

UCH-FC
MAG-EBE
M 971
C.1

**GRADO DE ESPECIALIZACION DEL SISTEMA DE POLINIZACIÓN Y
BUSQUEDA DE SINDROMES DE POLINIZACION EN ESPECIES ANUALES
Y PERENNES DEL GENERO *CHAETANTHERA* (ASTERACEAE)**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

En cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas con mención en

Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

María Soledad Muñoz Saldaña

Octubre 2006

Directora de Tesis Dra. Mary T. Kalin Hurley

Co-Tutor Dr. Ramiro Bustamente

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

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

María Soledad Muñoz Saldaña

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 24, de Julio de 2007.

Director de Tesis:

Dra. Mary Kalin Hurley

Dr. Ramiro Bustamante

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Juan Armesto

Dr. Rodrigo Medel

Mary K. Hurley
.....
Ramiro Bustamante
.....

Juan Armesto
.....
Rodrigo Medel
.....



Nací en Febrero 28 de 1977 en Santiago de Chile.

Actualmente realizo muchas actividades que abarcan aspectos tan variados como variados son mis intereses en la vida...

Lo más importante para mí en cuanto al fruto de todos estos años de estudio tiene relación con la capacidad de enseñar, de traspasar todo el conocimiento que he tenido el privilegio de obtener y aportar para hacer de mi país un lugar más justo y armónico para vivir.

No tengo grandes pretensiones.

Quisiera que las personas que me importan realmente, aquellas con quienes pretendo construir un proyecto de vida en común, estuvieran siempre a mi lado; así su sabiduría y experiencia... acercándonos cada vez más al cumplimiento de nuestros sueños. He recorrido campos y ciudades, playas y cordilleras, y siempre he buscado y admirado la marginalidad.

Nací para admirar la vida, en sus múltiples manifestaciones.

Estudie toda mi vida en instituciones municipales, lo que soy es producto del esfuerzo y la perseverancia de mi madre.

Mi vida universitaria comenzó en Valparaíso, donde me titulé de Bióloga y obtuve el grado de Licenciada en Biología en la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso el año 2003.

Llegue a la Universidad de Chile, al laboratorio de la Dra. Mary Kalin en el año 2001, y creo que lo más relevante al respecto es que me ha ayudado a fortalecer mi carácter y mi conocimiento científico por lo que se agradece la oportunidad.

AGRADECIMIENTOS

Primeramente, agradezco el apoyo de mis tutores Dra. Mary Kalin Hurley y Dr. Ramiro Bustamante quienes proporcionaron el apoyo logístico, económico y humano para terrenos, obtención de datos y reflexiones varias, directa e indirectamente relacionadas al tema de estudio.

Quiero dedicar un especial agradecimiento a mi amiga-colega Ana María Humaña quien de muchas maneras ha sido la tercera guía en el desarrollo de esta tesis. También destaco el profesionalismo de Loreto Hernández, persona clave en los momentos de decisiones importantes. En todos los casos, compañías recomendables.

Gracias a todos aquellos que escucharon, toleraron y compartieron visiones conmigo dándome ese “empujón”, que muchas veces fue el decisivo para no perder el ánimo. Y gracias además, porque aunque alguna vez me sentí confundida, hoy veo la totalidad del proceso que acabó haciendo de mi vida la fuente de claridad y esperanzas que ahora me mueven.

Una persona increíblemente imprescindible en la Facultad de Ciencias de esta Universidad es el incomparable Sr. Juan Valencia. Y quiero hacer explícito mi agradecimiento y admiración por él, mi amigo y cómplice en muchas visiones y sin duda, necesario para todos quienes seguiremos vinculados al laboratorio.

No puede estar ausente entre mis enredadas palabras alusión a mi singular familia. Mi familia que comienza con mi cotidiano en la casa J, templo de integración. Entre la amistad, conversaciones varias, y uno que otro momento de distensión que acompañaron mi pasar por este lugar, se estrechó mi relación con los amigos, con los futuros compañeros de vida. Y gracias a mi familia de sangre, sobretodo a la valentía de mi madre y a mis lindos “pichos” que son el bálsamo entre tanto estrés, cansancio y temporales pesares.

Por último, un sincero y (algo) humilde mensaje a quien pudiera llegar a interesarse en leer esta tesis:

*“El conocimiento a kien lo busca, a kien lo sigue, pero más a kien lo
komparte... De k sirve kien mucho sabe si no lo sabe kompartir?
A optimizar las vías de traspasso y el uso del conocimiento!!
A krear un red de integración más grande de lo k cada uno \$omo\$”*

Tesis Financiada por el Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB)

INDICE DE MATERIAS

	<i>Página</i>
LISTA DE TABLAS	v
LISTA DE FIGURAS	vii
RESUMEN	ix
ABSTRACT	xi
INTRODUCCION	1
HIPOTESIS Y OBJETIVOS	6
METODOLOGÍA	8
RESULTADOS	23
DISCUSION Y CONCLUSIONES	48
BIBLIOGRAFIA	56
ANEXO	62

LISTA DE TABLAS

Tabla 1	Características geográficas y clasificación biogeográfica de Emberger para las localidades de siete poblaciones de <i>Chaetanthera</i> incluidas en este estudioPágina 11
Tabla 2	Estimadores de diversidad y uniformidad de los ensambles de polinizadores en siete especies de <i>Chaetanthera</i>Página 17
Tabla 3	Características morfológicas evaluadas en el estudio de las siete especies de <i>Chaetanthera</i>Página 20
Tabla 4	Visitantes florales presentes en siete especies de <i>Chaetanthera</i> . Individuos colectados en las temporadas primavera- verano de 2005 y 2006.....Página 27
Tabla 5	Número de censos, frecuencia media de visitas, riqueza de especies (S_{OBS} y S_{RAR8}), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') e índice de uniformidad (J) del ensamble de polinizadores de cuatro especies perennes y tres especies anuales de <i>Chaetanthera</i>Página 32
Tabla 6	Coefficientes de Spearman de caracteres morfológicos con dos ejes de ordenación obtenidos por Escalamiento Multidimensional no Métrico.....Página 43

