuales pueden actuar a distintas escalas espaciales y temporales. Al igual que la mayoría de los sistemas ecológicos, los ecosistemas alpinos son bastante complejos, por lo que uno de los grandes desafíos es llegar a poder determinar la importancia relativa de estas fuerzas y si existen interacciones entre ellas.

Aquí, a lo largo de dos temporadas de crecimiento, se abordó la pregunta de la importancia de efectos descendentes de depredadores (i.e., reptiles y aves), y

ascendentes de nutrientes en el suelo sobre el éxito reproductivo del arbusto *Chuquiraga oppositifolia* en la Cordillera de Los Andes, Chile central. Se encontró que la presencia de lagartijas *Liolaemus*, un abundante grupo de depredadores vertebrados insectívoros, al reducir las visitas de polinizadores, pueden producir fuertes efectos negativos sobre el output reproductivo del arbusto *C. oppositifolia*. Dado que el mecanismo a través del cual *Liolaemus* ejercería sus efectos sobre la producción de semillas sería conductual, con los polinizadores evitando visitar arbustos creciendo junto a rocas habitadas por estas lagartijas, los efectos de estos carnívoros sobre la producción de semillas pudieron manifestarse dentro de una escala temporal muy estrecha (en cada temporada de crecimiento) (ver discusiones en Abrams et al. 1996, Beckerman et al. 1997, Schmitz 1998). En cambio, la producción de semillas, al menos en el corto plazo, no fue incrementada por la disponibilidad de nitrógeno en el suelo.

Por lo tanto, los resultados de esta tesis sugerirían que fuerzas descendentes tendrían muchísimo mayor relevancia sobre el desempeño reproductivo del arbusto *C. oppositifolia* que fuerzas ascendentes de los niveles de nitrógeno en el suelo. Sin embargo, estos resultados claramente no eliminan la posibilidad de que la reproducción en *C. oppositifolia*, pudiese ser incrementada por la adición de nitrógeno luego de un período más largo (ej., cinco años). Es probable que, comparado con plantas herbáceas, los arbustos se demoren bastante más en responder a la adición de nitrógeno.

Por otro lado, podría haberse esperado que si la adición de nitrógeno hubiese tenido efectos positivos, ya sea directos sobre la producción de semillas, o indirectos a través de un mayor despliegue floral, atracción de polinizadores, y mayores tasas de visita sobre los arbustos, entonces los efectos negativos de las lagartijas sobre la



producción de semillas en plantas fertilizadas podrían haber sido cancelados o atenuados. Es decir, podría haber ocurrido una interacción entre estas dos fuerzas (depredadores y nutrientes). Es posible que en un estudio a largo plazo (ca. 10 años) (ver estudios de Meserve et al. 1996, 1999, Jaksic et al. 1992, 1993, 1997, Gutiérrez et al. 1993, 1997, Gutiérrez & Meserve 2003), con experimentos de exclusión de depredadores y adición de nutrientes realizados en cada año, podría verse tal interacción, como ha sido reportado en estudios en los cuales se han evaluado los efectos de fuerzas descendentes y ascendentes en el contexto de cascadas tróficas.

Una alternativa al uso de experimentos manipulativos y naturales en terreno para evaluar la magnitud de los efectos directos e indirectos de reptiles, aves, y adición de nutrientes al suelo sobre el desempeño reproductivo en *C. oppositifolia* podría haber sido el uso de análisis de vías (ver Kingsolver & Schemske 1991, Mitchell 1992). Este método derivado de regresiones múltiples consiste en la construcción de modelos alternativos llamados diagramas de vías en los cuales se representan las potenciales vías de interacción entre variables independientes y varias variables dependientes para luego evaluar la magnitud y significancia entre las vías directas e indirectas entre variables. Este método ha sido bastante utilizado en estudios ecológicos y evolutivos (ej., Schemske & Horvitz 1988, Wootton 1994b, Shine 1996), especialmente en casos en que el uso de experimentos es difícil y/o poco ético. Sin embargo, tanto Kingsolver & Schemske (1991) como Smith et al. (1997) han argumentado que los análisis de vías no pueden reemplazar el uso de métodos más directos como la experimentación, pudiendo utilizarse como aproximaciones exploratorias para luego poner a prueba las vías de interacción a través del uso de experimentos.

#### *4.2.- Factores abióticos vs. bióticos*

Tradicionalmente se ha considerado que factores abióticos, como la corta estación de crecimiento, bajas temperaturas, y suelos infértiles, son de mayor importancia sobre la estructuración de comunidades vegetales y dinámicas poblaciones en ecosistemas de montaña que factores bióticos (Körner 1999). Además, si bien se ha investigado la importancia de factores bióticos como son los patrones de visita de insectos polinizadores sobre el desempeño reproductivo de plantas, ya sea implícita o explícitamente, las bajas temperaturas de estos ambientes siempre han sido implicadas como los factores que subyacen a los efectos de animales y plantas sobre la reproducción de las plantas. Es decir, los factores abióticos serían vistos como el escenario sobre el cual los factores bióticos actuarían; estos últimos tomando un rol secundario. Por ejemplo, se considera que muchas veces la producción de polen está limitada por los bajos niveles de actividad y abundancia de insectos polinizadores dado las bajas temperaturas de ecosistemas alpinos (ej., Galen 1985, Kudo 1993, Totland & Sottocornola 2001, Kudo & Suzuki 2002).

