

UCH-FC
B. Ambiental
A 859
C. 1

ESCUELA DE PREGRADO – FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE CHILE



LA RESINA DE *HAPLOPAPPUS PLATYLEPIS*

PHIL (ASTERACEAE)

¿ES UNA BARRERA CONTRA LA HERBIVORÍA?

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

Álvaro Fernando Astudillo Meza

Director de Seminario de Título: Dr. Cristian Villagra Gil

Patrocinador: Dr. Claudio Veloso Iriarte

Santiago de Chile, abril de 2015



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por:

ÁLVARO FERNANDO ASTUDILLO MEZA

**“La resina de *Haplopappus platylepis* Phil (ASTERACEAE)
¿Es una barrera contra la herbivoría?”**

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

Dr. Cristian Villagra Gil
Director Seminario de Título

Dr. Claudio Veloso Iriarte
Prof. Patrocinante del Seminario



Comisión Revisora y Evaluadora

Dra. Alejandra González Vásquez
Presidente Comisión

Dra. Paulette Naulin Gysling.
Evaluadora

Santiago de Chile, abril de 2015

Dedico este trabajo a mis padres, Libertad y Fernando.

A mi Abuelos, Hilda y Sergio. A mis hermanos Maximiliano y Félix.

A mis primos y a mi amada Rocío.

Gracias por su apoyo incondicional.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Rocío Durán por su apoyo y comprensión, a mi familia y amigos. Agradezco también a mi tutor Dr. Cristian Villagra, por su ayuda y orientación durante mi proceso de tesis. Agradezco al Dr. Daniel Frías, Dr. Luis Flores y Ms Christian González por su colaboración desinteresada en la identificación de especímenes encontrados en este estudio. En general agradezco a mis compañeros de laboratorio y al personal del Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación por la calidad humana y solidaridad durante mi estadía como tesista en este centro de Investigación.

El presente estudio contó con el financiamiento del Proyecto FONDECYT de Iniciación en Investigación N° 11100109: "*Hybrid floral chemotype as a sensory bridge for herbivores and pollinators*" otorgado al profesor Cristian Villagra Gil, Profesor Asociado del Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación y el Proyecto FONDECYT de Inserción de Capital Humano Avanzado en la Academia 79100013: "*Ecología y evolución de la especialización y diversificación en insectos*", otorgado a los profesores Dr. Cristian Villagra y Dr. Luis Flores Prado con el patrocinio del Dr. Daniel Frías. Los materiales y el apoyo logístico fueron entregados para realizar el trabajo en terreno, el cual se desarrolló en los meses de enero y febrero de 2012 en la localidad de Los Molles y desde abril en adelante se llevó a cabo en el Instituto de Entomología UMCE. Adicionalmente, a partir de este financiamiento, parte de los resultados obtenidos en este estudio fueron expuestos en el Segundo congreso de la Sociedad Latinoamericana de Ecología Química en Córdoba, Argentina, 2012.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

| | |
|-----------------------------|------|
| LISTA DE TABLAS..... | v |
| LISTA DE FIGURAS..... | vi |
| LISTA DE ABREVIATURAS | vii |
| RESUMEN..... | viii |
| ABSTRACT..... | x |
| INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| Hipótesis..... | 5 |
| Objetivo general..... | 6 |
| Objetivos específicos..... | 6 |
| MATERIALES Y MÉTODOS..... | 7 |
| Sitio de estudio..... | 7 |
| Especie de estudio..... | 8 |
| RESULTADOS..... | 18 |
| DISCUSIÓN..... | 27 |
| CONCLUSIÓN..... | 38 |
| BIBLIOGRAFÍA..... | 39 |

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Porcentaje de artrópodos relacionados con *Haplopappus platylepis*.

Tabla 2. Listado de especies asociadas a *Haplopappus platylepis* y las diferentes especies encontradas en las observaciones. AR: Adherido en resina, VF: Visitante Floral (Observación de visitantes), PF: Parásito floral, PE: Parasitoide.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Fotografía aérea de la localidad de Los Molles, V Región, Petorca, Chile.

Figura 2. Fotografía de ontogenia *Haplopappus platylepis*.

Figura 3. Fotografía de los diferentes estadios, representando la ontogenia floral de *Haplopappus platylepis*: E1: Botón, E2: Flor en anthesis o disponible, E3: Flor senescente.

Figura 4. Clasificación de las semillas de *Haplopappus platylepis* contabilizadas para determinar la parasitación en las inflorescencias. A) Semilla fértil, B) Dañadas por herbivoría, C) Infértil.

Figura 5. Fenología de la floración de *Haplopappus platylepis* durante el periodo estival 2012 representada como el porcentaje de inflorescencias en estadio temprano o botón, etapa de anthesis o flor disponible abierta y flor senescente.

Figura 6. Gráfico de la frecuencia de visita diaria de los diferentes visitantes florales.

Figura 7. Gráfico de la proporción de semillas dañadas, fértiles e infértiles de las muestras recolectadas en terreno.

Figura 8. Gráfico de la proporción de semillas dañadas por los diferentes parásitos florales.

Figura 9. Gráfico de la proporción de semillas dañadas con y sin protección de bolsas de género.

LISTA DE ABREVIATURAS

| | |
|---------|-------------------------------|
| cc: | Centímetros cúbicos |
| cm: | Centímetro |
| DE | Desviación estándar |
| EE: | Error estándar |
| gl: | Grados de libertad |
| gr: | Gramos |
| HD: | <i>Haplopappus decurrens</i> |
| HP: | <i>Haplopappus platylepis</i> |
| HF: | <i>Haplopappus foliosus</i> |
| mg: | Milígramo |
| min: | Minuto |
| MS: | Metabolitos secundarios |
| NS: | No significativo |
| °C: | Grado Celsius |
| %(v/v): | Porcentaje volumen/volumen |

RESUMEN

Las plantas sufren ataques de agentes bióticos como microorganismos e insectos herbívoros en todas las etapas de su ciclo de vida. Este daño puede afectar estructuras directamente relacionadas con el éxito reproductivo de las especies vegetales. Como contrapartida, las plantas poseen distintos rasgos que les proporcionan resistencia, deterrencia y/o defensa contra las amenazas bióticas. Entre los rasgos contra la herbivoría se destacan las barreras físicas o estructurales (tricomas y espinas) y las defensas químicas (metabolitos secundarios). Estos últimos pueden presentarse constituyendo los diferentes tejidos de la planta o su producción puede estar gatillada a partir del estrés por herbivoría (respuesta química inducida). Los metabolitos secundarios incluyen, entre otras, toxinas y repelentes que le dan protección a las plantas frente al ataque de herbívoros y agentes patógenos. Adicionalmente estas sustancias tienen relación con la atracción de mutualistas como polinizadores y parasitoides.

En este estudio se analizó el valor ecológico de una resina pegajosa que se encuentra en la superficie exterior de las brácteas del capítulo de un pequeño arbusto, *Haplopappus platylepis* (Asteraceae). Se propone como hipótesis de este trabajo que estos compuestos resinosos proporcionan defensa químico-mecánica contra los insectos visitantes antagonistas, debido a sus propiedades adherentes. Las observaciones de campo demostraron que el revestimiento resinoso del involucro es una barrera química-mecánica eficaz contra algunos artrópodos rastreros tales como herbívoros generalistas, parásitos y depredadores omnívoros (es decir, coleópteros melíridos y hormigas, entre otros), sin embargo, la resina de *H. platylepis* no fue capaz de atrapar a los visitantes que accedieron volando al disco de la inflorescencia, tales

como varios candidatos polinizadores (principalmente abejas) y algunos parásitos especializados (microlepidópteros y la mosca *Dioxya chilensis* [tephritidae]) que dañaban las semillas de las inflorescencias. Finalmente, se discute el valor de estos exudados para la defensa contra la herbivoría, junto con otras posibles funciones, tales como la prevención de la deshidratación, estrés por calor durante el verano y su potencial función protocarnívora.

ABSTRACT

Plants suffer attacks of herbivorous insects in all stages of their life cycle. This damage can directly affect the reproductive success of these, so it has been proposed that the existence of different features that reduce the impact of herbivory may have evolved as a result of this historical interaction between plants and its natural enemies. Physical or structural barriers, such as trichomes and thorns, and chemical resistance, such as secondary metabolites, are among these antiherbivory traits. The latter can occur constitutively in various tissues of the plant or its production can be triggered from herbivory stress (chemical response).

In this study it was analyzed the ecological value of a sticky resin that is found on the outer surface of *Haplopappus platylepis*' involucre bracts. This is a small native shrub (Asteraceae) of central Chile. This study proposes that resinous coating provides a chemo-mechanical resistance against insect visitors due to their adhesive properties.

Field observations demonstrated that resinous involucre bracts are effective chemo-mechanical barriers against crawling arthropods such as generalist herbivores. However, *H. platylepis* resin was not able to trap flying visitors, such as various pollinator candidates (mainly native bees). The value of these exudates for resistance against herbivory, along with other possible functions, such as dehydration prevention or heat stress during the summer and its potential proto-carnivorous role, are discussed

INTRODUCCIÓN

El reino vegetal y los insectos representan los dos taxa más amplios de organismos eucariotes existentes. (Pimentel y Andow 1984; Mora y col. 2010) tanto en biomasa como en número de especies (Schoonhoven y col. 2005). Ambos grupos forman a su vez una gran variedad de interacciones ecológicas, desde asociaciones mutualistas hasta relaciones antagonistas y parasitarias. Esta asociación podría ser de larga data; hallazgos de insectos fitófagos conservados en ámbar, combinados con análisis de fósiles, han demostrado que la relación de fitofagia comenzó mucho antes de la aparición de las primeras plantas con flores (Jolivet 1992). La mayoría de las plantas experimentan algún tipo de daño por herbivoría durante su ciclo de vida. Debido a la antigüedad y ubicuidad de esta interacción, es posible encontrar una diversidad de mecanismos de resistencia, defensa y tolerancia al ataque de los insectos u organismos patógenos (Carmona y col. 2011). Esto puede afectar directamente el éxito reproductivo de las plantas, por lo tanto se ha propuesto que los rasgos capaces de afectar a los organismos herbívoros surgirían como resultado de las presiones evolutivas impuestas por los herbívoros (Ehrlich y Raven 1964). Estas defensas permitirían reducir los efectos de la herbivoría, aumentar su sobrevivencia y la reproducción de las especies vegetales (Levin 1976, 2012).

Entre los distintos rasgos relacionados con la defensa de la planta contra agentes bióticos se encuentran los mecanismos constitutivos, que proveen resistencia contra patógenos de forma pasiva. Por otro lado, la defensa puede corresponder a mecanismos inducidos, que se activan como respuesta frente al ataque de un

patógeno o herbívoro (Fritz y Simms 1992). Estos rasgos, a su vez, pueden corresponder a barreras físicas (estructurales) o químicas (metabolitos secundarios).

Las barreras físicas son estructuras que pueden evitar directamente el efecto del ataque por los herbívoros, entre otras funciones, e incluyen estructuras tales como espinas, hojas duras (esclerófilas) y tricomas (Metcalf y Chalk 1983). Por otro lado, ciertos órganos de las plantas pueden adoptar formas que disuaden a los insectos de acercarse. Por ejemplo, las hojas de las enredaderas del género *Passiflora* pueden imitar los huevos de las mariposas del género *Heliconius* engañando a los lepidópteros al percibirlos como parasitadas (Farmer 2014).

Los metabolitos secundarios (MS) son compuestos químicos que contribuyen a la supervivencia de las plantas bajo ciertas amenazas ambientales (Wink 1988). Por ejemplo, MS ayudan a las plantas a mejorar los efectos de las presiones abióticas como la deficiencia nutricional, la sequía, las temperaturas extremas y la radiación UV (Schoonhoven y col. 2005). También pueden ayudar a las plantas en sus interacciones con factores bióticos, adoptando funciones ecológicas específicas que atraen o repelen ciertos animales, como por ejemplo pigmentos que proporcionan color a flores y frutos, jugando un papel esencial en la reproducción atrayendo a insectos polinizadores, o animales que dispersan sus semillas (Kessler y Halitschke 2009). Además los MS volátiles relacionados con resistencia a la herbivoría pueden atraer a depredadores y parasitoides de los insectos fitófagos, disminuyendo la intensidad de su ataque y repercutiendo a su vez en la variedad de sustancias tóxicas o repelentes que son exudadas por las plantas (Baldwin y col. 2001). De la misma forma los MS pueden afectar el curso de las interacciones alelopáticas con otras plantas ya sea con un efecto inhibitor o beneficioso (Wink 1988; Makkar y col. 2007; Karimi y col. 2011).