Tabla 7	Coefficientes de correlación (r) de Spearman de las frecuencias de visitas de los distintos grupos funcionales de polinizadores con los dos ejes de la ordenación obtenidos por Escalamiento Multidimensional no MétricoPágina 46
Tabla 8	Modelos de regresión múltiple indagando en caracteres morfológicos de <i>Chaetanthera</i> como predictores de las visitas de grupos funcionales de polinizadores.....Página 48
Tabla 9	Matriz de coeficientes de correlación de Spearman entre los caracteres florales.....Página 48

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Arbol consenso de *Chaetanthera* usando bootstrap con máxima parsimonia de secuencias ITS. Tomado de Hershkovitz *et al.* (2006)Página 11
- Figura 2 Distribución geográfica de las siete poblaciones de *Chaetanthera* incluidas en este estudio (triángulos negros).....Página 12
- Figura 3 Esquema de un ejemplar de *Chaetanthera chilensis* var. *chilensis* detallando la estructura de los floretes tubulares y ligulados de una cabezuela floral (tomado de Cabrera 1937).....Página 18
- Figura 4 Formación de aquenios en floretes tubulares de 7 especies de *Chaetanthera* con (columnas negras) y sin (columnas blancas) exclusión de polinizadores.....Página 24
- Figura 5 Frecuencia relativa de visitas de grupos funcionales de polinizadores por período de observación de 30 min en parcelas de muestreo (1m²) para siete especies de *Chaetanthera*.....Página 27
- Figura 6 Frecuencia relativa de visitas de grupos funcionales de polinizadores por período de observación de 30 min en una cabezuela floral en siete especies de *Chaetanthera*.....Página 28

Figura 7	Indice de uniformidad de Pielou versus riqueza observada de especies de polinizadores en anuales (círculos negros) y perennes (círculos blancos) de <i>Chaetanthera</i>Página 33
Figura 8	Indice de Shannon-Wiener en especies anuales (columnas negras) y perennes (columnas blancas) de <i>Chaetanthera</i>Página 33
Figura 9	Indice de uniformidad versus riqueza observada de grupos funcionales de polinizadores en anuales (círculos blancos) y perennes (círculos negros) de <i>Chaetanthera</i>Página 34
Figura 10	Morfología general de cabezuelas florales en especies siete especies de <i>Chaetanthera</i> (3 especies anuales y 4 especies perennes). Las barras de error indican 2 errores estándar.....Página 36
Figura 11	Comparación de la morfología de floretes ligulados en especies anuales y perennes de <i>Chaetanthera</i>Página 38
Figura 12	Comparación de la morfología de floretes tubulares en especies anuales y perennes de <i>Chaetanthera</i>Página 39
Figura 13	Escalamiento Multidimensional no Métrico de especies anuales (triángulo negro) y perennes (triángulo blanco) de <i>Chaetanthera</i> basada en caracteres floralesPágina 41
Figura 14	Escalamiento Multidimensional no Métrico de especies anuales (triángulo negro) y perennes (triángulo blanco) de <i>Chaetanthera</i> basada en la frecuencia de visita de grupos funcionales de polinizadores por cabezuela floral en un período de 30 minutos.....Página 44

RESUMEN

En esta tesis se abordaron las siguientes preguntas: ¿Son las especies de plantas anuales y perennes de un mismo género igualmente especializadas en sus sistemas de polinización? ¿Plantas más especializadas tienen diferente morfología floral respecto a las generalizadas? Se ha propuesto que plantas con ciclos de vida cortos que habitan condiciones ambientales inestables tenderían a mostrar síndromes de polinización más generalizados respecto a plantas de ciclos de vida largos. Considerando este marco teórico comparamos los grados de especialización para la polinización entre 3 especies anuales y 4 perennes del género *Chaetanthera* y evaluamos la presencia de síndromes de polinización. Se determinó el grado de dependencia por polinizadores de cada una de las especies. Posteriormente, se efectuaron análisis univariados y multivariados de rasgos morfológicos, permitiéndonos sintetizar la información obtenida. Se estimó la diversidad y uniformidad del ensamble de polinizadores para todas las especies del estudio (índice de Shannon-Wiener y Pielou, respectivamente) y se usaron curvas de rarefacción para evaluar la riqueza esperada de polinizadores.

Los análisis de rarefacción demostraron que los censos de polinizadores realizados son efectivos para determinar la riqueza de especies de polinizadores en cada especie de *Chaetanthera*. Se encontró que todas las especies de *Chaetanthera* estudiadas dependen de polinizadores para la producción de semillas. Se reconocieron 4 órdenes de polinizadores pertenecientes a seis grupos funcionales de acuerdo al largo de sus

probóscides: Díptero de trompa larga y corta, Hymenoptera de trompa larga y corta, Lepidoptera y Coleoptera. Ningún grupo funcional tuvo visitas preferenciales por algún tipo de forma de vida, aunque Coleoptera tuvo frecuencias de visitas especialmente alta en *C. ciliata* norte. Aunque las perennes tienen cabezuelas significativamente mayores que las anuales, los sistemas de polinización de ambos grupos de plantas no difirieron. Analizando las frecuencias de visitas de las siete especies de *Chaetanthera* encontramos grupos de rasgos florales que pueden ser usados para predecir la llegada de polinizadores, aunque sin relación con la forma de vida de las plantas. Sólo en *C. ciliata* sur la ausencia de un grupo funcional dominante redundaba en la ausencia de síndromes de polinización nítidos. Tampoco se encontraron frecuencias de visitas dominantes cuando pudimos definir síndromes de polinización nítidos de Hymenoptera de trompa corta (*Htc*) y Díptera de trompa larga (*Dtl*) en *C. elegans* (perenne) y *C. ciliata* norte (anual). En estas dos especies de plantas, *Htc* elige cabezuelas pequeñas con floretes tubulares con tubos largos y floretes ligulados con lígulas anchas y cortas, y *Dtl* seleccionaría cabezuelas grandes con floretes tubulares con tubos largos y floretes ligulados con lígulas angostas. En *C. serrata* (perenne), *C. brachylepis* (perenne) y *C. ciliata* sur (anual), el síndrome Lepidoptera hallado es difuso y puede explicarse por relaciones débiles entre los rasgos florales. Lepidoptera seleccionaría en estas especies cabezuelas florales grandes con muchos floretes tubulares y floretes ligulados con lígulas angostas.