Esta tesis fue realizada en el primer cinturón altitudinal por sobre el límite arbóreo, i.e., el matorral subandino entre ca. 2000 y 2700 m s.n.m, en donde, sin duda, las condiciones abióticas son menos estresantes que en los siguientes cinturones altitudinales. Ahora, sin desmerecer la importancia de factores abióticos en ecosistemas de montaña sobre la estructuración de comunidades vegetales, dinámicas poblaciones, y en el contexto de esta tesis, el desempeño reproductivo de plantas, los resultados de los experimentos realizados sugieren fuertemente que dos de los tres factores bióticos

evaluadas produjeron efectos negativos (reptiles) y positivos (polinizadores), al reducir o incrementar, respectivamente, la producción de semillas entre dos y tres veces en *C. oppositifolia*. En contraste, la disponibilidad de nitrógeno no produjo efectos sobre la producción de semillas (pero sí sobre el crecimiento).

Sumado a estos resultados, durante la realización de esta tesis, se pudo constatar en terreno que muchos otros factores bióticos podrían también producir efectos importantes sobre el desempeño reproductivo de plantas en el matorral subandino. Entre ellos, pueden mencionarse los escasamente estudiados (Molau et al. 1989, Galen 1990, Kelly & Sullivan 1997, Hemborg & Deprés 1999) efectos de la depredación predispersión de semillas que pudo evidenciarse en un número importante de plantas. Finalmente, también cabe destacar la casi nula investigación en ecosistemas de montaña sobre los efectos de la depredación postdispersión de semillas (pero ver Muñoz & Arroyo 2002), considerando la gran abundancia de aves granívoras que habitan estos sistemas durante la etapa de dispersión de las semillas. En este sentido, es posible plantear que un factor limitante sobre el reclutamiento de plantas en el matorral subandino podría precisamente ser la depredación postdispersión de semillas por aves y hormigas, lo que podría explicar la casi completa ausencia de plántulas de *Chuquiraga oppositifolia* y de otras especies arbustivas en este ecosistema.

## CONCLUSIONES

1. Este trabajo sugiere que depredadores, específicamente reptiles, (fuerza ascendente) ejercen efectos de mayor magnitud sobre la producción de semillas en el arbusto *Chuquiraga oppositifolia* que la disponibilidad de nitrógeno en el suelo (fuerza ascendente), al menos en el corto a mediano plazo, en la Cordillera de Los Andes, Chile central. Además, no se encontró evidencia de interacciones entre estas fuerzas.

2. Los resultados del experimento de exclusión de depredadores y de los experimentos naturales (arbustos con y sin rocas), sugieren que la presencia de reptiles, específicamente lagartijas del género *Liolaemus* (pero no así de aves insectívoras *Muscisaxicola*) sobre rocas aledañas a arbustos de *C. oppositifolia* en el matorral subandino pueden producir fuertes efectos negativos sobre la visita de los insectos polinizadores más frecuentes (una mariposa Satyridae y una mosca Syrphidae) de *C. oppositifolia*. El resultado de una reducción de entre dos a cuatro veces en las tasas y duración de las visitas de los polinizadores, fue una fuerte reducción de entre dos y tres veces en la producción de semillas por parte de esta especie de arbusto altoandina.

3. Los resultados de los experimentos junto con las numerosas observaciones y filmaciones, sugieren que estos depredadores ejercen sus efectos negativos indirectos sobre el output reproductivo de *C. oppositifolia* mayoritariamente a través de respuestas conductuales por parte de los polinizadores en respuesta a su mera presencia (riesgo de

depredación); un caso de efectos no letales mediados por conducta, en contraposición de los efectos letales o de consumo (mediados por densidad).

4. Este estudio demuestra que los insectos polinizadores pueden transmitir fuertes efectos negativos descendentes de animales carnívoros sobre el éxito reproductivo de plantas. Por lo tanto, los depredadores pueden ejercer efectos sobre plantas no solamente a través del control de las poblaciones de animales herbívoros (las denominadas cascadas tróficas), sino también a través de efectos sobre la conducta de insectos polinizadores al alterar sus patrones de visita sobre las plantas.

5. No se encontró evidencia de que la producción de semillas en este arbusto fuese incrementada por un aumento en la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, al menos en el corto plazo. Ninguno de los parámetros reproductivos medidos (despliegue floral, tamaño de los capítulos florales, número de floretes, patrones de visita de polinizadores, y producción de semillas) fueron incrementados a través del enriquecimiento del suelo con nutrientes. Incluso, la floración fue reducida durante una segunda temporada de crecimiento. Una mayor asignación de recursos al crecimiento vegetativo se evidenció en la segunda temporada.

