

UCH-FC
B. Ambiental
B.151
C-1



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

POLINIZACIÓN DE *BOMAREA SALSILLA* EN UN BOSQUE MAULINO FRAGMENTADO



Alejandra Patricia Bahamondez Alvarado

2007



“POLINIZACION DE *BOMAREA SALSILLA* EN UN BOSQUE MAULINO FRAGMENTADO”

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.

Alejandra Patricia Bahamondez Alvarado

Dr. Javier Andrés Simonetti Zambelli
Director Seminario de Título

Sr. Carlos Valdivia Prats
Co-Director Seminario de Título

Comisión de Evaluación Seminario de Título

Dr. Ramiro Bustamante Araya
Presidente Comisión



Dr. Italo Serey Estay
Corrector

Santiago de Chile, Septiembre de 2007





*Dedicado a María Alvarado, mi mamá.
Por todo su amor, por su confianza y su complicidad.
Por ser mi sostén y mi guía.*

AGRADECIMIENTOS

Quiero comenzar agradeciendo a mi tutor Javier A. Simonetti por todo el apoyo brindado en esta etapa final de mi formación, por su inmensa dedicación e infinita paciencia conmigo. Agradezco a todas las personas del Laboratorio de Ecología Terrestre de la Facultad con las que compartí durante los meses que duró el desarrollo de esta memoria, por haber hecho de ese lugar un ambiente tan grato para trabajar. En especial, quiero agradecer a Renzo Vargas, Araceli Burgos y Carolina Ramos por sus generosos consejos y por la buena disposición que siempre tuvieron hacia mí, y muy profundamente, agradezco a Yuri Zúñiga por su hospitalidad y constante preocupación desde el primer día.

Agradezco, muy especialmente, a mi amiga Carolina Díaz por haber estado siempre tan cerca a pesar de la distancia, a Marianne Asmussen por el tremendo apoyo que fue para mí, a Yendery Cerda por su amistad incondicional y, por supuesto, a Paola Henríquez por haber sido mi partner todos estos años, por respetar mis silencios y aceptarme como soy.

Agradezco a mis compañeros de carrera, en especial, a la chela, Karen y Felipe. A todo el equipo de fútbol femenino de Ciencias por todo su compañerismo, su confianza y por toda la fuerza que me han dado en estos años en los que hemos estado aperrando juntas. A Carlitos por su apoyo y paciencia conmigo. También, a muchos profesores de la facultad que me han transmitido su sabiduría, su entusiasmo y su amor por lo que hacen.



Además, al proyecto Fondecyt 1050745 por financiar parcialmente el desarrollo de esta tesis, a la Corporación Nacional Forestal por proporcionar sus instalaciones en la R.N. Los Queules, a Fernando Campos por toda su colaboración en la toma de datos y a Forestal Masisa S.A. por permitirnos trabajar en sus terrenos.

Pero fundamentalmente agradezco a mi familia, por todo su amor y comprensión. A mi abuela por su permanentes regalones, a mi hermana por su apoyo incondicional, a mi mamá por sus sabios consejos, por darme siempre la libertad para elegir mi camino y apoyarme en todo y, principalmente, por su tremenda humanidad. Y también a mi papá... por su admirable opción de vida.



ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	iv
RESUMEN.....	viii
ABSTRACT.....	ix
INTRODUCCIÓN.....	1
MATERIALES & MÉTODOS.....	4
Área de Estudio.....	4
Especies de estudio.....	5
Diseño experimental.....	5
RESULTADOS.....	9
Densidad de plantas, despliegue floral y densidad floral.....	9
Polinización.....	13
Éxito reproductivo.....	15
Comparación entre <i>B. salsilla</i> y <i>L. rosea</i>	15
DISCUSIÓN.....	21
REFERENCIAS.....	24



ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1.	Distribución geográfica del bosque maulino y ubicación de la Reserva Nacional Los Queules.....	4
FIGURA 2.	Densidad de plantas y densidad de individuos reproductivos de <i>Bomarea salsilla</i> en borde y centro de bosque continuo y fragmentado.....	10
FIGURA 3.	Despliegue floral y densidad floral de <i>Bomarea salsilla</i> en borde y centro de bosque continuo y fragmentado.....	12
FIGURA 4.	Frecuencia de visitas de polinizadores a <i>Bomarea salsilla</i> en borde y centro de bosque continuo y fragmentado.....	13
FIGURA 5.	Frecuencia de visitas de <i>B. dahlbomii</i> , <i>A. paulseni</i> y otros potenciales polinizadores de <i>Bomarea salsilla</i> en borde y centro de bosque continuo y fragmentado.....	15
FIGURA 6.	Éxito reproductivo de <i>Bomarea salsilla</i>	16
FIGURA 7.	Comparación del efecto de fragmentación del bosque sobre las visitas de polinizadores y el éxito reproductivo entre <i>Bomarea salsilla</i> y <i>Lapageria rosea</i>	20

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1.	ANDEVA factorial de 2-vías para determinar si hay efecto de fragmentación o efecto de borde sobre: (a) la densidad de plantas y (b) la densidad de individuos reproductivos de <i>Bomarea salsilla</i>	9
TABLA 2.	ANDEVA factorial de 2-vías para determinar el efecto de fragmentación o efecto de borde sobre el despliegue floral.....	11
TABLA 3.	ANCOVA factorial de 2-vías para evaluar el efecto de la fragmentación o el efecto de borde sobre la frecuencia de visitas de polinizadores a <i>Bomarea salsilla</i> , considerando como covariable el número de flores por planta.....	14
TABLA 4.	ANCOVA factorial de 2-vías para determinar si hay efecto de fragmentación o efecto de borde sobre (a) la producción de frutos por planta (b) la producción semillas por frutos y (c) la producción de semillas por planta de <i>Bomarea salsilla</i> considerando como covariable el número de flores por planta.....	18



Polinización de *Bomarea salsilla* en un bosque Maulino fragmentado

Alejandra Patricia Bahamondez Alvarado

*Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

La fragmentación de los bosques puede alterar la eficiencia de los servicios de polinización al cambiar la riqueza y abundancia de visitantes florales. La fragmentación puede así comprometer el éxito reproductivo de las plantas. En este trabajo estudiamos la polinización y el éxito reproductivo de *Bomarea salsilla*, una enredadera xenógama endémica de Chile, en un bosque maulino fragmentado. Evaluamos el efecto de la fragmentación, considerando los sitios de bordes asociados a ella, en relación a la tasa de visita de sus polinizadores y el éxito reproductivo. Finalmente comparamos los resultados con la información disponible para *Lapageria rosea*, una especie morfológicamente similar presente en el mismo ambiente, para determinar la generalidad del impacto de la fragmentación sobre la polinización. Las plantas que habitaban en fragmentos y en bordes fueron menos visitadas por polinizadores. El número de frutos por planta, de semillas por fruto y de semillas por planta fue menor en fragmentos y bordes que en el centro del bosque continuo. Tanto en *B. salsilla* como en *L. rosea* la disponibilidad de visitantes florales y el éxito reproductivo se redujo en fragmentos de bosque. *L. rosea* fue afectada en mayor magnitud por la cantidad de visitas recibidas, mientras que para *B. salsilla* la producción de semillas fue la variable que experimentó mayor depresión. Estas respuestas diferenciales pueden ser atribuidas principalmente a los distintos sistemas reproductivos de las especies. El

escenario ecológico enfrentado por estas especies puede ser un fenómeno representativo de otras especies del bosque fragmentado de Sudamérica.