Se propone que la falta de diferencias en el grado de generalización de los sistemas de polinización entre anuales y perennes de *Chaetanthera* podría ser explicado por la sincronización de los ciclos biológicos de insectos y plantas anuales. Las cabezuelas florales más grandes en perennes en comparación a anuales, podrían reflejar

relaciones alométricas. Los sistemas de polinización en anuales y perennes de *Chaetanthera* indican que la generalización es una estrategia eficiente conservada desde un estado ancestral.

ABSTRACT

In this thesis we asked the following questions: What are the pollination systems of annual and perennial plant species? Do perennial plants species have different floral morphologies respect to annuals? If the perennials species have more specialized pollination have they developed better defined pollination syndromes? It has been proposed that plants with short-life cycles that grow in habitats with unstable environmental conditions should have more generalized pollination syndromes with respect to plants with longer-life cycles. Considering this theoretical framework, we compared the level of pollinator specialization between 3 annual and 4 perennial species in the genus *Chaetanthera*, in order to determine the presence of pollination syndromes. Univariate and multivariate analysis of morphological traits were undertaken in order to synthesize the information obtained. Pollinator diversity was evaluated for all species studied. Rarefaction curves were used to evaluate the expected richness of pollinators.

The rarefaction analysis demonstrated that pollinators censuses were effective in determining the richness of pollinators in each species. The seven species studied were highly dependent on external pollination for seed set. Four orders of pollinators were recognized pertaining to six functional groups according to proboscis length: short and long-tongued Dipterans, short and long-tongued Hymenopterans, Lepidopterans and

Coleopterans. Though the perennials have significantly larger capitula than annuals, their pollination systems are not different. Analyzing the frequency of visits in seven *Chaetanthera*'s species we found groups of floral traits that can be used to predict the arrival of pollinators, although without relation to life form. Only in *C. ciliata* south the absence of a functional dominant group redounds to the absence of clear syndromes of pollination. Neither they did not find frequencies of dominant visits when we could define clear syndromes of pollination in short-tongued Hymenoptera (*Htc*) and long-tongued Diptera (*Dtl*) in both *C. elegans* (perennial) y *C. ciliata* north (annual). In these two species of plants, *Htc* chooses small capitula with tubular florets and long tubes and ligulate florets with broad and short ligules. *Dtl* selects large capitula with tubular florets, having long tubes and ligulate florets with narrow ligules. In *C. serrata* (perennial), *C. brachylepis* (perennial) and *C. ciliata* south (annual), the found syndrome Lepidoptera is diffuse and it can be explained by weak relationships between floral traits. Lepidoptera would select in this species large capitula with many tubular florets and ligulate florets with narrow ligules.

The lack of difference in the level of generalization of the pollination systems between annual and perennial species of *Chaetanthera* could be explained by the synchronization of the biological cycles of insects and annual plants. The larger capitula in the perennials compared to annuals, might reflect allometric relationships. The pollination systems in annual and perennial species of *Chaetanthera* may indicate that the generalization is an efficient strategy which has been conserved from a stable ancestor.

INTRODUCCION

El estudio de los sistemas de polinización en angiospermas ha generado mucha atención en los biólogos de la polinización. Esto ocurre principalmente por divergencias de opinión respecto a si los sistemas de polinización evolucionaron en dirección de la especialización o de la generalización (Baker 1963, Grant & Grant 1965, Stebbins 1970, Faegri & van der Pijl 1979, Schemske & Horvitz 1984, Herrera 1988, Waser *et al.* 1996, Proctor *et al.* 1996, Johnson & Steiner 2000, Gómez 2002, Pellmyr 2003, Herrera 2005, Waser & Ollerton 2006).

Desde el punto de vista de la planta, cuando hablamos de especialización, llegamos al concepto propuesto por Stebbins en 1970, el "principio del polinizador más eficiente". Stebbins (1970) argumenta que la adecuación biológica se maximizará cuando el sistema de polinización sea más especializado. Consecuentemente, la selección natural favorecería aquellos rasgos florales que atraen al vector más eficiente y constante (Fenster *et al.* 2004). Así, la especialización promovería la evolución de rasgos florales (adaptaciones) particulares llamados "síndromes de polinización" (Feinsinger 1983, Schemske & Horvitz 1984, Nilson 1988, Bond 1994, Waser *et al.* 1996, Johnson & Steiner 2000, Temeles *et al.* 2000; Hargreaves *et al.* 2004). En una revisión reciente, Fenster *et al.* (2004) definen síndrome de polinización como "un conjunto de rasgos florales, incluyendo recompensas, asociados con la atracción y utilización de un grupo específico de animales como polinizadores". Cabe destacar que aunque el término "síndrome" lleva implícito que las interacciones planta-polinizador

son relativamente especializadas, la mayoría de estas relaciones se han descrito como generalistas. Es decir, síndromes “nítidos” sólo se presentan en una minoría de las especies de plantas (Jordano 1987, Waser *et al.* 1996, Memmott 1999). Por lo tanto, con sistemas de polinización de tipo generalista no se espera el reconocimiento de *síndromes de polinización nítidos*.

Bajo ciertas condiciones ambientales ser generalista puede ser adaptativo (Waser *et al.* 1996, Proctor *et al.* 1996, Johnson & Steiner 2000, Gómez 2002, Herrera 2005). Por ejemplo, generalización es esperable cuando existe una consistente variación espacial y temporal en la disponibilidad de los polinizadores, como es el caso de las zonas alpinas o en desiertos (Arroyo *et al.* 1985; Waser *et al.* 1996). Siguiendo la misma línea, Johnson & Steiner (2000) plantean que los sistemas de polinización de especies anuales serían más generalistas que los de perennes, ya que el inicio de floración en las especies anuales (que depende del inicio de la germinación) está fuertemente influenciado por la estacionalidad y la cantidad de lluvias en el año en curso, aspecto que varía entre un año y otro. Dado lo anterior, hábitats con condiciones mediterráneas otorgan un escenario ideal para poner a prueba las predicciones hechas por Waser *et al.* (1996). Es decir, se esperaría que una planta anual (expuesta a mayor variación espacial y temporal en la disponibilidad de los polinizadores en comparación a una perenne) presente una estrategia de generalización de su sistema de polinización.

En este estudio se examina el grado de especialización de los sistemas de polinización y la presencia de síndromes de polinización en *Chaetanthera* (Asteraceae, Mutiseae), comparando especies anuales y perennes que se encuentran en la zona Mediterránea de Chile Central y que pertenecen a un mismo clado filogenético. Cabe

destacar que en la actualidad existen pocos estudios en el que se examine el grado de generalización de los sistemas de polinización en plantas de la zona Mediterránea de Chile.