6. Los resultados de este estudio claramente no excluyen la posibilidad de que la floración y output de semillas en *C. oppositifolia* podría ser incrementada por un aumento en la disponibilidad de nutrientes en un plazo más largo (ej., cinco años).

7. A través de un experimento de polinización manual se mostró que arbustos de *C. oppositifolia* que recibieron polen adicional produjeron entre dos y tres veces más semillas que arbustos control (sin manipulación), resultado que muestra que, al menos durante una temporada de crecimiento, el output de semillas en esta especie estuvo fuertemente limitada por la disponibilidad y traspaso de polen en este ecosistema alpino a 2600 m s.n.m. Esto concuerda con las bajas tasas de visita de los polinizadores encontrados en este estudio, y reportados para ecosistemas de alta montaña en general.

8. Finalmente, sin desmerecer la importancia de factores abióticos en ecosistemas de montaña sobre la estructuración de comunidades vegetales, dinámicas poblaciones, y en el contexto de esta tesis, el desempeño reproductivo de plantas, los resultados sugieren que dos de los tres factores bióticos evaluados (reptiles, aves, e insectos polinizadores) produjeron efectos negativos (reptiles) y positivos (insectos polinizadores), al reducir o incrementar, respectivamente, la producción de semillas entre dos y tres veces en *C. oppositifolia*. En contraste, la disponibilidad de nitrógeno no produjo efectos positivos sobre el output de semillas aunque sí tuvo efectos positivos sobre el crecimiento vegetativo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abrams, P.A., B.A. Menge, G.G. Mittelbach, D.A. Spiller y P. Yodzis. 1996. The role of indirect effects in food webs. *En* Polis, G.A. y K.O. Winemiller (eds.) *Food Webs. Integration of Patterns and Dynamics*. pp 371-395. Chapman and Hall, New York.
- Altshuler, D.L. 1999. Novel interactions of non-pollinating ants with pollinators and fruit consumers in a tropical forest. *Oecologia* **119**: 600-606.
- Ambrose, J.T. 1990. Birds. *En* Morse, R.A. y R. Nowogrodzki (eds.) *Honey bee pests, predators, and diseases*. pp 243-260. Cornell University Press, Ithaca.
- Arroyo, M.T.K. y F.A. Squeo. 1990. Relationship between plant breeding systems and pollination. *En* Kawano, S. (ed.) *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. pp 205-227. Academic Press, New York.
- Arroyo M.T.K. y P. Uslar. 1993. Breeding systems in a temperate mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. *Bot. J. Linn. Soc.* **111**: 83-102.
- Arroyo, M.T.K., J.J. Armesto y R.B. Primack. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Pl. Syst. Evol.* **149**: 187-203.
- Arroyo, M.T.K., J.J. Armesto y C. Villagrán. 1981. Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of central Chile. *J. Ecol.* **69**: 205-223.
- Arroyo, M.T.K., R. Primack y J. Armesto. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *Am. J. Bot.* **69**: 82-97.
- Atkin, O.K. y D.E. Collier. 1992. Relationship between soil-nitrogen and floristic variation in late snow areas of the Kosciusko alpine region. *Austr. J. Bot.* **40**: 139-149.
- Atlegim, O. 1989. Exclusion of birds from bilberry stands: impact on insect larval density and damage to the bilberry. *Oecologia* **79**: 136-139.
- Beckerman, A.P., M. Uriarte y O.J. Schmitz. 1997. Experimental evidence for a behavior-mediated trophic cascade in a terrestrial food chain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **94**: 10735-10738.

- Bierzzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Am. Nat.* **117**: 838-840.
- Billings, W.D. y H.A. Mooney. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biol. Rev.* **43**: 481-529.
- Bingham, R.A. y A.R. Orthner. 1998. Efficient pollination of alpine plants. *Nature* **391**: 238-239.
- Bosch, M. y N.M. Waser. 2001. Experimental manipulation of plant density and its effect on pollination and reproduction of two confamilial montane herbs. *Oecologia* **126**: 76-83.
- Bosman, A.L., P.A.R. Hockey y W.R. Siegfried. 1987. The influence of coastal upwelling on the functional structure of rocky intertidal communities. *Oecologia* **72**: 226-232.
- Bowman, W.D. y C.J. Bilbrough. 2001. Influence of a pulsed nitrogen supply on growth and nitrogen uptake in alpine graminoids. *Plant and Soil*. **233**: 283-290.
- Bowman, W.D., T.A. Theodose, J.C. Schardt y R.T. Conant. 1993. Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities. *Ecology*. **74**: 2085-2097.
- Bowman, W.D., T.A. Theodose, y M.C. Fisk. 1995. Physiological and production responses of plant growth forms to increases in limiting resources in alpine tundra: implications for differential community response to environmental change. *Oecologia*. **101**: 217-227.
- Brown, B.J., R.J. Mitchell y S.A. Graham. 2002. Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and its native congener. *Ecology* **83**: 2328-2336.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Bot. Rev.* **60**: 83-139.
- Bustamante, R.H., G.M. Branch y S. Eekhout. 1995. Maintenance of an exceptional intertidal grazer biomass in South Africa: subsidy by subtidal kelps. *Ecology* **76**: 2314-2329.
- Callaway, R.M., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C.J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F.I. Pugnaire, B. Newingham, E.T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze y B.J. Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* **417**: 844-848.