Palabras claves: Fragmentación del bosque, efecto borde, polinización, éxito reproductivo.

Abstract

Forest fragmentation may have effects on plant-mutualist (i.e., pollination). Such effects on pollination can have negative consequences for plant reproduction. We evaluated the fragmentation and edge effects on frequency of pollinator visits and reproductive success on *Bomarea salsilla*, a xenogamous vine in the fragmented Maulino forest, central Chile. We also compared the pollination and reproductive success between *B. salsilla* and *Lapageria rosea*. Plants thriving at fragments and edges were visited less frequently by pollinators. Number of fruits per plant, number of seeds per fruit, and number of seeds per plant were lower at fragments and edges than at the core of continuous forest. The reproductive success of *B. salsilla* was more reduced than that of *L. rosea*. The ecological scenario faced by these species may be a representative phenomenon of numerous other species of the fragmented forests of South America.

keywords : forest fragmentation, edge effect, pollination, reproductive success.

INTRODUCCION

Por su elevado endemismo y grado de amenaza, el bosque templado de Chile ha sido considerado como un sitio prioritario para la conservación a nivel mundial (Myers et al., 2000). Efectivamente, este bosque ha experimentado una fuerte reducción de su área, incrementado los parches pequeños y disminuyendo la conectividad entre ellos (Echeverría et al., 2006), todo lo cual constituye un riesgo para la conservación de su biodiversidad (e.g. Bustamante et al., 2005).

La fragmentación del paisaje modifica la intensidad de las interacciones biológicas pudiendo influir positiva o negativamente sobre la reproducción de plantas (Cunningham 2000). En particular, la polinización ha sido considerada como una de las interacciones que de forma más directa actúa sobre el éxito reproductivo de las plantas (Aguilar et al., 2006). Al igual que en otros bosques del mundo, la fragmentación produce cambios en la abundancia de aves e insectos polinizadores, alterando los servicios de polinización (Aizen et al. 2002, Simonetti et al. 2006). La composición y abundancia de polinizadores determina la cantidad de polen que es depositado en los estigmas y, por lo tanto, el número de óvulos fertilizados y de semillas que son producidas (Aizen & Feinsinger 1994, Galen & Newport 1988, Waser & Price 1983, 1991). Considerando que el bosque templado de Chile se caracteriza por poseer una flora que exhibe una alta incidencia de polinización biótica (Armesto & Rozzi 1989, Aizen & Ezcurra 1998) con cerca de un 60% de las especies de flora requiriendo obligatoriamente de un animal como vector del polen para su reproducción (Aizen et al., 2002), una variación en la polinización influirá en el éxito reproductivo de las plantas determinando, a largo plazo, su persistencia en los fragmentos. Por otra parte,

el incremento en los cruzamientos entre individuos cercanamente emparentados en pequeños fragmentos podría producir depresión por endogamia y consecuentemente repercutir en la adecuación biológica de las plantas allí presentes (Aizen & Feinsinger 1994; Severns 2003).

La fragmentación del hábitat genera, además, condiciones abióticas que difieren de las condiciones originales del bosque continuo. Como consecuencia de estas variaciones, las plantas que habitan en fragmentos podrían experimentar modificaciones en rasgos relacionados al despliegue floral, como un cambio en el número de flores por planta, todo lo cual podría incidir en el número de visitas de polinizadores (Hendrix, 1988; Pellmyr, 2002; Strauss & Zangerl, 2002). La fragmentación también podría tener consecuencias sobre la demografía de las poblaciones vegetales los que provocarían variaciones en la densidad poblacional (Jules, 1998). En particular, cambios en la densidad floral podría hacer variar la diversidad de insectos polinizadores modificando el éxito reproductivo de las especies remanentes en los fragmentos (Donalson et. al 2002). Finalmente, asociado a la fragmentación del hábitat se produce un incremento en el área de borde. Estas zonas se caracterizan por generar cambios microclimáticos que pueden tener un efecto sobre la dinámica de las interacciones biológicas (Murcia, 1995) y, como consecuencia de ello, pueden afectar la reproducción de plantas en los bordes.

En el copihue (*Lapageria rosea*), planta endémica del bosque templado de Chile, la polinización y el éxito reproductivo son negativamente afectados por la fragmentación del bosque debido a una disminución de abejorros y picaflores, sus polinizadores

(Valdivia et al., 2006). Si este fenómeno es general, entonces, la fragmentación del bosque maulino debiera afectar, de igual forma, la polinización de otras especies polinizadas por animales, con consecuencias directas sobre su reproducción.

En este trabajo se estudiará la polinización de *Bomarea salsilla*, enredadera endémica de Chile (Muñoz & Moreira, 2003), que al igual que *L. rosea*, presenta flores tubulares y requiere de polinizadores para la producción de semillas (Valdivia et al., 2006). Específicamente, se determinará si su éxito reproductivo es afectado negativamente por la fragmentación del bosque nativo y por el incremento de áreas de borde asociado a ella.