Dentro de los tipos de daño por herbivoría más perjudiciales descritos en plantas se destaca la florivoría y el consumo de polen y semillas por parte de los herbívoros (Herrera 2000; McCall y Irwin 2006). Las plantas con mayores niveles de compuestos químicos secundarios en estructuras reproductivas pueden ser más resistentes al ataque de animales florívoros que aquellas con niveles más bajos de sustancias químicas de defensa. Por ejemplo, algunos estudios han revelado que la adecuación biológica de *Castilleja indivisa* Engelm (Orobanchaceae) aumenta en relación a los niveles de alcaloides, cuando *C. indivisa* tiene altos niveles de alcaloides presenta herbivoría reducida, más visitas de polinizadores y mayor producción de semillas en comparación con las plantas de la misma especie con bajos niveles de alcaloides (Adler y col. 2001). Por consiguiente, se propone que las estructuras florales han desarrollado rasgos de defensa variadas contra herbívoros (Kerner 1878; Jolivet 1992; Knudsen y col. 2006) que pueden actuar como pesticidas naturales, proporcionando a la planta sabores amargos, haciéndolas indigestas o venenosas y también actuando como inhibidores de contacto. Algunas secreciones viscosas, por ejemplo látex, resinas y mucilagos, entre otros, se clasifican en esta última categoría (Adler y Irwin 2005; Knudsen y col. 2006). Como ejemplo de ello, varias especies de plantas del género *Dalechampia* (Euphorbiaceae) producen resinas triterpenos dentro de sus inflorescencias (Armbruster 1996). Esta mezcla de compuestos de triterpenos se ha propuesto como una defensa química de flores estaminadas contra los patógenos así como también se describe como una recompensa floral para polinizadores especializados (Armbruster y col. 2009).

Las plantas se enfrentan al dilema de atraer visitantes mutualistas, como polinizadores, y a la vez tratar de repeler a los antagonistas (Irwin y col. 2004; Strauss y col. 1999). Ejemplo de esto es la especie de cardo *Cirsium arvense* (Asteraceae), cuyas tasas de

emisión de fragancia de sus capítulos, a través de la ontogenia de las inflorescencias de esta especie, está relacionada con la interacción con sus polinizadores. Así mismo, estas liberaciones de fragancia floral planta se reducen de manera coherente al aumentar la actividad de los florívoros en las cabezuelas florales (Theis y col. 2007). Sin embargo, existen muchos casos en los que las plantas no pueden escapar de la visita de sus enemigos y los mismos compuestos que atraen a los polinizadores también atraen a los herbívoros (Adler y Bronstein 2004; Irwin y Adler 2006). Adicionalmente, puede también ocurrir que los rasgos de defensa contra herbívoros también pueden afectar negativamente a los polinizadores (Strauss y col. 1999; Strauss y Whittall 2006). Así, el equilibrio entre la obtención de los servicios de polinización y reducir al mínimo la herbivoría está lejos de ser óptimo (Strauss y Irwin 2004).

En el presente estudio se analiza el revestimiento resinoso de las brácteas del subarabusto *Haplopappus platylepis* Phil (Asteraceae) y se discute si estos exudados resinosos corresponden a una barrera eficaz y selectiva contra los enemigos naturales, como ladrones de recursos y parásitos de semillas. Por otra parte, se investiga si este revestimiento resinoso del capítulo floral también puede comprometer la interacción con mutualistas como los polinizadores. Este exudado es secretado abundantemente sobre el involucro de los capítulos, cubriendo completamente la superficie de las brácteas con una densa capa de resina adhesiva, capaz de atrapar un variado grupo de artrópodos. La hipótesis planteada en este trabajo es que la resina de las brácteas de *H. platylepis* puede funcionar como una barrera químico-mecánica contra los insectos herbívoros que visitan esta planta.

HIPÓTESIS

H₀: La resina de las inflorescencias de *H. platylepis* no actúa como defensa contra insectos herbívoros, existiendo otras funciones relacionadas con esta secreción.

H₁: La resina de las inflorescencias de *H. platylepis* actúa como una barrera química-mecánica proporcionando protección contra algunos insectos herbívoros.

PREDICCIONES

P₀: Si la cobertura resinosa no corresponde a una barrera contra herbívoros, la composición de especies de conocido rol trófico será similar al comparar la comunidad de visitantes florales versus el conjunto de artrópodos que puede ser observado adherido a la resina de las bracteas.

P₁: Si la cobertura resinosa corresponde a una barrera contra herbívoros, la composición de especies con potencial polinizador versus con potencial antagonista será distinta al comparar la comunidad de visitantes florales versus el conjunto de artrópodos que puede ser encontrado adherido en la resina, existiendo mayor preponderancia de insectos considerados herbívoros adheridos en la resina.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar si la resina de *Haplopappus platylepis* Phil es capaz de filtrar selectivamente los insectos antagonistas respecto a los mutualistas. Para esto se evaluará la composición de insectos atrapados en la resina del involucro versus los insectos que son capaces de visitar el disco floral.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Determinar la diversidad y abundancia de los insectos que son atrapados por la resina y que mueren en ella.
- 2) Determinar la comunidad de insectos registrados en las observaciones de visitantes florales de *Haplopappus platylepis* Phil.
- 3) Determinar la producción de semillas de *Haplopappus platylepis* Phil y comprobar si éstas se encuentran afectadas por la acción de herbivoría.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El presente estudio fue llevado a cabo en la reserva privada Bioparque Puquén, ubicado en la localidad de Los Molles (32°14'16"S, 71°31'16"W), Provincia de Petorca, V Región, Chile. Este parque posee una extensión de 200 hectáreas, y está inserto dentro de un área biogeográfica declarada sitio prioritario para la conservación (Muñoz y col. 1996).

El área de estudio se encuentra en una región de clima de tipo mediterráneo semiárido (Di Castri y Hayek 1976; Luebert y Plissock 2012), con un verano prolongado y seco y un invierno relativamente frío y húmedo. La precipitación media anual en la localidad de Pichidangui, situada a unos 20 km al norte, es de 312 mm, con un 70% de esta cantidad registrada en invierno y menos de un 2% en verano. Las temperaturas, en la faja ubicada 2° a 3° de latitud en ambas direcciones desde Los Molles, son bastante similares. En cuanto a la amplitud térmica anual, se puede estimar que en Los Molles existe solamente una diferencia de 5°C entre la temperatura media de enero y julio, lo que da cuenta de la influencia moderadora del mar (Mooney y Schlegel 1967), siendo constantes durante el año con un promedio anual de 14°C y una humedad relativa anual del 75% (Luebert y Plissock 2012).

En términos de su vegetación el área presenta bosques y matorrales esclerófilos (Gajardo 1994) y se caracteriza por un Matorral Estepario Arborescente, una formación vegetal en que tienden a predominar los matorrales leñosos altos y los arbustos (Luebert y Plissock 2006), incluyendo a la zona en el piso de vegetación del matorral arborescente esclerófilo mediterráneo costero.

Mooney y Schlegel (1967) describen la vegetación del área de estudio como comunidades pertenecientes a una asociación en que denominan Lithreo-Lucumetum; y entre las especies más abundantes se encuentran *Pouteria splendens* (Lucuma valparidisea), *Lithrea caustica*, *Bahia ambrosioides*, *Baccharis macraei*, *Sphacele salvia* y *Eupatorium salvia*. Además de arbustos sucesionales tales como *Baccharis spp*, *Bahia ambrosioides* y *Haplopappus foliosus*.

En el área de estudio se seleccionaron cinco sitios aleatoriamente distanciados más de 100m entre sí, en los que se realizaron las observaciones de visitantes y se muestrearon 30 individuos de *H. platylepis* para determinar los insectos muertos en resina.

Las mediciones y observaciones de terreno se llevaron a cabo en la temporada estival de 2012, desde enero hasta marzo, y el trabajo de muestreo fue realizado en horario diurno (08:00 a 19:00).

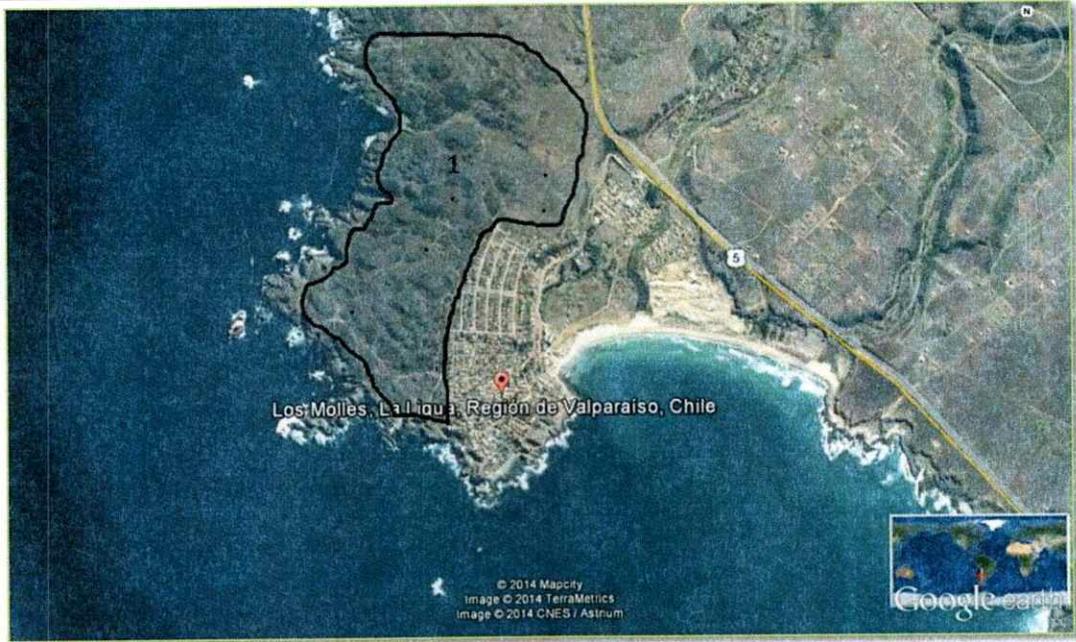


Figura 1. Fotografía aérea de la localidad de Los Molles. Fuente Google Earth 2014

¹Demarcación del sitio de estudio en color negro.

Especie de estudio

El género *Haplopappus* está representado por 63 especies en Chile (Marticorena y Quezada 1985; Zuloaga y col. 2008; Klingenberg 2007). *Haplopappus platylepis* Phil (Figura 2) es un subarbusto perenne endémico del ecosistema "matorral estepario costero" de Chile central (Gajardo 1994). Esta especie es relativamente pequeña, menos de 50 cm de altura, en comparación con otras especies coexistentes del género, presentes en el área de estudio. Durante el periodo otoño-invierno (abril-agosto) *H. platylepis* permanece como una roseta de hojas lanceoladas calvas sin propiedades adherentes. En la primavera (septiembre-noviembre), un grupo de entre tres y siete tallos reproductivos brotan por planta, cada pedúnculo posee pequeñas hojas redondeadas de libre distribución y un terminal de inflorescencia. La inflorescencia es un capítulo, teniendo flores liguladas estériles y flores hermafroditas tubulares (Claben-Bockhoff y Bull-Hereñu 2013; Klingenberg 2007). Los botones florales están completamente recubiertos por una capa de resina antes que la cabeza del capítulo se abra a principios del verano (diciembre-enero). Las brácteas del capítulo son las que concentran la producción de la secreción resinosa. La resina también se encuentra cubriendo las hojas del tallo, aunque con una capa más delgada en comparación con las brácteas del capítulo (observación personal). Cuando los capítulos se abren, la parte superior de la cabeza floral y los discos florales quedan totalmente libres de resina, permitiendo el acceso de visitantes florales voladores. Los capítulos permanecen abiertos durante algunas semanas y las plantas se mantienen con unidades florales hasta el final del verano (febrero-marzo). Las flores fertilizadas forman pilas de semillas cipseladas con pocas cerdas (papus) que ayudan a dispersar la próxima generación.