- Campbell, D.R. y K.J. Halama. 1993. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology* **74**: 1043-1051.
- Caron, D.M. 1990. Other insects. *En* Morse, R.A. y R. Nowogrodzki (eds.) Honey bee pests, predators, and diseases. pp 156-176. Cornell University Press, Ithaca.
- Carothers, J.H., F.M. Jaksic y P.A. Marquet. 2001. Altitudinal zonation among lizards of the genus *Liolaemus*: questions answered and unanswered questions. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **74**: 313-316.
- Carter, P.E. y A.L. Rypstra. 1995. Top-down effects in soybean agroecosystems: spider density affects herbivore damage. *Oikos* **72**: 433-439.
- Cavieres, L.A., A. Peñalosa y M.K. Arroyo. 2000. Altitudinal vegetation belts in the high-Andes of central Chile (33°). *Rev. Chil. Hist. Nat.* **73**: 331-344.
- Chapin, F.S. III. 1991. Integrated responses of plants to stress. *BioScience* **41**: 29-36.
- Chapin, F.S. III. y G.R. Shaver. 1985. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology*. **66**: 564-576.
- Chapin, F.S. III., P.M. Vitousek y K. Van Cleve. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities. *Am. Nat.* **127**: 48-58.
- Chase, J.M. 1998. Central-place forager effects on food web dynamics and spatial pattern in northern California meadows. *Ecology* **79**: 1236-1245.
- Chen, B. y D.H. Wise. 1999. Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology* **80**: 761-772.
- Craig, C.L. 1994. Limits to learning: effects of predator pattern and colour on perception and avoidance-learning by prey. *Anim. Behav.* **47**: 1087-1099.
- Craig, C.L., S.G. Wolf, J.L.D. Davis, M.E. Hauber y J.L. Mass. 2001. Signal polymorphism in the web-decorating spider *Argiope argentata* is correlated with reduced survivorship and the presence of stingless bees, its primary prey. *Evolution* **55**: 986-993.
- Dawes-Gromadzki, T.Z. 2002. Trophic trickles rather than cascades: conditional top-down and bottom-up dynamics in an Australian chenopod shrubland. *Austral Ecol.* **27**: 490-508.
- de la Fuente, M.A.S. y R.J. Marquis. 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. *Oecologia* **118**: 192-202.

- Dial, R. y J. Roughgarden. 1995. Experimental removal of insectivores from rain forest canopy: direct and indirect effects. *Ecology*. **76**: 1821-1834.
- Diamond, J. y T.J. Case. (eds). 1986. *Community ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Donoso-Barros, R. 1966. *Reptiles de Chile*. Ediciones Universidad de Chile, Santiago.
- Dukas, R. 2001a. Effects of perceived danger on flower choice by bees. *Ecol. Lett.* **4**: 327-333.
- Dukas, R. 2001b. Effects of predation risk on pollinators and plants. *En* Chittka, L. y J.D. Thomson (eds.) *Cognitive ecology of pollination*. pp. 214-236. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dukas, R. y D.H. Morse. 2003. Crab spiders affect flower visitation by bees. *Oikos* **101**: 157-163.
- Dyer, L.A. y D.K. Letourneau. 1999. Relative strengths of top-down and bottom-up forces in a tropical forest community. *Oecologia* **119**: 265-274.
- Estes, J.A., N.S. Smith y J.F. Palmisano. 1978. Sea otter predation and community organization in the Western Aleutian Islands, Alaska. *Ecology*. **59**: 822-833.
- Ezcurra, C. 1985. Revisión del género *Chuquiraga* (Compositae - Mutisieae). *Darwiniana* **26**(1-4): 219-284.
- Frazee, J.E. y R.J. Marquis. 1994. Environmental contribution to floral trait variation in *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae: Caesalpinioideae). *Am. J. Bot.* **81**: 206-215.
- Fretwell, S.D. 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspect. Biol. Med.* **20**: 169 - 185.
- Galen, C. 1985. Regulation of seed set in *Polemonium viscosum*: Floral scents, pollination, and resources. *Ecology* **66**: 792-797.
- Galen, C. 1990. Limits to the distribution of alpine tundra plants: herbivores and the alpine skypilot, *Polemonium viscosum*. *Oikos* **59**: 355-358.
- Gerdol, R., L. Brancaloni, M. Menghini y R. Marchesini. 2000. Response of dwarf shrubs to neighbour removal and nutrient addition and their influence on community structure in a subalpine heath. *J. Ecol.* **88**: 256-266.