Si la fragmentación del bosque y el incremento de bordes reducen la abundancia de polinizadores, se espera una menor frecuencia de visitas a cada flor en las plantas de *B. salsilla* presentes en los fragmentos y bordes. Además, si disminuye la frecuencia de visitas de sus polinizadores, entonces se espera que una menor proporción de flores sean fertilizadas y, por lo tanto, que una menor cantidad de frutos y semillas se produzcan en fragmentos y bordes, en comparación con plantas del centro del bosque continuo. Si ello ocurre, el efecto de la fragmentación sobre la polinización de *B. salsilla* sería similar al efecto sobre *L. rosea* sugiriendo que el efecto negativo de la fragmentación sobre la reproducción de plantas es un proceso frecuente en el bosque maulino. En este contexto, se evaluarán las respuestas de *Bomarea salsilla* a la fragmentación del bosque maulino, incluyendo los sitios de bordes, en relación a: a) la polinización y b) el éxito reproductivo de la especie; y además, se comparará la polinización y el éxito reproductivo entre *B. salsilla* y *L. rosea*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en un bosque maulino costero de la VII Región (Fig.1). Específicamente se trabajó en el Sitio Prioritario Tregualemu, tanto en la Reserva Nacional Los Queules ($35^{\circ} 59' S$, $72^{\circ} 41' O$) como en dos fragmentos de bosque cercanos a ella. La Reserva protege 145 ha de bosque nativo y junto a terrenos privados adyacentes, forma un área de bosque mayor de 600 ha. Los fragmentos de bosque maulino, de un área inferior a 6 ha, se encuentran inmersos en una matriz de plantaciones de *P. radiata*, separados de la Reserva por a lo menos 500 m de distancia.

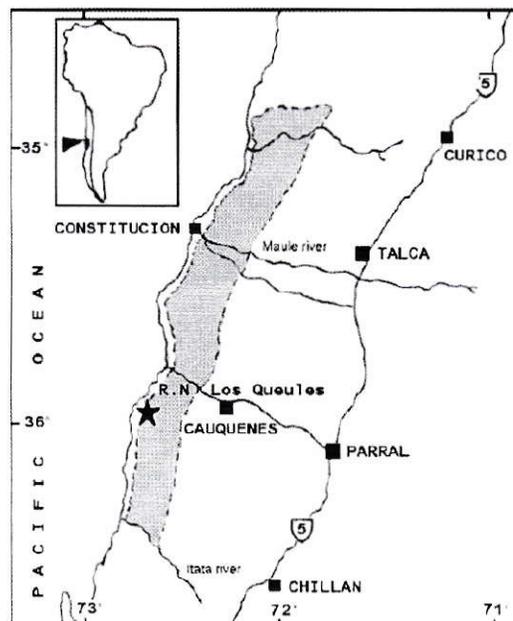


Fig.1 Distribución geográfica del Bosque Maulino (gris) y ubicación de la Reserva Nacional Los Queules (modificado de San Martín y Donoso, 1996).

Especies de estudio

Bomarea salsilla (Alstroemeriaceae) es una hierba perenne, trepadora, de flores rojas y pequeñas dispuestas en el extremo del eje. Habita en los bosques esclerófilos y templados de Chile desde los 33° S hasta los 40° S, distribución que corresponde al límite más austral del género (Muñoz & Moreira, 2003). Es una planta protándrica (i.e., la maduración de las anteras se produce antes que el estigma), condición que facilitaría la polinización cruzada. Pruebas de exclusión de polinizadores realizadas en el sitio de estudio para determinar autogamia y agamosperma arrojaron resultados negativos, lo que indica que *B. salsilla* es una especie que depende tanto de polen como de polinizadores para la producción de semillas (Valdivia et al., en revisión).

Por su parte, *Lapageria rosea* (Philesiaceae) es una enredadera perenne, endémica de Chile que, a pesar de ser una planta autocompatible, requiere de polinizadores para la producción de semillas (Humaña y Riveros, 1994). En Tregualemu la floración se produce durante el Otoño, siendo sus principales polinizadores el picaflor *Sephanoides sephaniodes* (Trochilidae) y el abejorro *Bombus dahlbomii* (Apidae) (Valdivia et al., 2006).

Diseño experimental

El estudio se desarrolló durante las estaciones de primavera-verano del 2005-2006, período correspondiente a la época reproductiva de *Bomarea salsilla*. Se seleccionaron cuatro sitios con presencia de *B. salsilla*, dos de ellos ubicados en la R. N. Los Queules, lugar considerado como la situación de bosque continuo; los otros dos

correspondieron a fragmentos de bosque nativo. Para cada tipo de hábitat (bosque continuo y bosque fragmentado) se consideró un sitio de centro y otro de borde, estableciendo como sitio de centro a aquel ubicado a una distancia de al menos 50 m hacia el interior del margen del bosque, y como sitio de borde al área ubicada dentro de los 10 m próximos al límite de este. En cada sitio se marcaron 50 plantas escogidas al azar y en ellas se evaluó a) la tasa de visitas de polinizadores y b) la producción de frutos y semillas; además, se registró el despliegue floral en cada planta seleccionada por su potencial influencia sobre las variables consideradas. Adicionalmente, se evaluó la densidad de plantas y el número de individuos reproductivos; y se realizó una estimación de la densidad floral de *B. salsilla* en cada uno de los sitios de estudio.

Densidad de plantas, despliegue floral y densidad floral

La densidad de plantas de *B. salsilla* se determinó durante el período máximo de floración que, en Tregualemu, se produjo durante el mes de Diciembre. En cada sitio se establecieron al azar veinte parcelas de cuatro metros cuadrados cada una y, en ellas, se registró el número total de individuos y el número de individuos que se encontraban en fase reproductiva. El despliegue floral se evaluó como el número de flores por planta y la densidad floral se estimó a partir de la densidad de individuos reproductivos y el promedio de flores por planta de cada sitio.

Polinización

La polinización de *B. salsilla* se estimó a través de la frecuencia de visitas de sus polinizadores a sus flores. Una visita se consideró como tal cuando el polinizador

estableció contacto con al menos una estructura reproductiva de la planta. El número de visitas de polinizadores se determinó durante períodos de 10 minutos a lo largo del día, desde las 8:30 hasta las 17:30 hrs. Se realizó un período de observación cada media hora para cada una de las plantas seleccionadas, durante Diciembre del 2005, mes de máximo de floración. El número total de observaciones fue de 3.800 períodos (950 períodos en cada sitio). El número total de períodos por planta fue promediado para obtener una estimación única para cada planta.

Éxito reproductivo

Para evaluar el éxito reproductivo, las flores de cada planta fueron embolsadas al momento de su senescencia y examinadas al final de la época de fructificación y previo a la dispersión de semillas, durante los meses de Diciembre y Enero, respectivamente. Se contabilizó el número de frutos producidos por planta y el número de semillas producidas por fruto. Esta última estimación se realizó promediando las semillas de uno a dos frutos seleccionados por planta. Finalmente, de la multiplicación de ambas variables se obtuvo la cantidad de semillas producidas por planta.