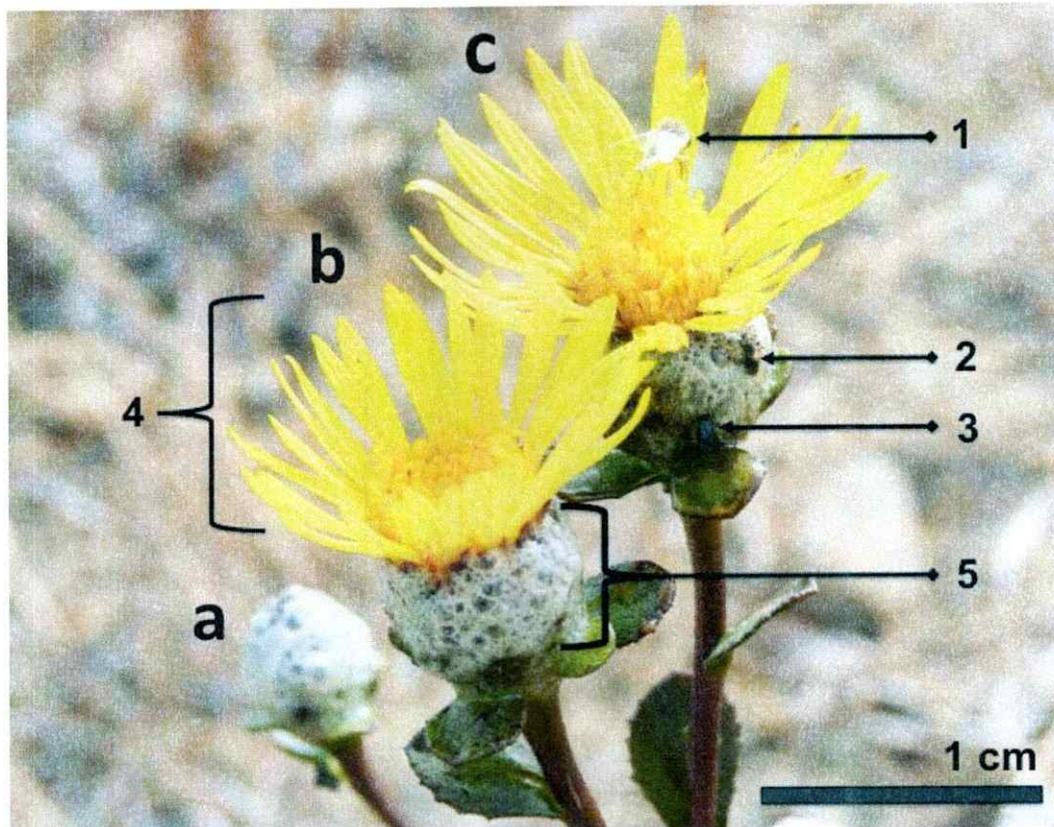


Figura 2. Ontogenia de *H. platylepis*. **a**: Brotes jóvenes totalmente protegidas por brácteas cubiertas de resina, **b**: inflorescencia apenas abiertas mostrando flores liguladas y tubulares en el disco de la inflorescencia, **c**: flor madura, comienzo de la senescencia de las flores liguladas y desarrollo de las flores tubulares. Junto con las partes florales observamos algunos visitantes (1) e insectos atrapados en la bráctea del recubrimiento de resina (2 y 3). El exudado resinoso no se encuentra en las partes reproductivas de las estructuras de inflorescencia (4), pero se produce profusamente sobre brácteas (5) (Villagra y col. 2014).

Fenología de *H. platylepis*

Se seleccionaron treinta ejemplares *H. platylepis* en cinco sectores distanciados más de 100 m entre sí, posteriormente se determinaron arbitrariamente tres estadios en la ontogenia del involucro floral (Figura 3), los cuales fueron denominados como i) estadio botón; éstos corresponden a las cabezas florales jóvenes que están totalmente protegidas por brácteas cubiertas de resina, ii) estadio inflorescencia en antésis o disponible, correspondiente a las inflorescencias apenas abiertas que exponen flores liguladas y tubulares en el disco de la inflorescencia, y finalmente iii) estadio flor senescente, correspondiente al comienzo de la senescencia de las flores liguladas y la maduración de los floretes del disco.

Se cuantificó la cantidad de los estadios presentes en los individuos marcados en cada uno de los cinco sitios de estudio. Dichos registros se efectuaron desde principios de enero de 2012 hasta finales de febrero del mismo año, en fechas diferentes para cada sector. Esta caracterización permite conocer la variación temporal de floración que presenta la especie en los sectores registrados.



Figura 3. Fotografía de los diferentes estadios de *Haplopappus platylepis* Phil representando la ontogenia floral de *H platylepis*. E1: Botón, E2: Flor disponible y E3: Flor senescente

Insectos adheridos en resina

Utilizando los mismos individuos con los que se registró la fenología, N=30 para cada sector, se caracterizaron los estadios presentes en cada individuo para posteriormente buscar e identificar insectos adheridos en la resina en cada uno de éstos. Este muestreo no tuvo una duración estandarizada, sino que se realizó en cada sector y a medida que se muestreaba un sector completo se avanzaba al siguiente. Mediante el uso de una lupa entomológica (40X) se cuantificaron las diferentes especies de invertebrados adheridas a la resina. Los individuos encontrados se colectaron y conservaron en alcohol 90 % (v/v) para su posterior identificación en el laboratorio.

Observación de visitantes florales

Para determinar la diversidad de visitantes florales, se realizaron observaciones durante siete horas (10:00 AM – 05:00 PM) en parches escogidos en cinco sectores. El parche fue escogido arbitrariamente de acuerdo a la cantidad de individuos que presentaran inflorescencias en estadio de flor de anthesis o disponible y acorde a la capacidad de registro del observador. La cantidad de inflorescencias observadas varió entre los cinco sectores muestreados, estas fueron; $N_1=68$, $N_2=62$, $N_3=41$, $N_4=47$ y $N_5=24$. Cada una de estas observaciones se realizó en diferentes fechas para abarcar las posibles variaciones temporales en la composición del conjunto de visitantes florales.

Durante el tiempo de observación de las inflorescencias se registraron los insectos visitantes. Como unidad de muestreo se tomó un tiempo de 15 min, obteniéndose 28 unidades muestrales dentro de las siete horas de observación. Considerando los cinco sectores, se obtuvo un total de 2100 min de observación. Las diferentes especies



de insectos colectadas para su reconocimiento fueron conservadas en insectarios, los cuales se encuentran disponibles en el Instituto de Entomología, UMCE.

Producción de semillas

Para determinar si existía parasitismo en las inflorescencias se colectó un total de 400 capítulos en total en diferentes lugares dentro del parque y así abarcar un mayor área de las inflorescencias muestreadas, todos en estadio de flor madura o en proceso de fructificación y fueron separados en frascos transparentes, rotulados con fecha. Posteriormente se contabilizaron y clasificaron las semillas. Para este propósito se definieron tres categorías de semillas: fecundadas o fértiles, infértiles y semillas dañadas por herbivoría (Figura 4), esta clasificación se hizo de acuerdo a las características morfológicas de las semillas corroborándose además mediante experimentos de germinación (Ver Anexo 1). Luego de contabilizar las semillas de cada inflorescencia se registró la presencia de parásitos, exudas púales, pupas y parasitoides presentes en las diferentes muestras. Junto con esto se registró también las diferentes categorías de semillas y parásitos encontrados en la muestra. Cuando no se evidenció la presencia de parásitos o exuda pupal en semillas dañadas se determinó contar estas semillas y asignarle el nombre de "semilla dañada por parásito no identificado".

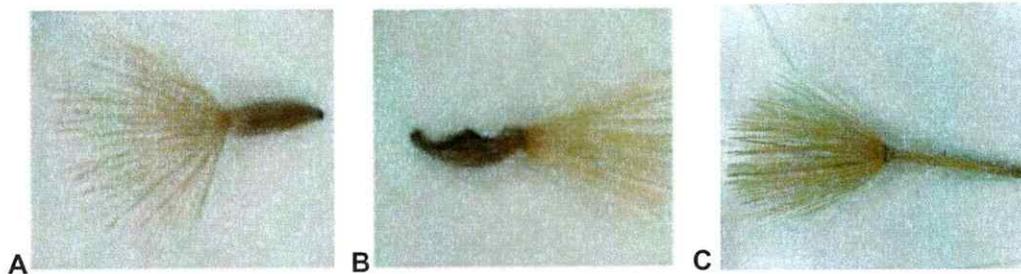


Figura 4. Clasificación de las semillas de *H. platylepis* contabilizadas para determinar el parasitismo en las inflorescencias. A) Semilla fértil, B) dañadas por herbivoría, C) infértil.

Producción de semillas con protección

Para determinar si la resina de la planta brinda protección contra los insectos parásitos, se escogió un grupo de inflorescencias en estadio temprano o botón (cubierto en su totalidad por resina, N=76) y se les protegió mecánicamente con bolsas de malla de género fina (tul). Luego de su fructificación, se tomó como control una muestra de inflorescencias en estadio maduro o en proceso de fructificación colectadas dentro del parque (N=76 en cada grupo). El método de protección de las inflorescencias fue utilizando bolsas de género y alambre. Este último se utilizó para evitar que la bolsa no se adhiriera al capítulo a causa de la resina. Luego de su maduración, se comparó la producción de semillas de ambos grupos.

Análisis estadístico

Índice de Similitud de Jaccard:

Este índice se basa en la relación de presencia-ausencia, entre el número de especies comunes en dos grupos (adheridos en resina vs visitantes florales) y en el número total de especies. Este índice no involucra cantidades de individuos de cada especie, por lo que se le conoce como índice binario (Kent y Coker 1992; Chao y col. 2005).

Este índice se expresa de la siguiente manera:

$$\text{ISJ} = [c / (a+b+c)] * 100$$

Donde ISJ = Índice de Similitud de Jaccard. **a** = número de especies exclusivas de la comunidad de los insectos adheridos en la resina. **b** = número de especies exclusivas de la comunidad de visitantes florales. **c** = número de especies comunes para ambas comunidades. El índice se expresa en porcentaje dado la multiplicación última que es por 100, lo que expresa el porcentaje de semejanza entre las comunidades comparadas.

Índice de Sorensen (coeficiente de similitud-cuantitativo)

Este índice relaciona la abundancia de las especies compartidas con la abundancia total en los dos grupos, visitantes florales y adheridos en resina.

$$S_{\text{SOR}} = 2pN / aN + bN$$

Donde: **aN** = número total de individuos de los visitantes florales, **bN** = número total de individuos atrapados en resina y **pN** = sumatoria de la abundancia más baja de cada

una de las especies compartidas entre ambos grupos. Cuando este índice tiende hacia uno indica que las muestras que se comparan tienen una alta similitud.

Fenología:

Se analizó el ciclo fenológico de *H. platylepis* utilizando la proporción de cada estadio en los individuos registrados de *Haplopappus platylepis* Phil y luego se promediaron para el total de observaciones realizadas. Los estadios correspondieron a botón, antesis o flores disponibles y flores senescentes.

Insectos adheridos en la resina:

La determinación de la abundancia de cada especie de invertebrado adherido a la resina permitió calcular el porcentaje de individuos encontrados con respecto al total.

Visitantes de las inflorescencias:

Las tasas de visitas de los diferentes visitantes florales se determinó empleando el número de visitas realizadas en cada unidad de muestreo, 15 min por inflorescencia. Las diferencias entre los promedios de las tasas de visita de los diferentes visitantes se analizaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis, mientras que las comparaciones múltiples por pares se realizaron con el procedimiento de Dunn usando la corrección de Bonferroni.