- Gerdol, R., L. Brancaleoni, R. Marchesini y L. Bragazzi. 2002. Nutrient and carbon relations in subalpine dwarf shrubs after neighbour removal or fertilization in northern Italy. *Oecologia* **130**: 476-483.
- Goodall, J.D., A.W. Johnson y R.A. Philippi. 1946. Las Aves de Chile, su conocimiento y sus costumbres. Volumen 1. Platt Establecimientos Gráficos, Buenos Aires.
- Gould, J.L. 1986. Pattern learning by honey bees. *Anim. Behav.* **34**: 990-997.
- Greco, C.F. y P.G. Kevan. 1995. Patch choice in the anthophilous ambush predator *Phymata americana*: improvement by switching hunting sites as part of the initial choice. *Can. J. Zool.* **73**: 1912-1917.
- Gugerli, F. 1998. Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae). *Oecologia* **114**: 60-66.
- Gutiérrez, J.R. y P.L. Meserve. 2003. El Niño effects on soil seed bank dynamics in north-central Chile. *Oecologia* **134**: 511-517.
- Gutiérrez, J.R., P.L. Meserve, F.M. Jaksic, L.C. Contreras, S. Herrera y H. Vásquez. 1993. Structure and dynamics of vegetation in a Chilean arid thornscrub community. *Acta Oecol.* **14**: 271 – 285.
- Gutiérrez, J.R., P.L. Meserve, S. Herrera, L.C. Contreras y F.M. Jaksic. 1997. Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia* **109**: 398-406.
- Hairston, N.G., F.E. Smith y L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. *Am. Nat.* **44**: 421-425.
- Hairston, N.G. y N.G. Hairston. 1997. Does food web complexity eliminate trophic-level dynamics ? *Am. Nat.* **149**: 1001-1007.
- Halaj, J. y D.H. Wise. 2001 Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle ? *Am. Nat.* **157**: 262-281.
- Havström, M., T.V. Callaghan y S. Jonasson. 1993. Differential growth responses of *Cassiope tetragona*, an arctic dwarf-shrub, to environmental perturbations among three contrasting high- and subarctic sites. *Oikos* **66**: 389-402.
- Heer, C. y C. Körner. 2002. High elevation pioneer plants are sensitive to mineral nutrient addition. *Basic and Applied Ecology* **3**: 39-47.

- Hemborg, Å.M. y L. Després. 1999. Oviposition by mutualistic seed-parasitic pollinators and its effects on annual fitness of single- and multi-flowered host plants. *Oecologia* **120**: 427-436.
- Hendrix, S.D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. *En* Lovett-Doust, J. y L. Lovett-Doust (eds.) *Plant reproductive ecology, patterns and strategies*. pp 246-266. Oxford University Press, Oxford.
- Hoffmann, A., M.K. Arroyo, F. Liberona, M. Muñoz y J. Watson. 1998. *Plantas Altoandinas en la Flora Silvestre de Chile*. Ediciones Fundación Claudio Gay. Santiago.
- Holzmann, H.P. y K. Haselwandter. 1988. Contribution of nitrogen fixation to nitrogen nutrition in an alpine sedge community (*Caricetum curvulae*). *Oecologia* **76**: 298-302.
- Horvitz, C.C. y D.W. Schemske. 1984. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology* **65**: 1369-1378.
- Hunter, M.D. & P.W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* **73**: 724-732.
- Hunter, M.D., G.C. Varley y G.R. Gradwell. 1997. Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. **94**: 9176-9181.
- Jaksic, F.M., P. Feinsinger y J.E. Jiménez. 1993. A long-term study on the dynamics of guild structure among predatory vertebrates at a semi-arid neotropical site. *Oikos* **67**: 87-96.
- Jaksic, F.M., P. Feinsinger y J.E. Jiménez. 1996. Ecological redundancy and long-term dynamics of vertebrate predators in semiarid Chile. *Conservation Biology* **10**: 252-262.
- Jaksic, F.M., J.E. Jiménez, S.A. Castro y P. Feinsinger. 1992. Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at a semi-arid Neotropical site. *Oecologia* **89**: 90-101.
- Jaksic, F.M., S.I. Silva, P.L. Meserve y J.R. Gutiérrez. 1997. A long-term study of vertebrate predator responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America. *Oikos* **78**: 341-354.

- Johnson, S.G., L.F. Delph y C.L. Elderkin. 1995. The effect of petal size manipulations on pollen removal, seed set, and insect-visitor behavior in *Campanula americana*. *Oecologia* **102**: 174-179.
- Johnston, M.O. 1991. Natural selection of floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution* **45**: 1468-1479.
- Jonasson, S. 1992. Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality. *Oikos* **63**: 420-429.
- Kelly, D. y J.J. Sullivan. 1997. Quantifying the benefits of mast seeding on predator satiation and wind pollination in *Chionochloa pallens* (Poaceae). *Oikos* **78**: 143-150.
- Kevan, P.G. y H.G. Baker. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Annu. Rev. Entomol.* **28**: 407-453.
- Kingsolver, J.G. y D.W. Schemske. 1991. Path analysis of selection. *Trends Ecol. Evol.* **6**: 276-280.
- Körner, C. 1989. The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia* **81**: 379-391.
- Körner, C. 1999. *Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin.
- Körner, C., M. Diemer, B. Schappi, P. Niklaus y J. Arnone. 1997. The responses of alpine grassland to four seasons of CO<sub>2</sub> enrichment: a synthesis. *Acta Oecol.* **18**: 165-175.
- Kudo, G. 1993. Relationships between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine sur, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *Am. J. Bot.* **80**: 1300-1304.
- Kudo, G. y S. Suzuki. 2002. Relationships between flowering phenology and fruit-set of dwarf shrubs in alpine fellfields in northern Japan: a comparison with a subarctic heathland in northern Sweden. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* **34**: 185-190.
- Larson, B.M.H. y S.C.H. Barrett. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biol. J. Linn. Soc.* **69**: 503-520.
- Lähtilä, K. y S.Y. Strauss. 1997. Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* **111**: 396-403.