Existen distintas perspectivas para interpretar la evolución de los sistemas de polinización en Asteraceae. Algunos especialistas sostienen que la evolución de sus cabezuelas florales responde a especialización para Lepidopteras (Mani & Sravanan 1999). Otros autores consideran que las asteraceas son generalistas en sus polinizadores (Proctor *et al.* 1996). Así, el cumplimiento de los objetivos de esta tesis, además de examinar un tema fundamental de la biología de la polinización, aportará información valiosa sobre un género sudamericano de la familia más avanzada de las Angiospermas.

El estudio de la biología reproductiva de *Chaetanthera* permitiría abordar las siguientes interrogantes: ¿Cómo son los sistemas de polinización de especies anuales y perennes? ¿Existen diferencias de la morfología floral de plantas anuales y perennes? ¿Existen síndromes de polinización nítidos en las especies perennes?

Hipótesis

H1.- Los sistemas de polinización de especies anuales de *Chaetanthera* serían más generalistas que los de las especies perennes.

Se espera encontrar que las especies anuales de *Chaetanthera* sean visitadas por una mayor diversidad de polinizadores que las perennes.

H2.- Existirían síndromes de polinización más nítidos en especie perennes que en anuales de *Chaetanthera*.

Se espera que las perennes presenten conjuntos de rasgos florales altamente relacionados entre sí y además con un grupo específico de polinizadores a diferencia de las anuales en donde dichas relaciones serían más débiles.

Objetivo General

Estudiar los sistemas de polinización de especies anuales y perennes del género *Chaetanthera*, relacionándolos con la morfología floral.

Objetivos Específicos

- 1.- Determinar el grado de dependencia de polinizadores en las especies a estudiar.
- 2.- Evaluar la diversidad de polinizadores por especie y grupo funcional en cada especie de estudio.
- 3.- Cuantificar rasgos florales, tales como tamaño de las cabezuelas, número y tamaño de floretes ligulados y tubulares, en cada especie de *Chaetanthera*.
- 4.- Establecer correlaciones entre rasgos florales y grupos funcionales de polinizadores en especies de *Chaetanthera*.

METODOLOGIA

Modelo de estudio

Para poner a prueba las hipótesis de esta tesis se utilizaron especies del género *Chaetanthera*, endémico de Sudamérica (Cabrera 1937). *Chaetanthera* pertenece a la tribu Mutiseae, que es la más primitiva de la Familia Asteraceae (Mani & Saravanan 1999). El género *Chaetanthera*, está compuesto por 7 subgéneros con más de 40 especies, las que se caracterizan por una gran variedad de tamaños de cabezuelas (3 hasta 50 mm diámetro), cabezuelas de variados colores (blanco, verde-blanco, varias tonalidades de amarilla, naranja, rojo-ladrillo y rosado) y diferentes sistemas de reproducción desde auto-incompatibles hasta altamente autógamas (Muñoz 2003, Arroyo *et al.* 2006). Aproximadamente el 50% de las especies de este género son de hábito anual y el otro 50% corresponde a especies perennes.

Aunque *Chaetanthera* presenta especies en Bolivia, Perú y Argentina, la gran mayoría de sus especies (*ca.* del 85 %) se distribuyen a lo largo de Chile. Las especies perennes se encuentran preferentemente en la pre o alta cordillera o en claros de bosques templados del extremo sur de la zona mediterránea de Chile. Las anuales en tanto, se distribuyen preferentemente a bajas y medianas alturas en la zona mediterránea y mediterránea semi-árida de Chile central. En estudios de especies de este género se ha observado que sus flores son visitadas por una alta diversidad de polinizadores (Arroyo *et al.* 1982, Arroyo *et al.*, 2006 y observaciones personales).

En una reciente publicación de la filogenia de *Chaetanthera* (HersHKovitz *et al.*

2006), se detectó un grupo monofilético de especies conformado por plantas anuales y perennes (Figura 1). Esta tesis estará limitada a estudiar lo que ocurre en este clado, cuyas especies perennes son *C. serrata*, *C. brachylepis*, *C. elegans* (var. tipo) y *C. chilensis*; y las anuales *C. incana*, *C. ciliata* “distribución norte” y *C. ciliata* “distribución sur”. El motivo por el cual se seleccionó este grupo de especies es que en todas ellas se ha observado la presencia de polinizadores lo que podría indicar dependencia por un servicio de polinización. Además, el que todas pertenezcan a un mismo clado deja fuera posibles efectos filogenéticos que se pueden atribuir al potencial hallazgo de estrategias ecológicas muy diferentes.

La determinación taxonómica de las variedades norte y sur de *C. ciliata* está siendo actualmente re-evaluada (Dra. Alison Davis, University of California) ya que ambas presentan diferencias morfológicas así como por la gran distancia geográfica que las separa. Por lo tanto, en esta tesis fueron consideradas como taxas diferentes. Una situación que merece ser destacada es que *C. serrata* y *C. ciliata* “distribución sur” son simpátricas, coexistiendo frecuentemente ambas en las mismas localidades. Precisamente a esta situación corresponde la población de *C. serrata* considerada en esta tesis. En la Figura 1 se muestra parte de la filogenia de *Chaetanthera* destacándose el clado filogenético que corresponde a las especies estudiadas en esta tesis. Las poblaciones a estudiar se muestran en la Tabla 1.

Area de estudio

Se estudió una población por especie de *Chaetanthera* (Figura 2). El rango total de este estudio abarcó desde los 31°50' S (Los Vilos IV Región, *C. incana*) hasta los 37°48' S (P. N. Nahuelbuta IX Región, *C. elegans*). Las zonas bioclimáticas correspondientes a cada población se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1 Características geográficas y clasificación bioclimática de Emberger para siete poblaciones de *Chaetanthera* incluidas en este estudio.