Depredación de semillas:

La determinación del porcentaje de semillas dañadas por insectos fitófagos en cada inflorescencia, se realizó aplicando la prueba de Kruskal-Wallis con el procedimiento de Dunn y la corrección de Bonferroni.

La prueba estadística de Kruskal-Wallis se realizó utilizando el programa Statistics, S. P. S. S. (2008).

RESULTADOS

Interacción entre *H. platylepis* y sus insectos visitantes

En total se identificaron 23 especies de artrópodos interactuando con las inflorescencias de *H. platylepis*. De éstos, 22 correspondieron a la clase Insecta y una especie a la clase Arácnida. Estas especies fueron registradas en la observación de visitantes, adheridos en resina o en la cuantificación de semillas en las inflorescencias de la planta. El orden más abundante fue Hymenoptera. La cantidad de especies de cada orden se puede ver representada en la Tabla 1.

Tabla 1: Porcentaje de artrópodos relacionados con *H. platylepis*.

| Hymenoptera | Diptera | Coleoptera | Lepidoptera | Hemiptera | Arachnida |
|-------------|---------|------------|-------------|-----------|-----------|
| N=8 | N=5 | N=4 | N=4 | N=1 | N=1 |
| 34,8% | 21,7% | 17,4% | 17,4% | 4,34% | 4,34% |

N=Número de especies registradas de cada orden

Fenología

A partir del registro fenológico de *H. platylepis*, se graficó el porcentaje de los diferentes estadios en relación al total de estadios por cada individuo (Figura 5). Se determinó que la especie presenta una disminución de inflorescencias en antesis o disponibles desde enero en adelante. El período de floración de *H. platylepis* comenzó en diciembre y terminó en febrero. A medida que avanza la temporada los estadios de botón disminuyen y las inflorescencias en estadio de flor senescente aumentan debido al desarrollo de las flores.

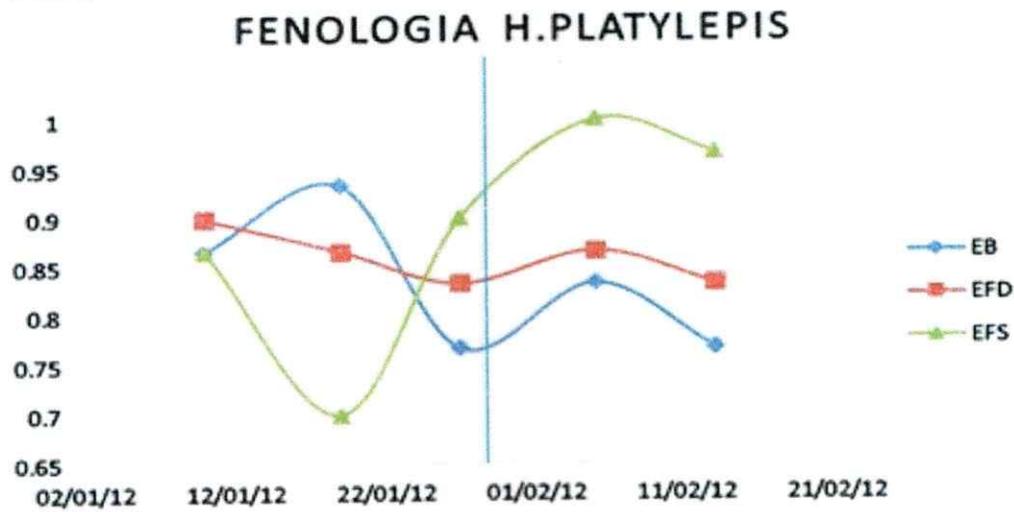


Figura 5. Fenología de *H. platylepis* durante el periodo estival [enero-febrero 2012] representada como el porcentaje de inflorescencias en estadio temprano o botón (EB), etapa de antesis o flor disponible abierta (EFD) y flor senescente (EFS). Eje de la ordenada representa la proporción de estadios y el eje de la abscisa representa la fecha en que se midieron los diferentes estadios

Insectos adheridos en la resina y visitantes florales

Sumando las especies de artrópodos encontradas tanto como visitantes florales como las colectadas atrapadas en la resina se encontró un total de 21 especies. Las especies que exclusivamente se encontraron adheridas a la resina (4 de 21) fueron significativamente menores que el número de especies que lograron acceder a discos florales (17 de 21; prueba de dos proporciones: $z = 2,3$; $p = 0,022$).

El índice de similitud de Jaccard entre visitantes florales vs atrapados en la resina fue 10,5%. En este análisis no se consideraron los dos parasitoides encontrados en el conteo de semillas. Este porcentaje representa una diferencia en la composición de especies entre estos dos grupos. El índice de similitud cuantitativo de Sorensen correspondió a 0,06, lo que indica una baja similitud entre los grupos de visitantes

florales y los atrapados por la resina. Los insectos capaces de visitar *H. platylepis* en mayor proporción fueron del orden himenoptera (en su mayoría especies de abejas nativas), correspondiente al 83,2% del total de visitas (N=1.276). La cantidad de visitas pertenecientes a este grupo fue mayor que cualquier otro grupo de visitantes, el siguiente grupo funcional más representado fueron los dípteros no parasitarios con el 6,3% de las visitas (Figura 6).

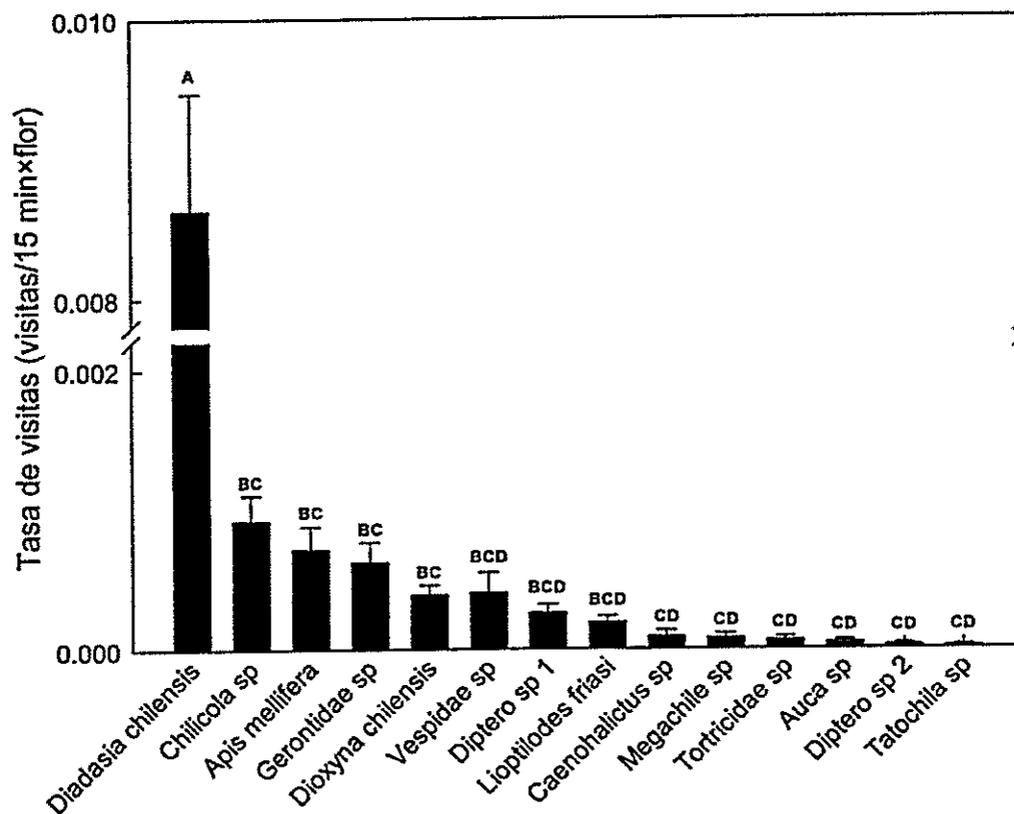


Figura 6. Gráfico de frecuencia de visita diaria de los insectos visitantes de *H. platylepis*. Ordenada corresponde a la tasa de visitas representada en visitas en número de flores cada 15 min (media \pm 1 SE) por su parte en la abscisa se presentan los diferentes visitantes florales de las inflorescencias. Letras diferentes indica diferencias significativas entre el promedio de visitas de los diferentes insectos que visitaban la planta $H = 183.219$, $gl = 13$, $p \leq 0,001$ para un $\alpha=0.05$). Prueba de comparaciones múltiples de Dunn con corrección de Bonferroni. N total =1276.

El grupo de los insectos atrapados en la resina fue compuesto en su mayoría por especies de coleópteros melíridos del género *Arthrobrachus* (Coleoptera), que en conjunto representaron el 57,9% del total de los artrópodos registrados en este grupo. La segunda especie más abundante registrada en la resina fue la hormiga argentina *Linepithema humile* (Formicidae), 29,1% del total. La cantidad de individuos de coleópteros melíridos fue aproximadamente el doble de la cantidad de hormigas atrapadas en la resina del involucro. La mosca *Dioxyyna chilensis* [Tephritidae] también fue encontrada adherida en la resina en un 9%, esta especie además fue observada copulando sobre los botones jóvenes cubiertos de resina y visitando las inflorescencias en período de antesis. Además, se encontró una especie no identificada de araña de la familia Lycosidae atrapada en la resina, que puede ser un depredador de visitantes florales (Louda 1983). Las otras especies registradas en la resina del involucro en menores porcentajes correspondieron a *Epiclines gayi* (1,2%), *Lioptilodes friasi* (0,7%), *Uroleucon sp.* (0,7 %) y *Hippodamia variegata* (0,3%).

Tabla 2: Listado de especies encontradas en *H. platylepis*

| Nº | Nombre científico | Orden | Familia | VF | AR | PE |
|-------|-------------------------------------|-------------|---------------|------|-----|----|
| 1 | <i>Lycosa sp.</i> | Araneae | Lycosidae | 0 | 8 | |
| 2 | <i>Arthrobruchus nigromaculatus</i> | Coleoptera | Meliridae | 0 | 158 | |
| 3 | <i>Arthrobruchus sp.</i> (chico) | Coleoptera | Meliridae | 0 | 180 | |
| 4 | <i>Hippodamia variegata</i> | Coleoptera | Coccinelidae | 0 | 2 | |
| 5 | <i>Dioxya chilensis</i> | Diptera | Tephritidae | 58 | 52 | |
| 6 | <i>Geron sp.</i> | Diptera | Bombyliidae | 55 | 0 | |
| 7 | <i>Calliphora sp.</i> (Diptero 1) | Diptera | Calliphoridae | 22 | 0 | |
| 8 | <i>Drosophila sp.</i> (Diptero 2) | Diptera | Drosophiidae | 3 | 0 | |
| 9 | <i>Uroleucon sp.</i> | Hemiptera | Aphidae | 0 | 4 | |
| 10 | <i>Diadasia chilensis</i> | Hymenoptera | Apidae | 898 | 0 | |
| 11 | <i>Apis mellifera</i> | Hymenoptera | Apidae | 86 | 0 | |
| 12 | <i>Caenohalictus sp.</i> | Hymenoptera | Halictidae | 10 | 0 | |
| 13 | <i>Chilicola vernalis</i> | Hymenoptera | Colletidae | 70 | 0 | |
| 14 | <i>Megachile saulcyi</i> | Hymenoptera | Megachilidae | 8 | 0 | |
| 15 | <i>Vespula germanica</i> | Hymenoptera | Vespidae | 41 | 0 | |
| 16 | <i>Linepithema humile</i> | Hymenoptera | Formicidae | 0 | 168 | |
| 17 | <i>Tatochila mercedis mercedis</i> | Lepidoptera | Pieridae | 2 | 0 | |
| 18 | <i>Auca delessei</i> | Lepidoptera | Nymphalidae | 4 | 0 | |
| 19 | <i>Proeulia sp.</i> | Lepidoptera | Tortricidae | 5 | 0 | |
| 20 | <i>Lioptilodes friasi</i> | Lepidoptera | Pterophoridae | 14 | 4 | |
| 21 | <i>Epiclines gayi</i> | Coleoptera | Cleridae | 0 | 7 | |
| 22 | <i>Braconidae sp.</i> | Hymenoptera | Braconidae | | | X |
| 23 | <i>Tachinidae sp.</i> | Diptera | Tachinidae | | | X |
| Total | | | | 1276 | 583 | |

Clasificación de géneros y la especie cuando fue identificada. VF: Visitantes florales. AR: Atrapado en resina. PE: Familia de los parasitoides registrados. La presencia de cada taxón en estos grupos está representada por las cantidades en bruto registradas. La identificación se realizó a nivel de género, sólo algunos artrópodos se identificaron a nivel de especie.