- Letourneau, D.H. 1998. Ants, stem-borers, and fungal pathogens: experimental tests of a fitness advantage in Piper ant-plants. *Ecology* **79**: 593-603.
- Lima, S.L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience* **48**: 25-34.
- Louda, S.M. 1982. Inflorescence spiders: a cost-benefit analysis for the host plant, *Haplopappus venetus*. *Oecologia* **55**: 185-191.
- Mattila, E. y M.T. Kuitunen. 2000. Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae). *Oikos* **89**: 360-366.
- Marco, D.E. y M.T.K. Arroyo. 1998. The breeding system of *Oxalis squamata*, a tristylous South American species. *Botanica Acta* **111**: 497-504.
- Marquet, P.A., J.C. Ortiz, F. Bozinovic y F.M. Jaksic. 1989. Ecological aspects of thermoregulation at high altitudes: the case of Andean *Liolaemus* lizards in northern Chile. *Oecologia* **81**: 16-20.
- Marquis, R.J. y C.J. Whelan. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* **75**: 2007-2014.
- McCall, C. y R.B. Primack. 1992. Influence of flower characteristics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities. *Am. J. Bot.* **79**: 434-442.
- McIntosh, A.R. y C.R. Townsend. 1996. Interactions between fish, grazing invertebrates and algae in a New Zealand stream: a trophic cascade mediated by fish-induced changes to grazer behaviour? *Oecologia* **108**: 174-181.
- Menge B.A. 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology* **73**: 755-765.
- Menge, B.A., B.A. Daley, P.A. Wheeler, E. Dahlhoff, E. Sanford y P.T. Strub. 1997. Benthic-pelagic links and rocky intertidal communities: Bottom-up effects on top-down control? *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* **94**: 14530-14535.
- Meserve, P.L., J.R. Gutiérrez, J.A. Junger, L.C. Contreras y F.M. Jaksic. 1996. Role of biotic interactions in a small mammal assemblage in semiarid Chile. *Ecology* **77**: 133-148.
- Meserve, P.L., W.B. Milstead, J.R. Gutiérrez y F.M. Jaksic. 1999. The interplay of biotic and abiotic factors in a semiarid Chilean mammal assemblage: results of a long-term experiment. *Oikos* **85**: 364-372.

- Messina, F.J. 1981. Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: interactions on goldenrod (*Solidago* sp.) *Ecology* **62**: 1433-1440.
- Miller, R.S. y C.L. Gass. 1985. Survivorship in hummingbirds: is predation important? *Auk* **102**: 175-178.
- Mitchell, R.J. 1992. Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modelling. *Functional Ecology* **6**: 123-129.
- Molau, U., B. Eriksen y J.T. Knudsen. 1989. Predispersal seed predation in *Bartsia alpina*. *Oecologia* **81**: 181-185.
- Moon, D.C. y P. Stiling. 2002. Top-down, bottom-up, or side to side? Within-trophic-level interactions modify trophic dynamics of a salt marsh herbivore. *Oikos* **98**: 480-490.
- Moran, M.D., T.P. Rooney y L.E. Hurd. 1996. Top-down cascade from a bitrophic predator in an old-field community. *Ecology* **77**: 2219-2227.
- Morse, D.H. 1986. Predation risk to insects foraging at flowers. *Oikos* **46**: 223-228.
- Muñoz, A.A. y M.T.K. Arroyo. 2002. Postdispersal seed predation on *Sisyrinchium arenarium* (Iridaceae) at two elevations in the central Chilean Andes. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. **34**: 178-184.
- Muñoz, A.A. y M.T.K. Arroyo. 2004. Negative impacts of a vertebrate predator on insect pollinator visitation and seed output in *Chuquiraga oppositifolia*, a high Andean shrub. *Oecologia* **138**: en prensa
- Nagy, L. y J. Proctor. 1997. Plant growth and reproduction on a toxic Alpine ultramafic soil: adaptation to nutrient limitation. *New Phytol.* **137**: 267-274.
- Nilsson, M.C., D.A. Wardle, O. Zackrisson y A. Jäderlund. 2002. Effects of alleviation of ecological stresses on an alpine tundra community over an eight-year period. *Oikos* **97**: 3-17.
- Nonacs, P. y L.M. Dill. 1990. Mortality risk vs. food quality trade-offs in a common currency: ant patch preferences. *Ecology* **71**: 1886-1892.
- Oksanen, L. y T. Oksanen. 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitative ecosystems. *Am. Nat.* **155**: 703-723.
- Parsons, A.N., M.C. Press, P.A. Wookey, C.H. Robinson, T.V. Callaghan y J.A. Lee. 1995. Growth responses of *Calamagrostis lapponica* to simulated environmental change in the Sub-arctic. *Oikos* **72**: 61-66.