Comparación entre *Bomarea salsilla* y *Lapageria rosea*

Para comparar la polinización y el éxito reproductivo entre *B. salsilla* y *L. rosea* en el bosque maulino, los resultados de *B. salsilla* fueron agrupados por hábitat, sin hacer distinción entre sitios de borde y de centro, de manera que pudieran ser comparables con los datos disponibles para *L. rosea*. Asimismo, la unidad de análisis en *B. salsilla*

fue reemplazada de planta a flor, igualando el análisis realizado en *L. rosea* (Valdivia et al., 2006). Para la comparación entre ambas especies se estableció la razón entre el valor de cada variable en fragmento y bosque continuo, con el propósito de contrastar el sentido y la magnitud de los cambios registrados. Las variables consideradas fueron: a) frecuencia de visitas, b) porcentaje de fructificación y c) semillas por fruto.

RESULTADOS

Densidad de plantas, despliegue floral y densidad floral.

La densidad de *B. salsilla* fue significativamente mayor en el bosque continuo que en fragmentos y también fue significativamente mayor en los bordes que en los centros (Tabla 1a; Fig. 2a). A nivel de sitio, la densidad de *B. salsilla* fue un 43% superior en el borde del bosque continuo que en el centro del bosque continuo y que en fragmentos. Por su parte, la densidad de individuos reproductivos no presentó diferencias significativas entre el bosque continuo y fragmentos, así como tampoco entre centros y bordes (Tabla 1b; Fig. 2b).

Tabla 1. ANDEVA factorial de 2-vías para determinar si hay efecto de fragmentación (bosque continuo y fragmentado) o efecto de borde (centro y borde) sobre: (a) la densidad de plantas y (b) la densidad de individuos reproductivos de *Bomarea salsilla*.

<i>Densidad de plantas</i>	<i>Gl</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
(a) Densidad				
Fragmentación (F)	1	1001,11	16,71	< 0,01
Borde (B)	1	357,01	5,96	0,02
F X B	1	456,01	7,61	0,01
Error	76	59,91		
(b) Densidad de individuos reproductivos				
Fragmentación (F)	1	5,51	0,68	0,41
Borde (B)	1	25,31	3,12	0,08
F X B	1	10,51	1,30	0,26
Error	76	8,10		

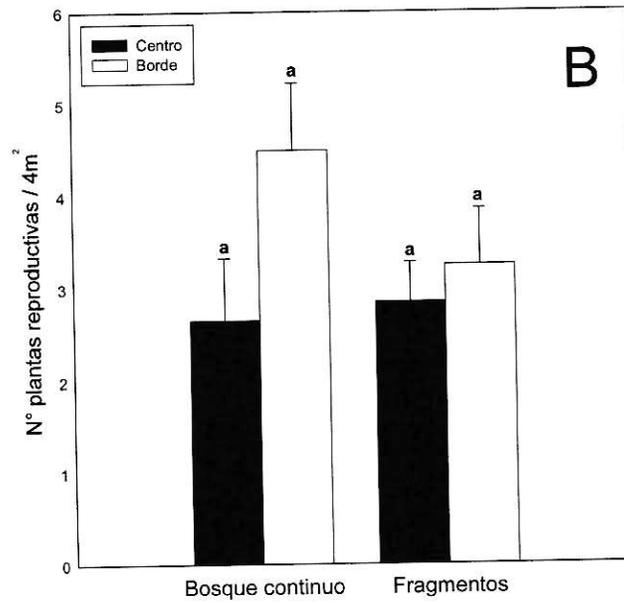
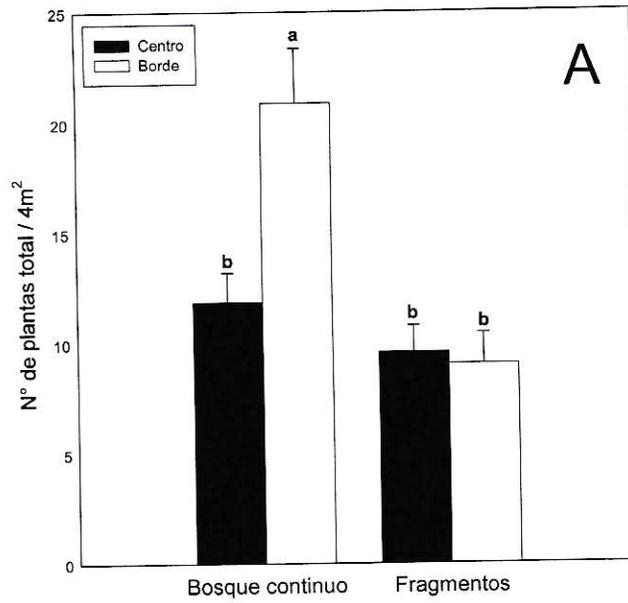


Figura 2. Densidad de plantas (A) y densidad de individuos reproductivos (B) de *Bomarea salsilla* en borde y centro de bosque continuo y fragmentado. Las letras corresponden a diferencias significativas (Test de Tukey $p < 0,05$).

En cuanto al despliegue floral, las plantas del bosque continuo presentaron un 22% más de flores que las plantas que habitaban en fragmentos. Asimismo, el número de flores en las plantas de los centros fue un 22% mayor que en las plantas de los bordes (Tabla 2a; Fig. 3a). Específicamente, las plantas del centro del bosque continuo exhibieron un 35% más de flores que las plantas que habitaban en el borde del bosque continuo y fragmentos. Sin embargo, la densidad de flores no presentó diferencias entre los sitios (Tabla 2b; Fig. 3b).

Tabla 2. ANDEVA factorial de 2-vías para determinar el efecto de fragmentación (bosque continuo y fragmentado) o efecto de borde (centro y borde) sobre el despliegue floral (número de flores por planta).

<i>Fuente de variación</i>	<i>Gl</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
(a) Despliegue floral				
Fragmentación (F)	1	169,68	8,37	< 0,01
Borde (B)	1	176,72	8,73	< 0,01
F X B	1	147,92	7,31	< 0,01
Error	196	20,22		
(b) Densidad floral				
Fragmentación (F)	1	1409,18	2,81	0,10
Borde (B)	1	119,8	0,24	0,63
F X B	1	1,75	< 0,01	0,95
Error	76	500,67		