Parásitos de las inflorescencias

Se registraron un total de tres parásitos florales encontrados en las semillas de las inflorescencias contabilizadas en el laboratorio, estos fueron *Dioxyyna chilensis* (Diptera), *Lioptilodes friasi* y *Proeulia sp* (Lepidoptera). De las semillas contabilizadas el 84,6% presentó algún tipo de daño generado por herbivoría (parásitos florales), 8,2 % eran fértiles y 7,1% infértiles (Figura 8).

El parásito *Proeulia sp.* [Tortricidae] fue el que generó mayor daño afectando un mayor número de semillas por inflorescencia, debido al tamaño y disposición de las pupas dentro del capítulo, en comparación con los otros dos parásitos (vs *D. chilensis*: $z = 2,667$, $p < 0,01$; vs *L. friasi*: $z = 2,315$, $p < 0,05$; vs desconocido: $z = 2,843$, $p < 0,01$, Figura 9). El parásito *Lioptilodes friasi* fue el que infestó la mayor cantidad de inflorescencias.

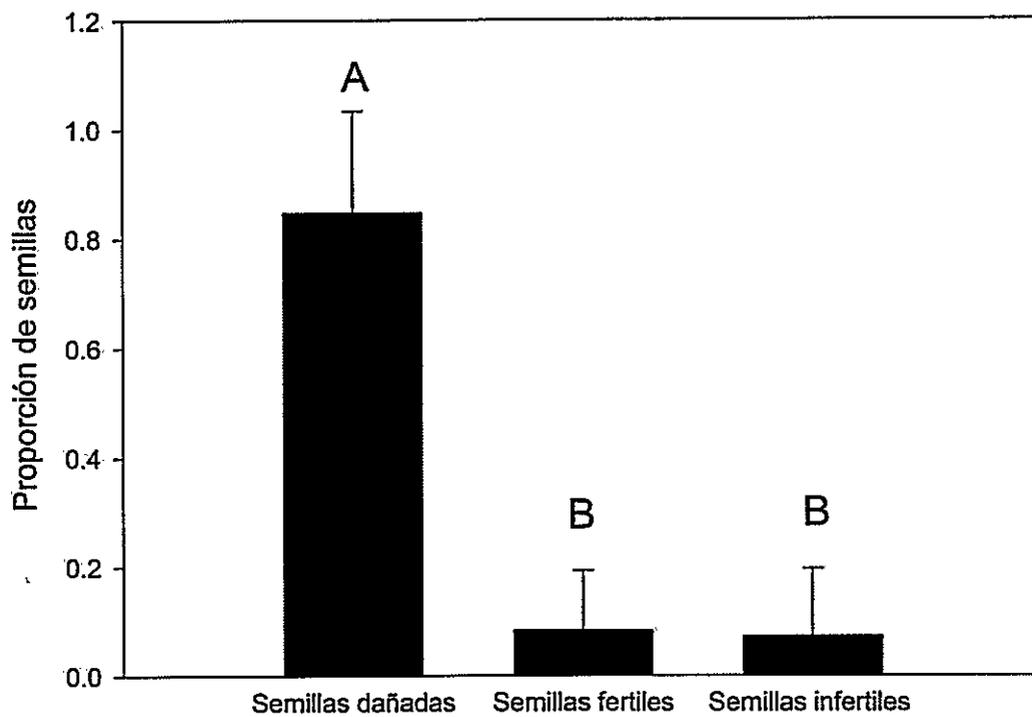


Figura 7. Gráfico de la proporción de semillas dañadas, fértiles e infértiles por inflorescencia. Eje de la ordenada representa la proporción de semillas total. Eje abscisa representa los diferentes tipos de semillas registradas en las inflorescencias. Letras diferentes informan de diferencias estadísticamente significativas a $p < 0,05$ según la prueba de Kruskal-Wallis, seguido por procedimiento Dunn. N= 2463 semillas fértiles, N=2113 semillas infértiles y N= 22164 semillas dañadas. N=400 inflorescencias.

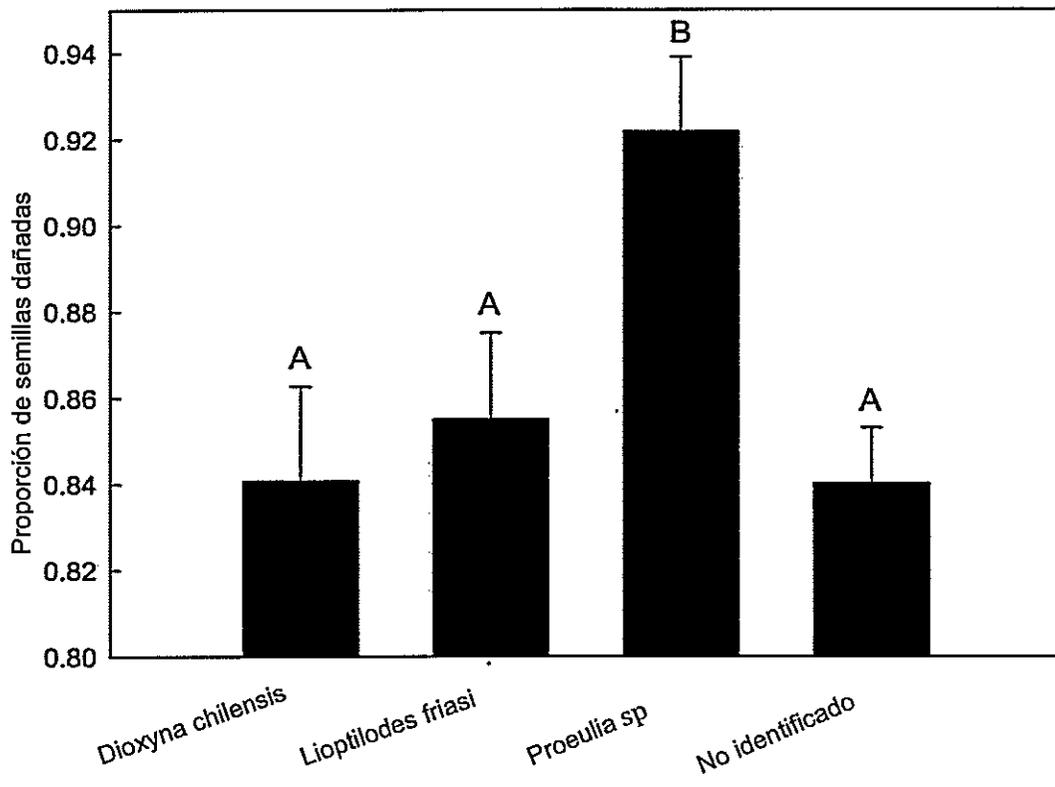


Figura 8. Daño en semillas encontrados en el muestreo de las inflorescencias, ordenada corresponde a la proporción de semillas dañadas (media \pm 1 SE), por su parte abscisa representa los diferentes parásitos de semillas responsables de este daño. Letras diferentes informan de diferencias estadísticamente significativas a $p < 0,05$ según la prueba de Kruskal-Wallis, seguido por procedimiento Dunn.

Inflorescencias protegidas con bolsas de género vs no protegidas

Se observó que las inflorescencias no protegidas fueron infestadas en mayor proporción que las inflorescencias protegidas. De las 76 inflorescencias protegidas, sólo 29 no fueron parasitadas, de un total de 5829 semillas 2547 resultaron dañadas. En las inflorescencias no protegidas sólo dos no fueron parasitadas y de un total de 5121 semillas, un total de 3964 presento daño por herbívoros.

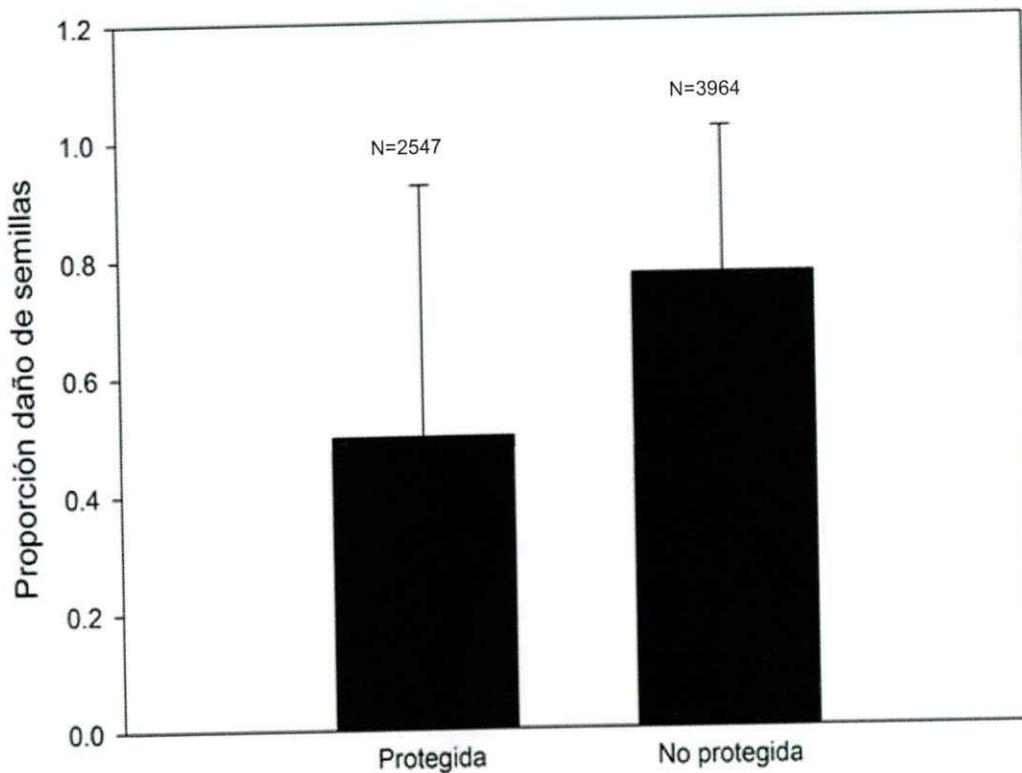


Figura 9: Grafico promedio \pm DE semillas dañadas de las inflorescencias. El eje de la ordenada representa la proporción de semillas dañadas 0.77 ± 0.42 para inflorescencias no protegidas y 0.49 ± 0.24 para protegidas. La abscisa representa a las semillas que fueron protegidas con malla de género y las semillas de las inflorescencias no protegidas

DISCUSIÓN

Muchos linajes de plantas vasculares y, en particular, varias especies de Asteráceas secretan resinas en sus diferentes órganos, como hojas y capítulos, que pueden funcionar como una trampa mortal para los artrópodos visitantes (Kerner 1878; Rhoades 1977; Hoffmann y col. 1984; Langenheim 2003). En el caso de *H. platylepis*, este grupo corresponde a una fracción de la comunidad de insectos visitantes. Según las observaciones en terreno, estos insectos mueren atrapados en la resina del involucreo al intentar acceder al disco floral. Este grupo, corresponde en su mayoría a los coleópteros de la familia Melyridae y a la hormiga argentina *Linepithema humile*, insectos que en conjunto son cualitativa y cuantitativamente diferentes de las especies que podían acceder a los discos florales, principalmente abejas.

La resina también fue capaz de atrapar en menor proporción algunos depredadores de semillas endófagos como la mosca *Dioxya chilensis* [Tephritidae]. pero, no fue efectivo contra dos parásitos microlepidópteros; *Lioptilodes friasi* [Pterophoridae] y *Proeulia sp.* [tortricidae]. Del mismo modo, la resina de las brácteas no fue capaz de atrapar himenópteros candidatos a polinizadores tales como *Diadasia chilensis* [Apidae], entre otras abejas nativas visitantes.