	Coordenadas (Latitud -longitud)	Altitud (m.s.n.m.)	Región bioclimática (di Castri & Hajek, 1976)
Especies			
Perennes			
<i>C. serrata</i>	36°45' - 72°07'	160	Mediterránea húmeda
<i>C. brachylepis</i>	37°45' - 72°48'	670	Mediterránea húmeda / per - húmeda
<i>C. elegans elegans</i>	37°48' - 73°01'	1290	Mediterránea húmeda / per - húmeda
<i>C. chilensis</i>	35°02' - 70°33'	1280	Mediterránea sub - húmeda
Anuales			
<i>C. incana</i>	31°50' - 71°30'	110	Mediterránea árida
<i>C. ciliata</i> sur	36°41' - 72°15'	1000	Mediterránea húmeda
<i>C. ciliata</i> norte	33°28' - 70°56'	980	Mediterránea semi - árida

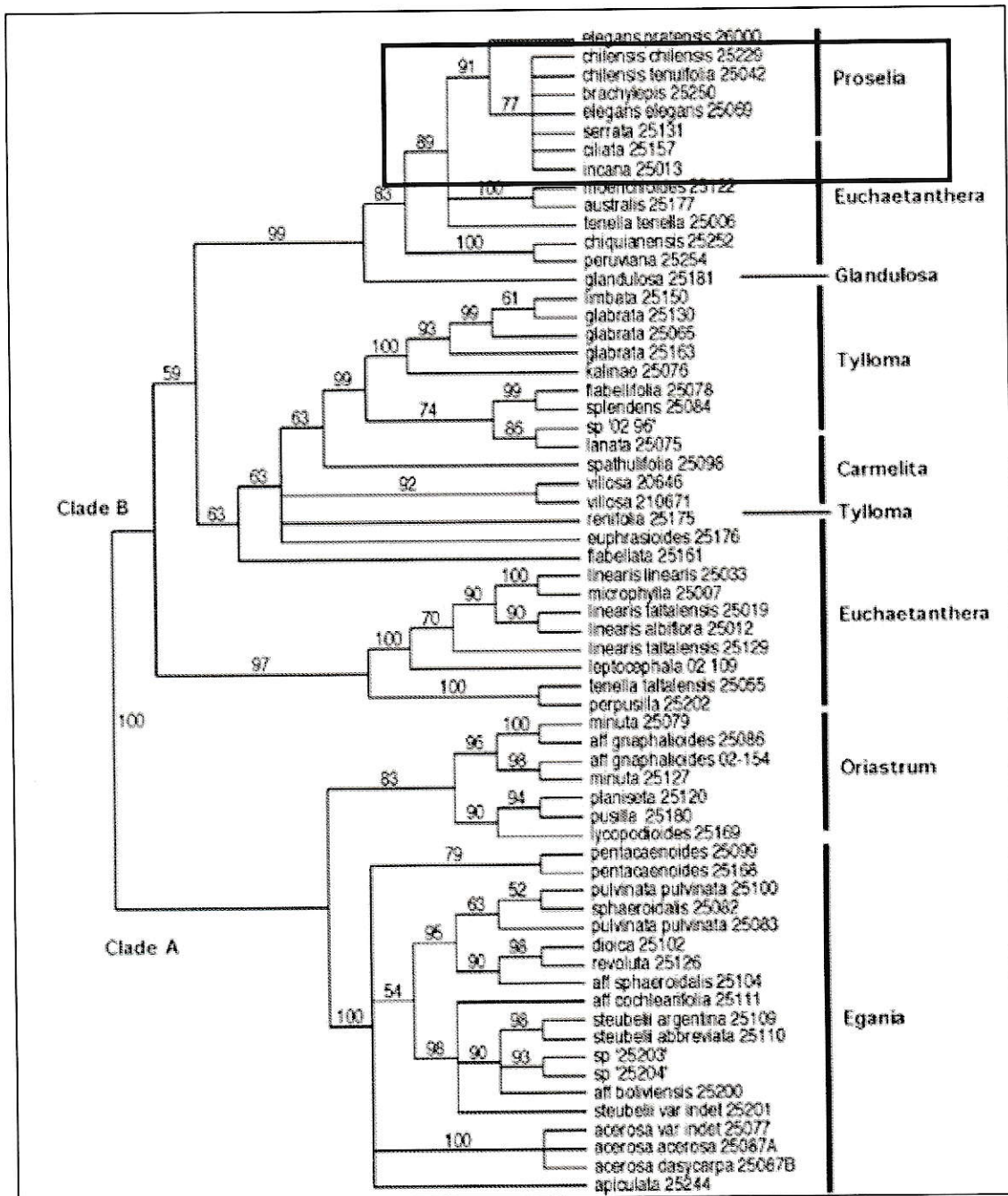


Figura 1 Arbol consenso de *Chaetanthera* usando bootstrap con máxima parsimonia de secuencias ITS. Los números de las ramas indican los valores de bootstrap. Códigos al lado de las especies y clasificación subgenérica explicados en Hershkovitz *et al.* (2006).