- Parsons, A.N., J.M. Welker, P.A. Wookey, M.C. Press, T.V. Callaghan y J.A. Lee. 1994. Growth responses of four sub-Arctic dwarf shrubs to simulated environmental change. *J. Ecol.* **82**: 307-318.
- Press, M.C., J.A. Potter, M.J.W. Burke, T.V. Callaghan y J.A. Lee. 1998. Responses of a subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change. *J. Ecol.* **86**: 315-327.
- Polis, G.A. 1994. Food webs, trophic cascades and community structure. *Austr. J. Ecol.* **19**: 121-136.
- Polis, G.A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* **86**: 3-15.
- Polis, G.A. y D.R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat.* **147**: 813-846.
- Polis, G.A. y K.O. Winemiller (eds.). 1996. *Food Webs. Integration of patterns and dynamics.* Chapman & Hall, New York.
- Polis, G.A., S.D. Hurd, C.T. Jackson y F. Sanchez Piñero. 1997. El Niño effects on the dynamics and control of an island ecosystem in the Gulf of California. *Ecology* **78**: 1884-1897.
- Polis, G.A., A.L.W. Sears, G.R. Huxel, D.R. Strong y J. Maron. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends Ecol. Evol.* **15**: 473-475.
- Power, M.E. 1990. Effects of fish in river food webs. *Science* **250**: 811-814.
- Power, M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* **73**: 733-746.
- Ricklefs, R.E. y D. Schluter. (eds.) 1993. *Species diversity in ecological communities, Historical and geographic perspectives.* The University of Chicago Press, Chicago.
- Rosemond, A.D.; P.J. Mulholland & J.W. Elwood. 1993. Top-down and bottom-up control of stream periphyton: effects of nutrients and herbivores. *Ecology* **74**: 1264-1280.
- 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, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.



- Sandvik, S. M., Ø. Totland y J. Nylén. 1999. Breeding system and effects of plant size and flowering time on reproductive success in the alpine herb *Saxifraga stellaris* L. Arctic, Antarctic, and Alpine Research **31**: 196-201.
- Seastedt, T.R. y L. Vaccaro. 2001. Plant species richness, productivity, and nitrogen and phosphorus limitations across a snowpack gradient in alpine tundra, Colorado, USA. Arctic, Antarctic, and Alpine Research. **33**: 100-106.
- Schemske, D.W. y C.C. Horvitz. 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. Ecology **69**: 1128-1137.
- Schemske, D.W. y C. Horvitz. 1989. Temporal variation in selection on a floral character. Evolution **43**: 461-465.
- Schine, R. 1996. Life-history evolution in Australian snakes: a path analysis. Oecologia **107**: 484-489.
- Schmalhofer, V.R. 2001. Tritrophic interactions in a pollination system: impacts of species composition and size of flower patches on the hunting success of a flower-dwelling spider. Oecologia **129**: 292-303.
- Schmitz, O.J. 1998. Direct and indirect effects of predation and predation risk in old-field interaction webs. Am. Nat. **151**: 327-342.
- Schmitz, O.J. y K.B. Suttle. 2001. Effects of top predator species on direct and indirect interactions in a food web. Ecology **82**: 2072-2081.
- Schmitz, O.J., A.P. Beckerman y K.M. O'Brien. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. Ecology **78**: 1388-1399.
- Schmitz, O.J., P.A. Hambäck y A.P. Beckerman. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. Am. Nat. **155**: 141-153.
- Scrimgeour, G.J. y J.M. Culp. 1994. Feeding while evading predators by a lotic mayfly: linking short-term foraging behaviours to long-term fitness consequences. Oecologia **100**: 128-134.
- Shurin, J.B., E.T. Borer, E.W. Seabloom, K. Anderson, C.A. Blanchette, B. Broitman, S.D. Cooper y B.S. Halpern. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. Ecol. Lett. **5**: 785-791.
- Siegel, S. y N.J. Castellan. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw Hill, New York.