Artrópodos atrapados en la resina de las brácteas

El principal grupo de artrópodos capturados por la resina correspondió a coleópteros de la familia Melyridae. Estos coleópteros se describen como consumidores generalistas de polen (Bocakova y col. 2012). También estos herbívoros se han

registrado consumiendo recursos florales en otras especies de *Haplopappus* (Urzúa y col. 2007), así como también en la mayoría de las plantas con flores en el sitio de estudio. En cuanto a su relación ecológica con *H. platylepis*, se sugiere que los coleópteros melíridos corresponden a especies larcenistas. Los animales larcenistas, ladrones de recursos, son catalogados de esta manera debido a que consumen los recursos de las inflorescencias, pero no contribuyen a la polinización (Inouye 1980), lo que concuerda con las observaciones de terreno. Cada vez que fueron capaces de sobrevolar el disco floral, permanecían varias horas en la misma inflorescencia consumiendo los recursos florales. Además de los coleópteros melíridos se encontró un porcentaje considerable de hormigas atrapadas en la resina. La hormiga corresponde a *L. humile* (Formicidae), una plaga omnívora global, que cuando utiliza a las flores como recursos, se les describe principalmente como consumidores de néctar (Nicolson 2004). En base a nuestras observaciones, se sugiere que las hormigas también pueden corresponder al grupo de larcenistas, sin embargo, se necesitan experimentos manipulativos controlados con el fin de definir realmente su relación ecológica con esta especie de *Haplopappus*.

Por otro lado, se encontró otro grupo de insectos atrapados en la resina, estos correspondieron a la mosca *Dioxya chilensis* y en menor proporción a la polilla *Lioptilodes friasi* (Louda 1983; Vargas y Parra 2005). Se registró a estas especies ovipositando las inflorescencias, esto concuerda con la literatura que los describen como herbívoros endófagos, particularmente parásitos de semillas.

En la resina también se registraron otros artrópodos en cantidades reducidas, incluyendo la araña Lycosidae. En otras especies de *Haplopappus*, este tipo de arácnidos se indica como un depredador de polinizadores (Louda, 1983). Por lo tanto,

es posible que su retención por parte de la resina pueda beneficiar indirectamente a la planta, reduciendo el riesgo hacia potenciales polinizadores. Además, se registró una especie de áfido, coccinélido y el escarabajo *Epiclines gayi* (Cleridae, Coleoptera) que pueden ser parte de las interacciones tritróficas de esta planta.

Visitantes florales

Variadas especies de insectos visitan el disco floral de los capítulos, cinco de los cuales eran abejas (Tabla 2). Estos himenópteros se han descrito anteriormente como los principales polinizadores en especies de *Haplopappus* (Urzúa y col. 2007; Klingenberg 2007). La eficiencia de estos visitantes florales como polinizadores quedaría confirmado mediante la realización de experimentos precisos de la biología reproductiva de la planta, como por ejemplo con la eficacia de visitante único (Waser 1996). Por lo tanto, en este punto sólo pueden ser considerados como candidatos a polinizadores, no obstante los resultados muestran que la abeja nativa *Diadasia chilensis* Spinola (Apidae, Hymenoptera) presentó una diferencia significativa en la tasa de visitas con respecto al resto de los visitantes florales. Varias especies del género *Diadasia* se han descrito como especialistas de polen, restringiéndose a uno o varios géneros de plantas dentro de una misma familia (Sipes y Wolf 2001). En particular, *Diadasia chilensis* ha sido descrita como polinizador polen-específico principalmente de las familias Asteraceae y Malvaceae (Sipes 2011). Considerando la tasa de visitas y la capacidad de carga en volumen de polen de *Diadasia chilensis* Spinola (observación en terreno) se puede sugerir que esta especie sería el principal polinizador de *H. platylepis*.

El uso de resinas de plantas para la construcción del nido ha sido reportado en varias especies de abejas, sobre todo en los trópicos (Armbruster 1984). En el caso de *H. platylepis*, no se registró a las abejas recogiendo las resinas o acercándose a ésta, por lo tanto no se puede sugerir esto como una posible recompensa adicional para la polinización de los visitantes florales.

Se sugiere debido a las observaciones en terreno que una porción de visitantes consume recursos florales sin transferir polen, tales como algunas de las especies de dípteros registrados, éstos pueden corresponder a larcenistas (Inouye 1980). Se necesitan más estudios con el fin de separar la función ecológica de diferentes artrópodos observados y su relación con la reproducción de *H. platylepis*.

En el estudio se pudo apreciar que son pocos los potenciales antagonistas en intentar llegar de forma ascendente a los recursos florales (hormiga argentina y otros insectos adheridos en menor proporción). Los coleópteros melíridos son insectos voladores, pero su capacidad de desplazamiento es limitada, esto explicaría la proporción de individuos encontrados muertos en la resina de la planta.

En el caso del parásito *Dioxya chilensis*, se puede inferir que su capacidad de vuelo no sería un factor determinante en su adhesión a la resina. El comportamiento de cópula sobre los botones florales podría explicar el porcentaje de individuos atrapados en la resina.

Parásitos florales

Haplopappus platylepis tuvo un promedio de $66,5 \pm 4,6$ semillas en sus inflorescencias de las cuales 8,2% correspondieron a semillas fértiles ($6,2 \pm 2,9$, con una media $\pm 1EE$)

y el 7,1% a semillas infértiles ($5,3 \pm 2,91$, media $\pm 1EE$). El 84,6% restante mostró signos de daños por herbivoría ($55,0 \pm 4,3$, media $\pm 1EE$). Del total de los capítulos florales recogidos (N=400), sólo 26 no fueron dañados por herbívoros.

Las semillas dañadas se asociaron a hallazgos tales como larvas, restos de pupas o insectos muertos. En muchas muestras no se encontraron partes de insectos que permitieran una identificación del parásito (N=213). En los restantes capítulos florales dañados se encontraron tres diferentes parásitos de semillas: *Dioxya chilensis* (Tephritidae) N=53, *Lioptilodes friasi* (Pterophoridae) N=61 y *Proeulia* sp. (Tortricidae) N=47. La mosca *Dioxya chilensis* fue la especie con mayor mortalidad en la resina de los tres parásitos registrados. Estas moscas han sido registradas como parásitos de semillas de inflorescencias en especies de *Haplopappus* en América del Norte. Algunas investigaciones describen el fenómeno en otras especies como *Bidens aurea* ("falso Té"), *Flourenxia thurifera* o "maravilla del campo" (Cespedes 2008) y son plagas conocidas con éxito en otras especies de Asteráceas (Foote y Blanc 1963). En el caso de las especies del género *Haplopappus* presentes en el área de estudio, tales como *H. foliosus*, *H. decurrens*, *H. chrysantemifolius*, también se vieron afectadas por este parásito, donde las larvas se alimentan de tejidos vegetales reproductivos para luego pupar y eclosionar cuando la inflorescencia completa su proceso de fructificación (C. A. Villagra, comunicación personal).

El parásito más abundante en las inflorescencias infestadas de *H. platylepis* fue *Lioptilodes friasi* (Pterophoridae). Este parásito de semillas se ha descrito en *Haplopappus foliosus* (Vargas y Parra 2005; Klingenberg 2007), planta simpátrica con *H. platylepis* que al final de su temporada de floración se superpone con el inicio de la floración *H. platylepis* (Frías 2005).

Proeulia sp. (Tortricidae) causó la mayor proporción de daño a las semillas registradas en los capítulos de *H. platylepis*. Algunas especies de este género han sido descritas como herbívoros endófagos, causando graves daños a la agricultura de cultivos frutícolas de importancia económica (González 2003).

En la resina no se registró una mortalidad significativa de estos dos microlepidópteros y tampoco su presencia fue significativa en las observaciones de visitantes florales.

El experimento de protección de inflorescencias indica que existió una mayor proporción de daño en las semillas de las inflorescencias sin protección, esperable por la barrera que constituyó la bolsa de tela. Sin embargo, se obtuvo un porcentaje alto de inflorescencias infestadas y semillas dañadas en las inflorescencias protegidas, por lo que se infiere que algunos parásitos ovipositan las inflorescencias en periodos tempranos del desarrollo del botón floral, cuando estos están empezando a formarse y no están recubiertos por la resina.

Pese a los hallazgos mencionados, es importante destacar que la mayor parte de las inflorescencias recolectas con daños en sus semillas correspondieron a semillas dañadas por parásito no identificado, ya que no se encontraron larvas, pupas o insectos en estado adulto. Sin embargo, estudios dirigidos a parásitos endófagos y su relación específica con *H. platylepis* podrían entregar más información al respecto. Este punto no es trivial, ya que limita la extensión de las conclusiones respecto del efecto reproductivo de las especies que componen el grupo de parásitos florales. Esto debido a que no es posible descartar que el daño atribuible a cada uno de éstos sea anterior al evento de parasitismo y sea esta misma condición la que promueva la oviposición del capítulo por estos dípteros y lepidópteros. Futuros experimentos enfocados en este tema podrán resolver este problema.



Adicionalmente se encontró dos tipos de parasitoides en las inflorescencias recolectadas, pertenecientes a los géneros Braconidae y Tachinidae asociados con los parásitos de semillas anteriormente mencionadas. Esta información no se incluyó en el estudio, ya que no se pudo especificar con certeza el insecto huésped para cada uno de los parasitoides.

Resina de las brácteas

Las estructuras de tres diterpenoides y dos flavonoides descritos como parte del exudado resinoso de *H. platylepis* se conocen a través de análisis de espectroscopia de RMN (Urzúa y col. 2012; Villagra y col. 2014).

Las mezclas de ácidos diterpénicos en combinación con pequeñas cantidades de flavonoides se han documentado anteriormente en los exudados resinosos de otras especies de *Haplopappus* (Tojo y col. 1999; Urzúa 2004; Urzúa y col. 2006; Urzúa y col. 2007). Por lo tanto, la composición del exudado resinoso de *H. platylepis* concuerda con datos de la literatura que utilizan métodos de extracción similares y describen a estos exudados resinosos como metabolitos secundarios ampliamente distribuidos entre los linajes de plantas (Farrell y col. 2012).

Las resinas son a menudo secretadas por estructuras derivadas, tales como glándulas situadas dentro o fuera de la superficie de los órganos vegetales (Langenheim 2003). En general su función asociada está relacionada con el aumento de la protección de las plantas contra estreses bióticos y abióticos (Miller y col. 2005). En *Haplopappus platylepis* se ha descrito que sus metabolitos secundarios tienen propiedades antibacterianas (Urzúa y col. 2012)

Existen numerosos géneros de la familia Asteraceae que secretan productos terpenoides y resinas de superficie con componente fenólicos, tales como *Baccharis*, *Grindelia* y *Haplopappus*, entre otros (McLaughlin y Hoffmann 1982; Urzua y col. 2004; Urzua y col. 2012).

Defensa y polinización

Se observó que la resina se encontraba mayoritariamente en las brácteas del capítulo de *H. platylepis*, pero también se encontraron algunos exudados de resina en las hojas en desarrollo del tallo. Esto podría corresponder a una posible solución del dilema que enfrentan las plantas en la atracción de los polinizadores y al mismo tiempo evadir a los herbívoros. Una revisión reciente sobre los metabolitos relacionados con la resistencia de las plantas sugiere que la producción de compuestos de defensa está dado por tejidos específicos (Kessler y Halitschke 2009). Esta idea podría ayudar a comprender la distribución desigual de la exudación de resina entre los órganos de la planta en *H. platylepis*. Sin embargo, los resultados indican que los potenciales polinizadores no se verían afectados por la resina y los herbívoros atrapados se encuentran en baja proporción, es más, algunos autores señalan que el brillo propio del área resinosa sería un atrayente adicional para estos mismos. Por lo que se necesita un análisis más detallado de la composición de metabolitos secundarios y la producción de los diferentes órganos de la planta para probar esta idea. Además, la capa de resina en esta planta podría funcionar para proteger el desarrollo de la yema floral contra factores de estrés abióticos (Langenheim 2003). Resinas terpenoides han sido reportadas en varias especies de plantas de hábitats áridos. Estos compuestos cubren los brotes y las hojas jóvenes que protegen estos órganos de la planta, no sólo

de los herbívoros, sino también contra la desecación, temperaturas elevadas y la radiación (Rhoades 1977; Hoffmann y col. 1984; Zavala y Ravetta 2002).