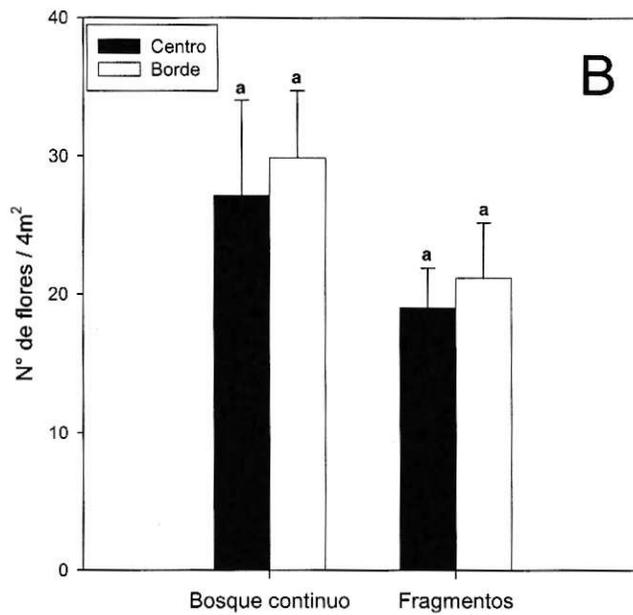
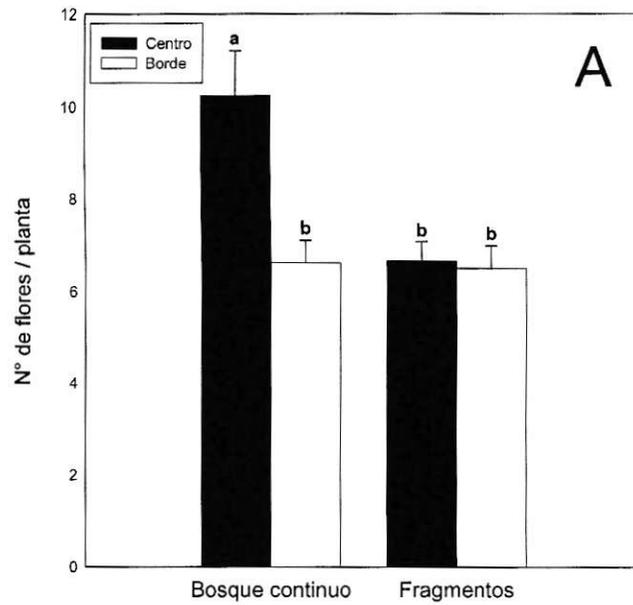


Figura 3. Despliegue floral (A) y densidad floral (B) de *Bomarea salsilla* en borde y centro de bosque continuo y fragmentado. Las letras corresponden a diferencias significativas (Test de Tukey $p < 0,05$).

Polinización

La tasa de visitas de polinizadores a *B. salsilla* fue significativamente superior en el bosque continuo que en los fragmentos y superior en los centros en relación a los bordes (Fig. 4; Tabla 3). En particular, la frecuencia de visitas en el centro del bosque continuo fue superior que en los bordes del bosque continuo y fragmentado, en un 43 y 65% respectivamente. Sin embargo, los centros no presentaron diferencias significativas. Por otra parte, el mayor número de flores en las plantas que residían en el centro del bosque continuo fue un factor marginalmente significativo en las visitas a *B. salsilla* (Tabla 3).

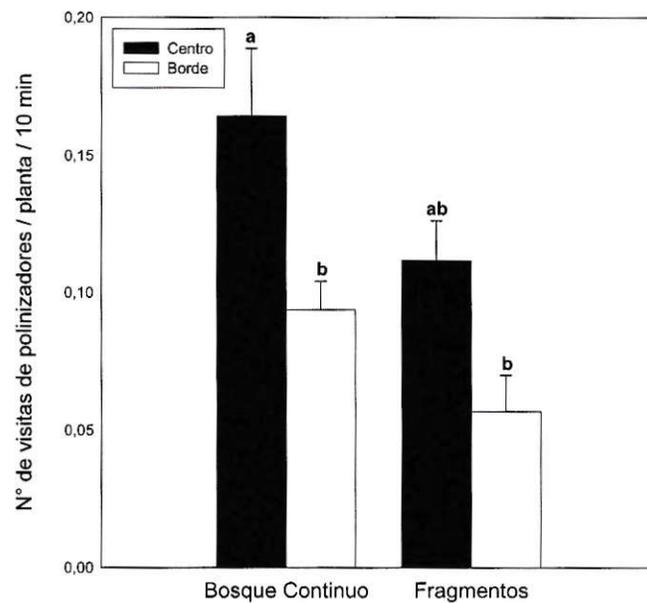


Figura 4. Frecuencia de visitas de polinizadores a *Bomarea salsilla* en borde y centro de bosque continuo y fragmentado. Las letras corresponden a diferencias significativas (Test de Tukey $p < 0,05$).

Tabla 3. ANCOVA factorial de 2-vías para evaluar el efecto de la fragmentación (bosque continuo y fragmentado) o el efecto de borde (centro y borde) sobre la frecuencia de visitas de polinizadores a *Bomarea salsilla*, considerando como covariable el número de flores por planta.

<i>Fuente de variación</i>	<i>gl</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
N° flores por planta	1	0,04	2,85	0,09
Fragmentación (F)	1	0,07	4,94	0,03
Borde (B)	1	0,13	9,50	<0,01
F X B	1	<0,01	0,01	0,92
Error	194	0,01		

El principal polinizador de *Bomarea salsilla* fue el abejorro nativo *Bombus dahlbomii* (Apidae), responsable del 44% de las visitas en el centro del bosque continuo y de más del 90% de las visitas en los fragmentos y bordes (Fig. 5). La mosca, *Acrophthalmyda paulseni* (Bombyliidae) fue el otro visitante frecuente en el centro del bosque continuo, con un 47% de visitas. Otros visitantes de *B. salsilla* en el bosque continuo fueron el picaflor *Sephanoides sephaniodes* (Trochilidae), la mariposa *Mathania leucothea* (Pieridae), el abejorro *Bombus terrestris*, y la abeja *Manuelia gayatina* (Apidae) con una contribución menor al 4% de las visitas totales. En los fragmentos de bosque también se registró la presencia de *S. sephaniodes*, *B. terrestris* y *M. leucothea* con una frecuencia de visitas a *B. salsilla* inferior al 10%.

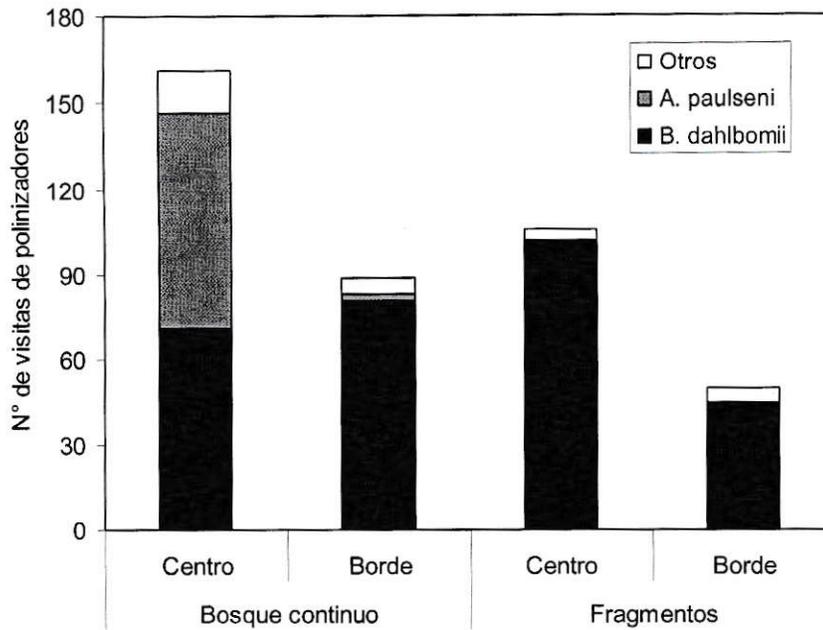


Figura 5. Frecuencia de visitas de *B. dahlbomii* y *A. paulseni* y otros potenciales polinizadores de *Bomarea salsilla* en borde y centro de bosque continuo y fragmentado.