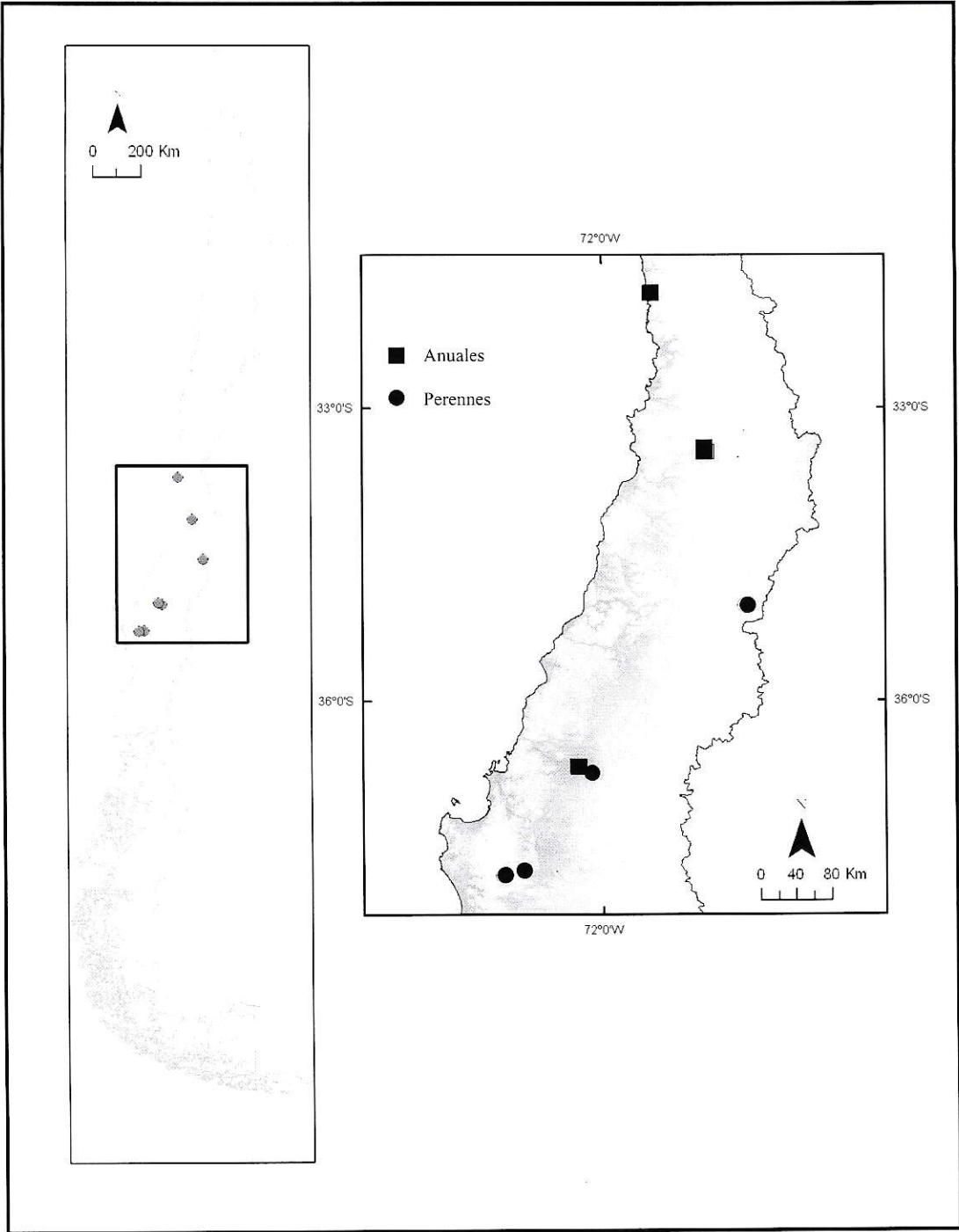


Figura 2 Distribución geográfica de las siete poblaciones de *Chaetanthera* incluidas en este estudio.

Dependencia de polinizadores

Para verificar que la interacción planta-polinizador tiene un valor determinante en la historia de vida de las plantas incluidas en el estudio, se averiguó el grado de dependencia por polinizadores de cada especie de *Chaetanthera*. Así, basándose en la metodología de Ruiz & Arroyo (1978) se establecieron 2 tipos de tratamientos en cada población: capacidad para la autopolinización automática y polinización natural. Para evaluar la autopolinización automática se embolsaron cabezuelas pre-antesis y se mantuvieron aisladas de polinizadores. Para determinar la polinización natural se marcaron cabezuelas pre-antesis, las cuales se mantuvieron constantemente expuestas a polinizadores. Posteriormente se colectaron los frutos generados en ambos tratamientos (antes de la dispersión), siendo cuantificados en laboratorio. Sólo se estudio la formación de frutos en los floretes tubulares ya que de acuerdo a la monografía de este género (Cabrera 1937) los floretes ligulados de las siete especies estudiadas son estériles. Se calculó, en cada especie, la proporción de frutos formados respecto al número total de óvulos disponibles, y se compararon los resultados entre ambos tratamientos.

Ensamble de polinizadores en especies de *Chaetanthera*

Se evaluó el espectro total de visitantes florales en cada población utilizando la metodología de Arroyo *et al.* (1985) con algunas modificaciones. De esta manera, en un primer día se colectaron todas las taxas de visitantes observados en las cabezuelas para familiarizarse con ellos. Por dos días adicionales se cuantificaron, en parcelas de

muestreo de 1m² las visitas de polinizadores por períodos de 30 minutos de observación, abarcando desde la apertura hasta el cierre de las cabezuelas de cada especie en estudio. Durante las observaciones se colectaron ejemplares de los visitantes para su posterior identificación en la Universidad Técnica Metropolitana y en la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso.

Se determinaron grupos funcionales de polinizadores basados en el tamaño de las trompas (probóscide) de los taxas y/o su filiación taxonómica a nivel de Orden (por ejemplo ver Wilson *et al.* 2004), considerando que el primero es un rasgo determinante en la aproximación del polinizador a las recompensas florales (van der Pijl 1961, Stebbins 1970, Proctor *et al.* 1996 y Mani & Saravanan, 1999, Fenster *et al.* 2004, Borrel 2005).

Los seis grupos funcionales reconocidos fueron:

- 1.- Diptera de trompa larga (Nemestrinidae, Bombyliidae)
- 2.- Diptera de trompa corta (Syrphidae, Tachinidae, Sarcophagidae)
- 3.- Hymenoptera de trompa larga (Anthophoridae, Sphecidae, Apidae)
- 4.- Hymenoptera de trompa corta (Andrenidae, Colletidae, Halictidae)
- 5.- Coleoptera
- 6.- Lepidoptera

Para evaluar la frecuencia de polinizadores en las especies de *Chaetanthera* estudiadas se agruparon las visitas de dos parcelas de observación y se calculó la tasa de visitas de los grupos funcionales de polinizadores (en 30 min) por cabezuela floral. Para obtener este cálculo se sumaron las visitas de los dos días de muestreo (para cada

período de observación) y luego se promediaron las tasas de visitas de todos los períodos de observaciones en cada especie de *Chaetanthera*.

Para examinar el grado de generalización de los sistemas de polinización se consideraron los ensambles de polinizadores como comunidades en los cuales se evaluaron diferentes índices ecológicos. Luego, se determinó la riqueza y la diversidad de los ensambles de polinizadores en cada *Chaetanthera* con el fin de complementar los resultados con ellos obtenidos. De esta manera, para cada especie del estudio se estimaron, ya sea para el número de especies como para el de grupos funcionales de polinizadores, valores de riqueza esperada mediante técnicas de rarefacción y diversidad con el índice de Shannon-Wiener. Este último nos permitió conocer la uniformidad mediante el índice de Pielou, incorporando información acerca de las abundancias de las especies o grupos funcionales de polinizadores.