Armbruster (1996) propuso que las funciones ecológicas de los metabolitos secundarios florales pueden surgir como una exaptación (Gould y Vrba 1982). Esta idea no es muy apoyada entre los investigadores sobre la polinización y ecología química de las compensaciones (Langenheim 2003). Sin embargo, es relevante mencionarlo como una posible explicación de los múltiples roles históricos y la interacción ecológica de los rasgos florales y sus visitantes mutualistas y antagónicas (Armbruster 1997; Armbruster y col. 1997, 2009). Estudios comparativos, junto con una investigación filogeográfica serían de utilidad para conocer los orígenes de la abundante exudación resinosa que se encuentra en esta especie vegetal.

Finalmente, sería interesante averiguar si la presencia de esta resina, capaz de atrapar insectos, pudiese corresponder a una característica de planta carnívora. Esta idea surge de reportes de otras especies de plantas que presentan recubrimientos viscosos en su superficie, que pueden obtener nutrientes adicionales a partir de la degradación de los organismos que mueren atrapados en este tipo de sustancias adhesivas (Darwin 1875; Kerner 1878; Adlassnig y col. 2010). Varias de estas plantas secretan enzimas proteolíticas junto con el exudado viscoso, lo que permite una degradación más rápida y una absorción de los nutrientes de los individuos atrapados. Otras plantas carecen de la maquinaria enzimática adecuada y son consideradas "protocarnívoras" (Darnowski y col. 2006; Chase y col. 2009). No obstante, algunas plantas protocarnívoras son capaces de obtener los nutrientes de los artrópodos capturados indirectamente con la ayuda de insectos depredadores capaces de desplazarse sobre las trampas pegajosas alimentándose de los organismos muertos, fertilizando a la planta con sus heces. Este

fenómeno, conocido como "mutualismo digestivo" permite que las plantas absorben el nitrógeno de las fecas de los insectos a través de lagunas cuticulares presentes en sus hojas (Spomer 1999). Por ejemplo, varias especies de hemipteros son capaces de vivir en trampas viscosas de especies no consideradas plantas carnívoras (revisado por Adlassnig y col. 2010). En otros casos, como el arbusto sudafricano perenne *Roridula gorgonias* y los chinches del género *Pameridea* (Hemiptera: Miridae), la asociación que se establece es altamente mutualista (Ellis y Midgley 1996; Voigt y Gorb 2008). Así, en estas situaciones, estas plantas pueden ser consideradas verdaderas carnívoras. Además, considerando la clase y la frecuencia de presa capturada, se predice que plantas carnívoras con trampas más sofisticadas deberían ser más selectivas y predecibles que aquellas especies con sistemas menos elaborados que atrapan insectos (Ellison y Gotelli 2009). Varias plantas insectívoras capturan una amplia gama de presas (Albert y col. 1992). Sin embargo, para muchas especies especialistas, los insectos atrapados son generalmente hormigas y moscas (Ellison y Gotelli 2009; Adlassnig y col. 2010). En el caso de *Haplopappus platylepis* Phil, se demuestra que los insectos capturados no correspondían a una muestra aleatoria de los insectos que visitan las inflorescencias disponibles. Las principales especies encontradas muertas en resina eran escarabajos y hormigas, por lo tanto, en términos de "especificidad presa" esta planta se asemeja a una especie carnívora.

No existe evidencia de actividad enzimática en los exudados de *Haplopappus platylepis* Phil ni tampoco se observa alimentación por parte de insectos sobre presas atrapadas y tampoco especies que defecaran sobre brácteas involucrales. Por lo tanto, con la información disponible, sólo podemos proponer a *Haplopappus platylepis* Phil como una planta protocarniva (Aldenius y col. 1983).

CONCLUSIONES

En base a las observaciones de la forma de desplazamiento de los artrópodos que visitan la planta, se sugiere que la capacidad de vuelo y la forma de desplazamiento serian factores que incidirían en la adhesión en la resina de las bracteas, sin embargo, estos aspectos biofísicos no fueron parte del estudio.

Para insectos antagonistas con capacidad de vuelo, la resina no parece representar una barrera efectiva, ya que estos acceden a los recursos florales sin entrar en contacto con el exudado resinoso. Sin embargo, para insectos antagonistas que se desplazan caminando, la resina de *H. platylepis* sí se comporta como una barrera químico-mecánica.

Respecto al ataque de parásitos de semillas, la resina no protege a la planta frente a estos herbívoros, por lo que los fitófagos causan daños en la producción de semillas.

BIBLIOGRAFÍA

- Adlassnig, W., Lendl, T., Peroutka, M., y Lang, I. 2010. Deadly Glue—Adhesive Traps of Carnivorous Plants. pp 15-28. Springer Vienna.
- Adler, L. S., Karban, R., y Strauss, S. Y. 2001. Direct and indirect effects of alkaloids on plant fitness via herbivory and pollination. *Ecology* 82: 2032-2044.
- Adler, L. S., Bronstein, J. L. 2004. Attracting antagonist: Does floral nectar increase leaf herbivory?. *Ecology* 85: 1519–1526.
- Adler, L. S. e Irwin, R. E. 2005. Ecological costs and benefits of defenses in nectar. *Ecology* 86: 2968-2978.
- Albert, V. A., Williams, S. E., Chase, M. W. 1992. Carnivorous plants—phylogeny and structural evolution. *Science* 80: 1491–1495.
- Aldenius, J., Carlsson, B. y Karlsson, S. 1983. Effects of insect trapping on growth and nutrient content of *pinguicula vulgaris* L. in relation to the nutrient content of the substrate. *New phytologist* 93: 53–59.
- Armbruster, W. S. 1984. The Role of Resin in Angiosperm Pollination: Ecological and Chemical Considerations. *Am J Bot* 71: 1149–1160.
- Armbruster, W. S. 1996. Exaptation, Adaptation, and Homoplasy: Evolution of Ecological Traits in *Dalechampia* Vines. En: Sanderson, M. J., Hufford L. (eds.), *Homoplasy, The Recurrence of Similarity in Evolution*. pp 227–241. Academic Press, London.
- Armbruster, W. S. 1997. Exaptations link evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions: A phylogenetic inquiry. *Ecology* 78: 1661–1672.
- Armbruster, W. S., Howard, J. J., Clausen, T. P., Debevec, E. M., Loquvam, J. C., Matsuki, M., Cerendolo, B. y Andel, F. 1997. Do biochemical exaptations link evolution of plant defense and pollination systems? Historical hypotheses and experimental tests with *Dalechampia* vines. *American Naturalist*, Vol. 149, No. 3: 461-484.
- Armbruster, W. S., Lee, J., Baldwin, B. G. 2009. Macroevolutionary patterns of defense and pollination in *Dalechampia* vines: Adaptation, exaptation, and evolutionary novelty. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:18085–18090.
- Baldwin, I. T., Jena, D., y Jagger, M. 2001. An Ecologically Motivated Analysis of Plant-Herbivore Interactions in Native Tobacco. *Plant Physiology* 127: 1449–1458.

- Bocakova, M., Constantin, R., y Bocak, L. 2012. Molecular phylogenetics of the melyrid lineage (Coleoptera: Cleroidea). *Cladistics* 28: 117–129.
- Carmona, D., Lajeunesse, M. J., y Johnson, M. T. J. 2011. Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology* 25: 358–367.
- Chao, A., Chazdon, R., Colwell, R. y Shen, T. 2005. Un nuevo método estadístico para la evaluación de las similitudes en la composición de especies con datos de incidencia y abundancia. *Monografías Tercer Milenio*, Vol. 4: 85–96.
- Chase, M., Christenhusz, M., Sanders, D., Fay, M. 2009. Murderous plants: Victorian Gothic, Darwin and modern insights into vegetable carnivory. *Bot J Linn Soc* 161: 329–356.
- Céspedes, P. 2008. Diferencias morfológicas y ecológicas de poblaciones de *Dioxyna chilensis* Macquart (Diptera: Tephritidae). Memoria para optar al título de Profesor de Biología y Ciencias Naturales. Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación.
- Claben-Bockhoff, R., Bull-Hereñu, K. 2013. Towards an ontogenetic understanding of inflorescence diversity. *Annals of Botany* 112: 1523–1542.
- Darnowski, D. W., Carroll, D. M., Płachno, B., Kabanoff, E. y Cinnamon, E. 2006. Evidence of protocarnivory in triggerplants (*Stylidium* spp.; Stylidiaceae). *Plant Biology* 8: 805-812.
- Darwin, C. 1875. The effects of certain alkaloid poisons, other substances and vapours. En Murray J. (Ed.), *Insectivorous plants*. pp 199-228. John Murray, London.
- Di Castri, F. y Hajek, E. R. 1976. *Bioclimatología de Chile*. 128 pp. Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile. Santiago.
- Ehrlich, P. R. y Raven, P. H. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Ellis, A. G. y Midgley, J. J. 1996. A new plant–animal mutualism involving a plant with sticky leaves and a resident hemipteran insect. *Oecologia* 106: 478–481.
- Ellison, A. M., Gotelli, N. J. 2009. Energetics and the evolution of carnivorous plants—Darwin's "most wonderful plants in the world". *J Exp Bot* 60: 19–42.
- Farrell, B. D., Dussourd, D. E., Mitter, C. 2012. Escalation of plant defense: Do latex and resin canals spur plant diversification?. *The American Naturalist* 138: 881–900.
- Farmer, E. E. 2014. *Leaf defence*. Oxford University Press, UK.

- Foote, R. H., Blanc, F. L. 1963. The fruit flies or Tephritidae of California. Genus *Dioxya* Frey. En Bulletin of the California Insect Survey. pp 15-16. University of California Press. Berkeley.
- Frías, D. 2005. *Trupanea simpatica* a new species of Tephritinae (Diptera: Tephritidae) infesting an endemic *Haplopappus* hybrid (Asteraceae) in Chile. *Acta Entomologica Chilena* 29: 13-25.
- Fritz, R. S. y Simms, E. L. 1992. *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: ecology, evolution, and genetics*. 590 pp. University of Chicago Press. London.
- Gajardo, R. 1994. *La Vegetación Natural de Chile. Clasificación y Distribución Geográfica*. 165 pp. Editorial Universitaria. Santiago.
- González, R. 2003. *Las polillas de la fruta en Chile (Lepidoptera: Tortricidae; Pyralidae)*. 188 pp. Universidad de Chile, Santiago.
- Gould, S. J. y Vrba, E. S. 1982. Exaptation-A Missing Term in the Science of Form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- Herrera, C. M. 2000. Measuring the effects of pollinators and herbivores: evidence for non-additivity in a perennial herb. *Ecology* 81: 2170-2176.
- Hoffmann, J. J., Kingsolver, B. E., McLaughlin, S. P., Timmermann, B. N. 1984. Production of Resins by Arid-Adapted Astereae. *Phytochem Adapt to Stress Recent. Adv Phytochem* 18: 251-271.
- Inouye, D. W. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology*, 61: 1251-1253.
- Irwin, R. E., Adler, L. S., Brody, A. K. 2004. The dual role of floral traits: Pollinator attraction and plant defense. *Ecology* 85:1503-1511.
- Irwin, R.E. y Adler, L.S. 2006. Correlations among traits associated with herbivore resistance and pollination: implications for pollination and nectar robbing in a distylous plant. *American Journal of Botany* 93: 64-72.
- Jaccard, P. 1901. Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. *Bull la Société Vaudoise des Sci Nat* 37: 547-579.
- Jolivet, P. 1992. *Insects and plants: parallel evolution and adaptations*. Second edition. 190 pp. St. Lucie Press. Boca Raton, FL.
- Karimi, E., Jaafar, H. Z. E., Sahida, A. 2011. Phytochemical analysis and antimicrobial activities of methanolic extracts of leaf, stem and root from different varieties of *Labisa pumila* Benth. *Molecules* 16: 4438-50.