Éxito reproductivo

El número de frutos producidos por planta fue significativamente mayor en el bosque continuo que en fragmentos (Fig. 6a; Tabla 4a). En particular, la producción de frutos en el centro del bosque continuo fue 44% mayor que en el borde del bosque continuo, y superó en más de un 57% a la producción en fragmentos. El número de semillas por fruto y el número de semillas por planta fue significativamente mayor en el bosque continuo que en fragmentos y en los centros mayor que en los bordes, específicamente fue mayor en el centro del bosque continuo que en bordes y fragmentos (Fig. 6b, c;

Tabla 4b, c). La producción de semillas por planta en el centro del bosque continuo superó en un 65% al número de semillas producidas en el borde del bosque continuo, y en un 75 y 80% a las producidas en el fragmento centro y borde respectivamente. El mayor número de flores registrado en las plantas que habitaban el centro del bosque continuo tuvo un efecto significativo sobre el éxito reproductivo de *B. salsilla* (Tabla 4).

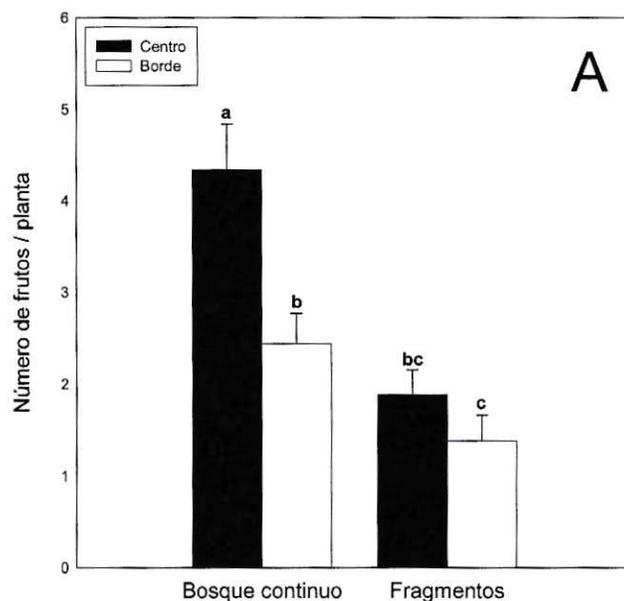


Figura 6. Éxito reproductivo de *Bomarea salsilla* evaluado como: (A) producción de frutos por planta, (B) producción de semillas por fruto y (C) producción de semillas por planta en borde y centro de bosque continuo y fragmentado. Las letras corresponden a diferencias significativas (Test de Tukey $p < 0.05$).

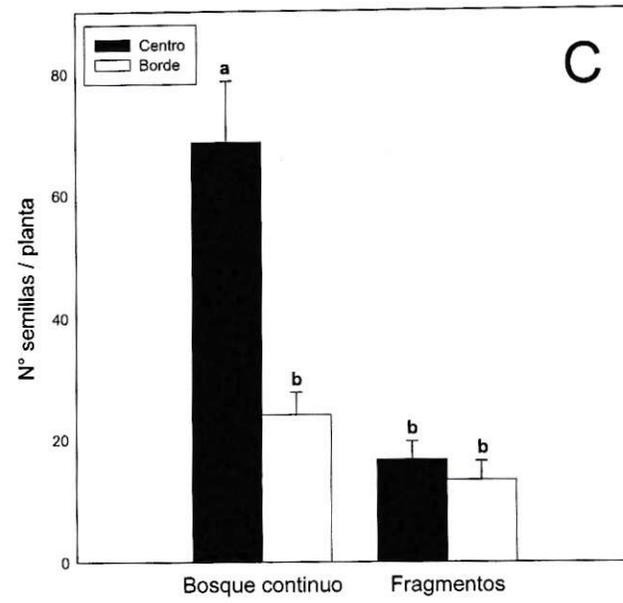
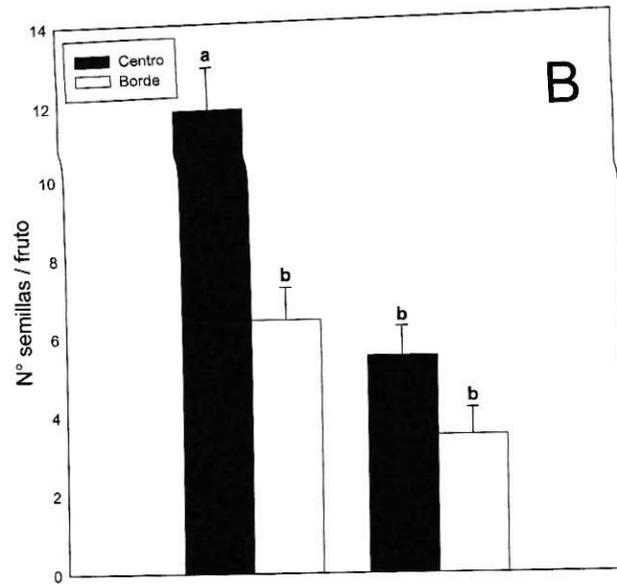


Figura 6. Continuación

Tabla 4. ANCOVA factorial de 2-vías para determinar si hay efecto de fragmentación (bosque continuo y fragmentado) o efecto de borde (centro y borde) sobre (a) la producción de frutos por planta (b) la producción semillas por frutos y (c) la producción de semillas por planta de *Bomarea salsilla* considerando como covariable el número de flores por planta.