Los valores de riqueza de polinizadores para la comparación fueron obtenidos a partir de un punto estándar de la curva de rarefacción (muestra 8 en la curva de rarefacción de especies y grupos funcionales; ver Herrera 2005). Las curvas de rarefacción fueron calculadas utilizando el software EstimateS versión 7.7.1, disponible en Internet (Gotelli & Colwell 2001). El índice de Shannon-Wiener se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$H' = -\sum p_i * \log p_i \quad \text{donde } p_i \text{ es la frecuencia relativa de la especie } i.$$

Este índice está basado en la estructura de la comunidad (ensamble de polinizadores) y mide la diversidad de especies en una muestra. A partir de este

estimador se calculó el índice de uniformidad de Pielou que va de 0 a 1, valores más altos grafican una situación en la cual los individuos están más equitativamente repartidos entre las especies. Esta última situación se traduciría en una alta diversidad de especies. El índice de Pielou se calcula como:

$$J = H' / H_{max}$$
 donde H' es la diversidad de Shannon-Wiener y H_{max} es la diversidad de especies si todos los taxos estuvieran igualmente representados. H_{max} se calcula:

$$H_{max} = \log S$$
 donde S es la riqueza de especies.

Finalmente, como análisis estadístico se utilizó la prueba de Hutcheson (citado por Zar, 1996) que nos permite comparar la diversidad de polinizadores entre pares de especies de *Chaetanthera*. La hipótesis nula es que las diversidades de polinizadores provenientes de dos especies de *Chaetanthera* distintas (independiente de la forma de vida), son iguales. La varianza de H' (índice de diversidad de Shannon-Wiener) y los grados de libertad asociados fueron aproximados según Zar (1996; para una explicación detallada ver Moreno 1991). En resumen, se obtuvieron matrices de similitud que indican diferencias entre las especies de *Chaetanthera* de acuerdo a la diversidad de especies y a los grupos funcionales de polinizadores, respectivamente.

Morfología floral

En cada una de las poblaciones estudiadas (Tabla 1) se seleccionó una cabezuela por planta, a partir de 50 individuos elegidos al azar. Se contabilizaron 2 métricas morfológicas: el diámetro total de la cabezuela y el diámetro del disco de la cabezuela que comprende sólo los floretes tubulares. Las medidas fueron tomadas con un pie de metro de 0.01mm de precisión (Mitutoyo^{MR}). Se almacenó cada cabezuela medida en alcohol al 70%. Se utilizaron los diámetros de la cabezuela medidas en terreno para establecer el área de la cabezuela total (AT), el área del disco de la cabezuela (AD) y el área de las lígulas de la cabezuela (AL). En el laboratorio se cuantificó el número, el ancho y el largo total de las corolas de ambos tipos de floretes, además otra métricas que aparecen explicadas en la Figura 3 y en la Tabla 2.

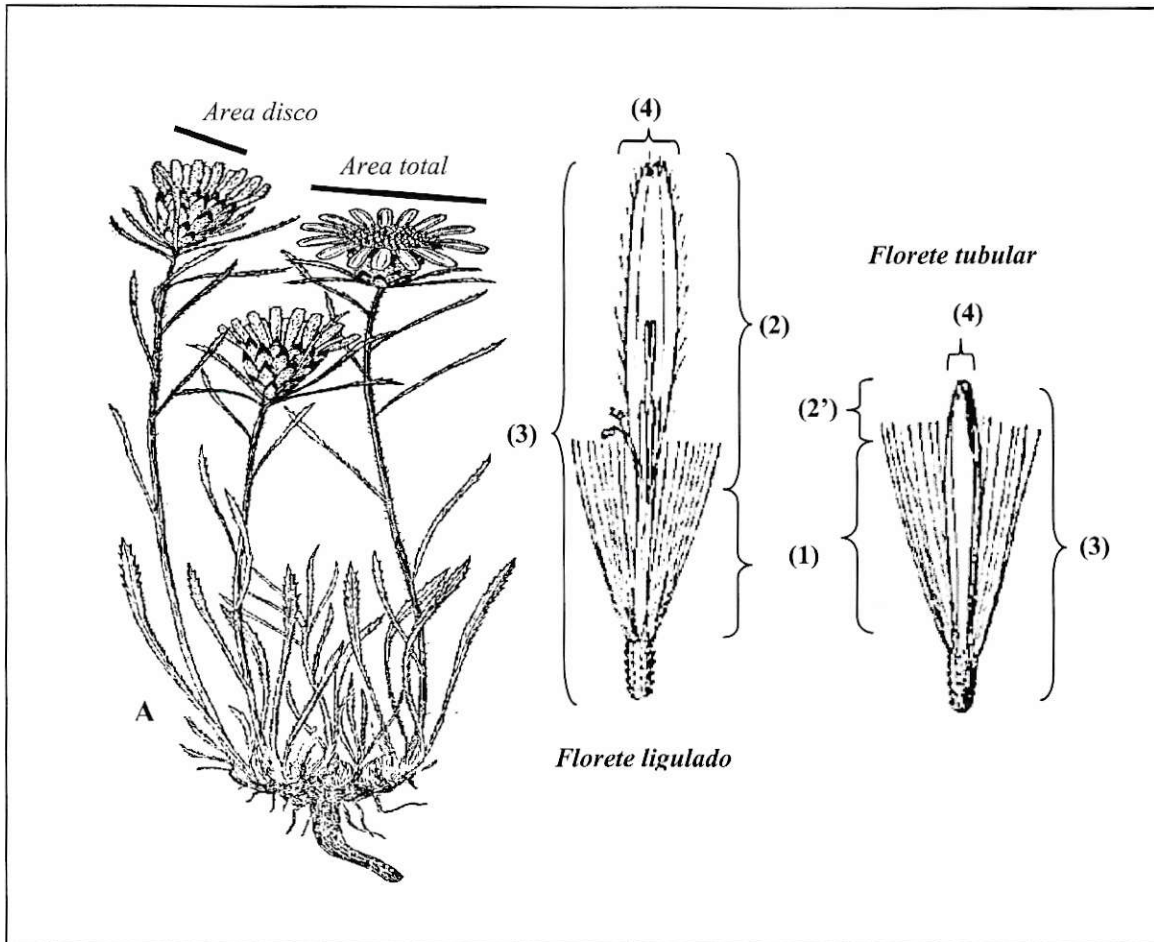


Figura 3 Esquema de un ejemplar de *Chaetanthera chilensis* var. *chilensis* detallando la estructura de los floretes tubulares y ligulados de una cabezuela floral (modificado de Cabrera 1937). Las líneas rectas en la figura indican las métricas medidas en terreno. Los números entre paréntesis señalan las métricas evaluadas en laboratorio. Para su interpretación ver Tabla 3 del texto.