- Kent, M., y Coker, P. 1992. Vegetation description and analysis. CRC Press. Ann Arbor, MI.
- Kerner, A. 1878. Flowers and their unbidden guests. C. Kegan Paul y CO (Eds.). 164 pp. London.
- Kessler, A. y Halitschke, R. 2009. Testing the potential for conflicting selection on floral chemical traits by pollinators and herbivores: predictions and case study. *Functional Ecology* 23: 901–912.
- Knudsen, J. T., Eriksson, R., Gershenzon J., Stahl, B. 2006. Diversity and Distribution of Floral Scent. *The Botanical Reviews* 72: 1–120.
- Klingenberg, L. 2007. Monographie der südamerikanischen Gattungen *Haplopappus* Cass. und *Notopappus* L. Klingenberg (Asteraceae-Astereae). En E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Ed.). *Bibliotheca Botanica*. 331 pp. University of Michigan. Ann Arbor.
- Langenheim, J. H. 2003. Plant Resins: Chemistry, Evolution, Ecology, and Ethnobotany. Timber Press (Ed.). 586 pp. University of California. Santa Cruz
- Levin, D. A. 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 121–159.
- Levin, D. A. 2012. The Chemical Defenses of Plants to Pathogens and Herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7 (1976): 121-159.
- Louda, S. M. 1983. Inflorescence Spiders: A Cost/Benefit Analysis for the Host Plant, *Haplopappus venetus* Blake (Asteraceae). *Oecologia* 55: 185–191.
- Luebert, F. y Pliscoff, P. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. 307 pp. Editorial Universitaria. Santiago.
- Luebert, F. y Pliscoff, P. 2012. Variabilidad climática y bioclimas de la Región de Valparaíso, Chile. *Investigaciones Geográficas* 44: 41-56.
- Lund, R. y Teillier, S. 2012. Flora vascular de Los Molles, Región de Valparaíso, Chile. *Chloris Chilensis*, Año 2; N°2. URL: <http://www.chlorischile.cl>
- Makkar, H. P., Siddhuraju, P., y Becker, K. 2007. Plant secondary metabolites. pp 101-106. Humana Press. New York.
- Marticorena, C. y Quezada, M. 1985. Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana Botanica* 42: 1-157 pp.
- McCall, A. C., Irwin, R. E. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology letters* 9: 1351–65.

- McLaughlin, S. P., Hoffmann, J. J. 1982. Survey of Biocrude-Producing Plants from the Southwest I. *Economic Botany* 36: 323–339.
- Metcalfe, C. R., y Chalk, L. 1983. Anatomy of the dicotyledons. Wood, structure and conclusion of the general introduction. Vol II. p. 330. Oxford University Press. Oxford.
- Miller, B., Madilao, L. L., Ralph, S., Bohlmann, J. 2005. Insect-Induced Conifer Defense. White Pine Weevil and Methyl Jasmonate Induce Traumatic Resinosis, de Novo Formed Volatile Emissions, and Accumulation of Terpenoid Synthase and Putative Octadecanoid Pathway Transcripts in Sitka Spruce. *Plant Physiology* 137: 369–382.
- Mooney, H. A. y Schlegel, F. 1967. La vegetación costera del cabo Los Molles en la provincia de Aconcagua. *Boletín Universidad de Chile* 75: 27-32.
- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B. y Worm, B. 2010. How many species are there on the earth and in the ocean?. *PLoS Biol* 9(8): e1001127.
- Muñoz, M., Núñez, H. y Yáñez, J. 1996. Libro rojo de los sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en Chile. 203 pp. CONAF-Ministerio de Agricultura. Santiago.
- Nicolson, S. W. 2004. Chapter 7 Nectar Consumers. En E. P. Susan W. Nicolson, Massimo Nepi (Ed.), *Nectaries and Nectar*. pp. 289–342. Dordrecht, The Netherlands. Springer.
- Pimentel, D. y Andow, D. A. 1984. Pest management and pesticide impact. *Insect science and application*. Department of Entomology and Section of Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, NY.
- Real, R. 1999. Tables of significant values of Jaccard's index of similarity. *Miscellanea Zoologica* 22: 29–40.
- Rhoades, D. F. 1977. Integrated Antiherbivore, Antidesiccant and Ultraviolet Screening Properties of Creosotebush Resin. *Biochem Syst Ecol* 5: 281–290.
- Schoonhoven, L. M., Van Loon, J. J. A., y Dicke, M. 2005. *Insect-Plant Biology*. pp. 421. Oxford University Press. Oxford.
- Sipes, S. 2011. The host plant relationships of *Diadasia chilensis*, an eclectic specialist bee (Hymenoptera: Apoidea). Southern Illinois University, Department Of Plant Biology. Illinois.
- Sipes, S. y P. Wolf. 2001. Phylogenetic relationships within *Diadasia*, a group of specialist bees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 144-156.

- Spomer, G. G. 1999. Evidence of protocarnivorous capabilities in *Geranium viscosissimum* and *Potentilla arguta* and other sticky plants. *Int J Plant Sci* 160: 98–101.
- Statistics, S. P. S. S. 2008. Version 17.0. Chicago: SPSS Inc
- Strauss, S. Y. y Irwin, R. E. 2004. Ecological and Evolutionary Consequences of Multispecies Plant-Animal Interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 435–466.
- Strauss, S. Y., Siemsen, D. H., Decher, M. B., Mitchell-Olds, T. 1999. Ecological costs of plant resistance to herbivores in the currency of pollination. *Evolution* 53: 1105–1113.
- Strauss, S. Y., Whittall, J. B. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. In: Harder LD, Barrett SCH (eds) *Ecology and Evolution of Flowers*. pp 120–138. Oxford University Press, New York.
- Theis, N., Lerchau, M. y Raguso, R. A. 2007. The challenge of attracting pollinators while evading floral herbivores: patterns of fragrance emission in *Cirsium arvense* and *Cirsium repandum* (Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences* 168: 587–601.
- Tojo, E., Rial, M. E., Urzúa, A. y Mendoza, L. 1999. Diterpenes from *Haplopappus deserticola*. *Phytochemistry* 52: 1531–1533.
- Urzúa, A. 2004. Secondary metabolites in the epicuticle of *Haplopappus foliosus* DC. (Asteraceae). *Journal of the Chilean Chemical Society* 49: 137–141.
- Urzúa, A., Contreras, R., Jara, P., Ávila, F. y Suazo, M. 2004. Comparative chemical composition of the trichome secreted exudates and of the Waxy coating from *Haplopappus velutinus*, *H. illinitus*, *H. shumanni* and *H. uncinatus*. *Biochem Syst Ecol* 32: 215–218.
- Urzúa, A., Jara, F., Tojo, E., Wilkens, M., Mendoza, L. y Rezende, M. C. 2006. A new antibacterial clerodane diterpenoid from the resinous exudate of *Haplopappus uncinatus*. *Journal of ethnopharmacology* 103: 297–301.
- Urzúa, A., Santander, R., Echeverría, J., Rezende, M.C. 2007. Secondary metabolites in the flower heads of *Haplopappus berterii* (Asteraceae) and its relation with insect-attracting mechanisms. *J Chil Chem. Soc* 52: 1142–1144.
- Urzúa, A., Echeverría, J., Espinoza, J. y Wilkens, M. 2012. Lipophilicity and antibacterial activity of flavonols: Antibacterial activity of resinous exudates of *Haplopappus litoralis*. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 11: 369–376.

- Vargas, H. A. y Parra, L. E. 2005. Una Nueva Especie de Lioptilodes Zimmerman (Lepidoptera: Pterophoridae) de Chile. *Neotropical Entomology* 34: 403–406.
- Villagra, C. A., Astudillo, A. y Urzúa, A. 2014. Differences in arthropods found in flowers versus trapped in plant resins on *Haplopappus platylepis* Phil.(Asteraceae): Can the plant discriminate between pollinators and herbivores?. *Arthropod-Plant Interactions* 8: 411-419.
- Voigt, D. y Gorb, S. 2008. An insect trap as habitat: cohesion-failure mechanism prevents adhesion of *Pameridea roridulae* bugs to the sticky surface of the plant *Roridula gorgonias*. *J Exp Biol* 211: 2647–2657.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. y Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043–1060.
- Wink, M. 1988. Plant breeding: the importance of plant secondary metabolites for protection against pathogens and herbivores. *Theor Appl Genet* 75: 225–233.
- Zavala, J. A., Ravetta, D. A. 2002. The effect of solar UV-B radiation on terpenes and biomass production in *Grindelia chiloensis* (Asteraceae), a woody perennial of Patagonia, Argentina. *Plant Ecology* 161: 185–191.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., y Belgrano, M. 2008. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. Vol. 1, Pteridophyta, Gymnospermae y Monocotyledonae. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard*, 107.

ANEXOS

Anexo 1: Pruebas de germinación de semillas fértiles, infértiles y dañadas

| Germinación de semillas <i>H. platylepis</i> | | | | |
|--|------------------|--------------------------|---------------------------|--------------|
| Semillas fértiles | Fecha de siembra | Nº de semillas sembradas | Nº de semillas germinadas | OBS |
| <i>H. platylepis</i> (nº1) | 31/01/2014 | 12 | 3 | |
| <i>H. platylepis</i> (nº2) | 31/01/2014 | 12 | 5 | |
| <i>H. platylepis</i> 216 | 04/02/2014 | 12 | 5 | |
| <i>H. platylepis</i> 228 | 04/02/2014 | 20 | 16 | |
| <i>H. platylepis</i> 235 | 04/02/2014 | 12 | 3 | |
| <i>H. platylepis</i> 291 | 04/02/2014 | 15 | 12 | |
| <i>H. platylepis</i> 392 | 04/02/2014 | 13 | 6 | |
| | | 96 | 50 | 50/96 = 52% |
| Semillas infértiles | Fecha de siembra | Nº de semillas sembradas | Nº de semillas germinadas | |
| <i>H. platylepis</i> 228 | 04/02/2014 | 20 | 0 | |
| <i>H. platylepis</i> 235 | 04/02/2014 | 6 | 1 | |
| <i>H. platylepis</i> 238 | 04/02/2014 | 20 | 0 | |
| <i>H. platylepis</i> 291 | 04/02/2014 | 15 | 0 | |
| <i>H. platylepis</i> 300 | 04/02/2014 | 11 | 0 | |
| <i>H. platylepis</i> 317 | 04/02/2014 | 9 | 0 | |
| <i>H. platylepis</i> 392 | 04/02/2014 | 10 | 0 | |
| <i>H. platylepis</i> 359 | 04/02/2014 | 12 | 0 | |
| | | 103 | 1 | 1/103=0,009% |
| Semillas dañadas | Fecha de siembra | Nº de semillas sembradas | Nº de semillas germinadas | |
| <i>H. platylepis</i> 291 | 04/02/2014 | 10 | 0 | |
| <i>H. platylepis</i> 300 | 04/02/2014 | 6 | 0 | |
| | | 16 | 0 | 0/16= 0% |

Anexo 2:

Términos referenciales:

Bráctea: Cualquier órgano foliáceo (con aspecto de hojas) que se encuentra situado en la proximidad de las flores y distinto, por su tamaño, consistencia, color etc. de las hojas normales de la planta o de los sépalos².

Capítulo: Inflorescencia que consiste de pequeñas flores (flósculos), generalmente numerosas, agrupadas densamente hasta formar una cabeza¹.

Flor estaminada: Flores masculinas o flores macho. Son flores que tienen estambres funcionales, capaces de producir polen, pero no tienen ovario, o tienen un ovario que no es fértil.

Inflorescencia: Conjunto de flores, las cuales se encuentran lo suficientemente cercanas para formar una unidad estructurada².

Involucro: Conjunto de brácteas dispuestas en forma de verticilo, que se encuentran inmediatamente debajo de una flor o inflorescencia y que rodean a las flores en mayor o menor grado¹.

Larcenistas: Se denomina de esta manera a los ladrones de recursos Inouye (1980) tanto los "behavioral robbers", que perforan las flores para extraer el néctar, y "thieves", que entran en las flores como polinizadores pero que transfieren poco o nada de polen, por lo general debido a una falta de correspondencia con la morfología de las flores