<i>Éxito reproductivo</i>	<i>gl</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
(a) Frutos por planta				
N° de flores por planta	1	494,48	122,97	<0,01
Fragmentación (F)	1	59,10	14,70	<0,01
Borde (B)	1	13,75	3,42	0,07
F X B	1	0,41	0,10	0,75
Error	195	4,02		
(b) Semillas por fruto				
N° de flores por planta	1	1673,18	59,04	<0,01
Fragmentación (F)	1	573,92	20,25	<0,01
Borde (B)	1	297,63	10,50	<0,01
F X B	1	16,64	0,59	0,44
Error	195	28,34		
(c) Semillas por planta				
N° de flores por planta	1	183203,4	242,29	<0,01
Fragmentación (F)	1	17022,5	22,51	<0,01
Borde (B)	1	6014,2	7,95	<0,01
F X B	1	3867,0	5,11	0,02
Error	195	756,1		

Comparación entre *Bomarea salsilla* y *Lapageria rosea*

Tanto *Bomarea salsilla* como *Lapageria rosea* experimentaron una depresión en la frecuencia de visitas de polinizadores y en el éxito reproductivo en fragmentos de bosque. La disminución en la frecuencia de visitas fue mayor en *L. rosea* con un 70%

menos de visitas en fragmentos, mientras que en *B. salsilla* la disminución en la tasa de visitas fue de un 40% (Fig. 7). Las flores de *L. rosea* en fragmentos fueron menos visitadas por *B. dahlbomii* y *S. sephaniodes*, sus únicos polinizadores (Valdivia et al., 2006). En *B. salsilla*, en cambio, se mantuvo la frecuencia de su principal polinizador *B. dahlbomii* y fue la ausencia de sus otros visitantes florales la causa de disminución en las visitas a fragmentos (Fig. 5).

El éxito reproductivo difirió entre las especies, mientras que en *L. rosea* el porcentaje de fructificación no presentó diferencias entre el fragmento y el bosque continuo, las plantas de *B. salsilla* en fragmentos produjeron un 35% menos de frutos que en el bosque continuo. La producción de semillas por frutos en fragmentos presentó una disminución mayor en *B. salsilla* que en *L. rosea*, la reducción fue de 51% y 14% respectivamente (Fig. 7).

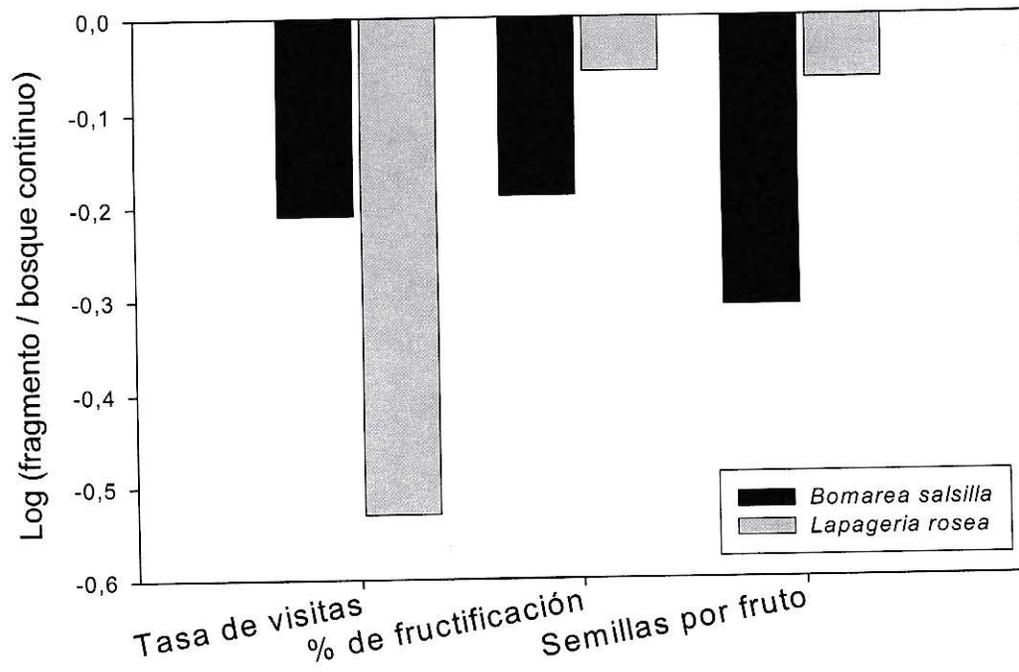


Figura 7. Comparación del efecto de fragmentación del bosque sobre las visitas de polinizadores y el éxito reproductivo entre *Bomarea salsilla* y *Lapageria rosea*.

DISCUSION

La fragmentación del hábitat afecta los servicios de polinización al reducir la riqueza y abundancia de los visitantes florales, comprometiendo así el éxito reproductivo de las plantas. En 89 especies de plantas de diferentes formas de vida, con distintos sistemas de compatibilidad (autocompatibles, autoincompatible), con diferente grado de especialización a sus polinizadores (generalistas, especialistas) y habitando en distintos tipos de ambientes, la fragmentación tuvo un efecto negativo sobre su polinización y éxito reproductivo (Aguilar et al., 2006). En el bosque templado de Chile, *B. salsilla* y *L. rosea* no son excepción. De hecho, la fragmentación del bosque afectó negativamente la frecuencia de visitas de sus polinizadores y la producción de semillas en las dos especies. Sin embargo, las respuestas mostradas por ambas a la fragmentación fueron diferentes. Mientras en *L. rosea* la cantidad de visitas recibidas fue afectada en mayor magnitud, en *B. salsilla* la producción de semillas fue la variable que experimentó la mayor depresión.

La polinización y el éxito reproductivo de *B. salsilla* en los bordes, también fue afectada negativamente, presentando respuestas similares a las encontradas en fragmentos. La influencia de los hábitats de borde sobre la intensidad de las interacciones biológicas ha sido un aspecto poco estudiado y, en particular, estudios orientados a evaluar el efecto sobre la polinización han sido más escasos aún. De hecho, en las 89 especies en las cuales se ha estudiado el efecto de la fragmentación sobre la polinización, en ninguna se ha evaluado la polinización y el éxito reproductivo de individuos ubicados en bordes (cf. Aguilar et al., 2006). En este sentido, los resultados de este trabajo

reafirman la importancia de considerar los hábitats de borde al momento de evaluar el efecto global de la fragmentación sobre los procesos ecológicos.

La disminución en la tasa de visitas a *B. salsilla* en bordes y fragmentos fue generada por un cambio en la composición de polinizadores, y acoplado a la reducción en abundancia de estos, se produjo una disminución en la producción de frutos y semillas. Esta disminución en la tasa de visitas no es atribuible a cambios en la densidad floral la cual permanece invariante a través del paisaje. Adicionalmente, las plantas de bordes y fragmentos presentaron un menor despliegue floral lo que contribuyó a incrementar el efecto negativo de la disminución de polinizadores sobre el éxito reproductivo de la especie. Por otra parte, la depresión por endogamia afecta negativamente el éxito reproductivo de *L. rosea* en los fragmentos (Henríquez, 2002). Por ello, es factible suponer una situación similar en *B. salsilla* atendiendo a las similitudes en los rasgos de historia de vida de ambas especies.