- Sipura, M. 1999. Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. *Oecologia* **121**: 537-545.
- Slobodkin, L.B., F.E. Smith y N.G. Hairston. 1967. Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. *Am. Nat.* **101**: 109-124.
- Smith, F.A., J.H. Brown y T.J. Valone. 1997. Path analysis: a critical evaluation using long-term experimental data. *Am. Nat.* **149**: 29-42.
- Spiller, D.A. y T.W. Schoener. 1990. A terrestrial field experiment showing the impact of eliminating top predators on foliage damage. *Nature* **347**: 469-472.
- Stanton, M.L. y R.E. Preston. 1988. Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* **75**: 528-539.
- Statsoft Inc. 1998. Statistica. Version 5.1, Statsoft Inc., USA.
- Stephens, D.W. y J.R. Krebs. 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Stephenson, A.G. 1982. The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. *Ecology* **63**: 663-669.
- Stiling, P. y A.M. Rossi. 1997. Experimental manipulations of top-down and bottom-up factors in a tri-trophic system. *Ecology* **78**: 1602-1606.
- Strauss, S.Y., J.K. Connor y S.L. Rush. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *Am. Nat.* **147**: 1098-1107.
- Suttle, K.B. 2003. Pollinators as mediators of top-down effects on plants. *Ecol. Lett.* **6**: 688-694.
- Theodose, T.A. y W.D. Bowman. 1997. Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities. *Ecology* **78**: 1861-1872.
- Totland, Ø. 2001. Environment-dependent pollen limitation and selection on floral traits in an alpine species. *Ecology* **82**: 2233-2244.
- Totland, Ø. y M. Sottocornola. 2001. Pollen limitation of the reproductive success in two sympatric alpine willows (Salicaceae) with contrasting pollination strategies. *Am. J. Bot.* **88**: 1011-1015.

- Traveset, A. y E. Saez. 1997. Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: Spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. *Oecologia* **111**: 241-248.
- Vasconcelos, H.L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia* **87**: 295-298.
- Waring, R.H. y W.H. Schlesinger. 1985. Forest ecosystems. Concepts and management. Academic Press.
- White, T.C.R. 1978. The importance of the relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* **33**: 71-86.
- Willmer, P.G. y G.N. Stone. 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in *Acacia* flowers. *Nature* **388**: 165-167.
- Wookey, P.A., A.N. Parsons, J.M. Welker, J.A. Potter, T.V. Callaghan, J.A. Lee y M.C. Press. 1993. Comparative responses of phenology and reproductive development to simulated environmental change in sub-arctic and high arctic plants. *Oikos* **67**: 490-502.
- Wootton, J.T. 1994a. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25**: 443-466.
- Wootton, J.T. 1994b. Predicting direct and indirect effects: an integrated approach using experiments and path analysis. *Ecology* **75**: 151-165.
- Wootton, J.T., M.E. Power, R.T. Paine y C.A. Pfister. 1996. Effects of productivity, consumers, competitors, and El Niño events on food chain patterns in a rocky intertidal community. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* **93**: 13855-13858.
- Wyka, T. y C. Galen. 2000. Current and future costs of reproduction in *Oxytropis sericea*, a perennial plant from the Colorado Rocky Mountains, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **32**: 438-448.
- Young, T.P. 1982. Bird visitation, seed set, and germination rates in two species of *Lobelia* on Mount Kenya. *Ecology* **63**: 1983-1986.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis. Third Edition, Prentice Hall, New Jersey. 662 pp.
- Zimmerman, M. 1988. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. *En Lovett-Doust, J. y L. Lovett-Doust (eds.) Plant reproductive ecology, patterns and strategies.* pp 157-178. Oxford University Press, Oxford.

**Anexo 1.** Resultados del análisis de contenido estomacal de 20 individuos de la lagartija *Liolaemus belli* (Tropiduridae) capturados a fines de febrero 2003 en el sitio de estudio a 2600 m.s.n.m. cercano a Valle Nevado, Cordillera de los Andes, Chile central. Los individuos fueron capturados desde rocas aladañas a arbustos de *Chuquiraga oppositifolia* en flor. N = número de individuos, %N = porcentaje del total de individuos.

Items dietarios	N	%N
<b>Hymenoptera</b>	<b>53</b>	<b>33,5</b>
Apoidea	2	1,3
Andrenidae	6	3,8
Chalcididae	6	3,8
Formicidae	27	17,1
Halictidae	2	1,3
Ichneumonidae	3	1,9
Larva	1	0,6
Hymenoptera no identificados	6	3,8
<b>Diptera</b>	<b>19</b>	<b>12,0</b>
Tachinidae	12	7,6
Pupa	1	0,6
Diptera no identificados	6	3,8
<b>Lepidoptera</b>	<b>12</b>	<b>7,6</b>
Satyridae	1	0,6
Larva	4	2,5
Lepidoptera no identificados	7	4,4
<b>Coleoptera</b>	<b>18</b>	<b>11,4</b>
Coccinellidae	8	5,1
Curculionidae	3	1,9
Tenebrionidae	1	0,6
larva	2	1,3
Coleoptera no identificados	4	2,5
<b>Hemiptera</b>	<b>17</b>	<b>10,8</b>
Aphididae	11	7,0
Pentatomidae	1	0,6
Hemiptera no identificados	5	3,2
<b>Orthoptera</b>	<b>2</b>	<b>1,3</b>
<b>Aranea</b>	<b>16</b>	<b>10,1</b>
Arañas	5	3,2
Acaros	11	7,0
Artrópodos no identif.	21	13,3
<b>TOTAL ARTRÓPODOS</b>	<b>158</b>	<b>100,0</b>
Semillas de <i>Berberis</i>	69	
Frutos de <i>Berberis</i>	23	
Hojas	11	
flores	26	