Si consideramos la limitación de los servicios de polinización como la principal causa de disminución en el éxito reproductivo, entonces *B. salsilla* fue mayormente afectada por la disminución de los polinizadores que *L. rosea*. Esto puede explicarse debido a que los efectos diferenciales de la fragmentación sobre la reproducción sexual de las plantas están determinados por el grado de dependencia de éstas hacia sus polinizadores (Aguilar et al., 2006). En efecto, las respuestas observadas en *B. salsilla* y *L. rosea* podrían ser atribuidas principalmente a los distintos sistemas reproductivos que presentarían estas especies. Mientras *L. rosea* es una especie autocompatible (Humaña y Riveros, 1994) y, por tanto, menos susceptible de ser negativamente

afectada por la fragmentación; *B. salsilla* es probablemente autoincompatible como la mayoría de las especies dicógamas lo que la dejaría más susceptibles de ser afectada negativamente (Richards, 1997).

Los resultados de polinización y éxito reproductivo en *B. salsilla* y *L. rosea* en el bosque maulino fragmentado concuerdan con lo documentado previamente en la literatura y revelan una notable similitud entre los fragmentos y los ambientes de bordes. Por lo tanto, el entendimiento de los patrones que determinan las fluctuaciones espaciales y temporales en los servicios de polinización y el éxito reproductivo de las plantas podría contribuir a realizar acciones de manejo que permitan estabilizar el flujo de especies entre el bosque nativo y fragmentos, y de esta forma, se podría reducir el riesgo de extinción a la cual se exponen muchas plantas que habitan en el bosque maulino fragmentado.

REFERENCIAS

- AGUILAR RE, ASHWORTH L, GALETTO LE & AIZEN MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* 9: 968-980.
- AIZEN MA, VÁSQUEZ DP & SMITH-RAMÍREZ C (2002). Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:79-97.
- AIZEN MA & EZCURRA C (1998). High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecología Austral* 8: 217-236.
- AIZEN MA & FEINSINGER P (1994). Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 72: 330-351.
- ARMESTO JJ & ROZZI R (1989). Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *Journal of Biogeography* 16: 219-226.
- BUSTAMANTE RO & CASTOR CP (1998). The decline of an endangered temperate ecosystem: the ruii (*Nothofagus alessandrii*) forest in central Chile. *Biodiversity and Conservation* 7:1607-1626.
- BUSTAMANTE RO, SIMONETTI JA, GREZ AA & SAN MARTIN J (2005). Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras, en Smith-Ramírez C, JJ Armesto & C Valdovinos (editores). *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago: 555-564.
- CUNNINGHAM SA (2000). Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. *Conservation Biology* 14: 758-768.
- ECHEVERRÍA C, COOMES D, SALAS J, REY-BENAYAS JM, LARA A & NEWTON A (2006). Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forest. *Biological Conservation* 130: 481-494.
- DONALSON J, NÄNNI I, ZACHARIADES C & KEMPER J (2002). Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* 16: 1267-1276.
- GALEN C & NEWPORT MEA (1988). Pollination quality, seed set, and flower traits in *Polemonium viscosum*: complementary effects of variation in flower scent and size. *American Journal of Botany* 75: 900-905.

- HENDRIX SD (1988). Herbivory and its impact on plant reproduction, en Lovett Doust J & Lovett Doust L (editores). Plant reproductive ecology. Patterns and strategies. Oxford University Press, pp. 246-263.
- HENRÍQUEZ CA (2002). El dilema de *Lapageria rosea* en bosques fragmentados: cantidad o calidad de la progenie? Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- HUMAÑA AM & RIVEROS M (1994). Biología de la reproducción en la especie trepadora *Lapageria rosea* R.et P. (Philesiaceae). Gayana Botánica 51: 49-55.
- JULES E (1998). Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: Trillium in old-growth forest. Ecology 79: 1645-1656.
- MYERS N, MITTERMEIER RA, MITTERMEIER CG, Da FONSECA GAB & KENT J (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403: 853-858.
- MURCIA C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends in Ecology and Evolution 10: 58-62.
- MUÑOZ M & MOREIRA A (2002) *Alstroemerias* de Chile. Diversidad, distribución y conservación. Taller La Era, Santiago.
- PELLMYR O (2002). Pollination by animals, en Herrera CM & Pellmyr O (editores). Plant-animal interactions, an evolutionary approach. Blackwell Publishing, pp. 157-184.
- RICHARDS AJ (1997). Plant Breeding Systems. Chapman & Hall.
- SAN MARTÍN J. & DONOSO C., 1996. Estructura florística e impacto antrópico en el bosque Maulino de Chile, en Armesto, J.J., Villagrán, C. & Arroyo, M.K. (editores). Ecología de los bosques nativos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, pp. 153-168.
- SIMONETTI JA, GREZ AA & BUSTAMANTE RO (2006). Interacciones y procesos en el bosque maulino fragmentado, en Grez AA, JA Simonetti & RO Bustamante (editores). Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas. Editorial Universitaria, Santiago: 99-114.
- SEVERNS P (2003). Inbreeding and small population size reduce seed set in a threatened and fragmented plant species, *Lupinus sulphureus* ssp *kincaidii* (Fabaceae). Biological Conservation 110: 221-229.
- STRAUSS SY & ZANGERL AR (2002). Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems, en Herrera CM & Pellmyr O (editores). Plant-animal interactions, an evolutionary approach. Blackwell Publishing, pp. 77-106.
- VALDIVIA CE, SIMONETTI JA & HENRIQUEZ CA (2006). Depressed pollination of *Lapageria rosea* Ruiz et Pav. (Philesiaceae) in the fragmented temperate

rainforest of southern South America. *Biodiversity and Conservation* 15: 1845-1856.

VALDIVIA CE, BAHAMONDEZ A & SIMONETTI JA, en revisión. Herbivory release does not offset pollinator-mediated decreased reproductive success of *Bomarea salsilla* in the fragmented temperate rainforest from South America.

WASER NM & PRICE MV (1983). Optimal and actual outcrossing in plants and the nature of plant-pollinator interaction, en Jones CE & JE Little (editores). *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold. New York, New York: 341-359.

WASER NM & PRICE MV (1991). Outcrossing distance effects in *Delphinium nelsonii* pollen loads, pollen tubes, and seed set. *Ecology* 72: 171-179.