Tabla 2 Características morfológicas evaluadas en el estudio de las siete especies de *Chaetanthera* incluidas en esta tesis. Los números entre paréntesis indican las mediciones señaladas en la Figura 3.

Rasgos evaluados	Abreviación
<i>Morfología general</i>	
Area total cabezuela (mm)	<i>AT</i>
Area disco cabezuela (mm)	<i>AD</i>
Area floretes ligulados (mm)	<i>AL</i>
<i>Morfología floretes</i>	
<i>Floretes ligulados</i>	
Número de floretes	<i>fl</i>
(1) Largo tubo corola (mm)	<i>cl</i>
(2) Largo lígula (mm)	<i>ll</i>
(3) Largo total (mm)	<i>tl</i>
(4) Ancho máximo lígula (mm)	<i>al</i>
<i>Floretes tubulares</i>	
Número de floretes	<i>ft</i>
(1) Largo tubo corola (mm)	<i>ct</i>
(2) Largo dientes (mm)	<i>lt</i>
(3) Largo total (mm)	<i>tt</i>
(4) Ancho máximo lígula (mm)	<i>at</i>

Morfología floral y ensamble de polinizadores con estadística multivariada.

Existe una gran diversidad de métodos para el estudio de las interacciones planta-polinizador (Arroyo *et al.* 1982; Jordano 1987; Armbruster 1992; Memmott 1999; Johnson *et al.* 2002; Bascombe *et al.* 2003; Smith-Ramírez *et al.* 2004; Hargreaves *et al.* 2004; Zhang *et al.* 2005; Gibson *et al.* 2006; Ollerton 1996; Pérez *et al.* 2006. Por ejemplo, en un reciente estudio de especies del género *Penstemon* (Scrophulariaceae), Wilson *et al.* (2004) -empleando un escalamiento multidimensional no métrico (MDS)- lograron detectar diferentes sistemas de polinización especializados y síndromes de caracteres florales al nivel de grupos funcionales de polinizadores. Considerando esto, los métodos multivariados resultan una excelente herramienta para simplificar la gran cantidad de variables informativas (morfológicas, patrones temporales y/o espaciales de visitantes florales, etc.) que participan en interacciones planta-polinizador. En particular el MDS brinda más claridad y suele considerarse un método más informativo respecto a otros análisis multivariados como PCA o análisis de clusters, debido principalmente a su alta flexibilidad y a la falta o ausencia de asunciones para su desarrollo (Cheng 2004).

Así, sintetizando las variables informativas e intentando detectar la presencia de grupos de caracteres florales asociados con la polinización de especies de hábito anual versus perenne se utilizó un escalamiento multidimensional no métrico. Este tipo de análisis consiste de una ordenación de los caracteres florales y/o de los ensambles de polinizadores de cada especie de *Chaetanthera*, y es recomendado cuando los datos no son normales o discontinuos (McCune & Mefford 1999). Se trabajó con el software PC-Ord, versión 4.25. Los datos fueron ingresados en una matriz utilizando los promedios de 50 medidas en 13 variables morfológicas. En una segunda ordenación fueron

ingresada la frecuencia de visita para cada grupo funcional de polinizadores (sumatoria de las observaciones de polinización por grupo funcional).

En un primer paso, en la ordenación utilizando caracteres morfológicos, se estandarizaron los datos mediante la sustracción del mínimo y la división por el rango (Wilson *et al.* 2004). A partir de la matriz de datos estandarizados, el programa establece una matriz de distancia euclidiana. El MDS busca la mejor representación en 1 o varias dimensiones que se ajuste mejor a la matriz de similitud. El objetivo de este análisis es obtener el menor índice de esfuerzo posible, de acuerdo al aumento de ejes en la ordenación. El índice de esfuerzo es la bondad de ajuste de la ordenación gráfica resultante y la matriz de distancia original de los datos ingresados. Este debe ser significativamente diferente a lo obtenido por azar. Para esto se realiza la prueba de Monte Carlo, incluida en el procedimiento del MDS con PC-Ord. En la segunda ordenación se consideraron las visitas de los grupos funcionales de polinizadores y se siguió un protocolo semejante al de la primera ordenación. El software PC-Ord proporciona información acerca de las correlaciones de las variables (morfológicas y frecuencias de visitas) con las dimensiones resultantes (ejes). Correlaciones altas ($r > 0,65$) entre los valores de los rasgos florales y los ejes explican cuáles caracteres (florales y de frecuencia de visitas, en la primera y segunda ordenación respectivamente) sostienen la ordenación y la separación de los puntos graficados en ella (especies de *Chaetanthera*). De acuerdo a los objetivos de esta tesis se espera encontrar en las ordenaciones del MDS (incluyendo variables morfológicas y de frecuencia de visita de grupos funcionales de polinizadores, respectivamente) una separación espacial de las especies anuales y perennes de *Chaetanthera*.

Se utilizó regresión múltiple por pasos hacia adelante para indagar sobre cuáles caracteres florales predicen mejor la llegada de un grupo específico de polinizador (síndrome de polinización; Wilson *et al.*, 2004), independiente de la forma de vida a la que pertenezca la especie. Para este análisis se empleó el software Statistica 6.0 de Statsoft. Se realizaron por lo tanto, regresiones múltiples de acuerdo a los grupos funcionales reconocidos en la ordenación resultante del MDS. En cada análisis se consideró a un grupo funcional de polinizadores como variable dependiente. Se incorporaron como variables independientes el conjunto de rasgos de morfología floral (considerando el total de especies agrupadas en el MDS) que no atentaran contra el supuesto de no-colinealidad de los datos (detalles en Meter & Wasserman 1974). Por lo tanto, las variables incluidas en el análisis fueron: área total de las cabezuelas (*AT*), el número de floretes tubulares (*ft*) y ligulados (*fl*), el largo (*ll*) y el ancho de la lígula (*al*) de los floretes ligulados, y el largo de la corola de los floretes tubulares (*ct*).

El análisis de regresión múltiple por pasos hacia adelante consiste de un proceso de regresión en la que en cada nuevo paso se incluye una nueva variable, reconsiderándose las que ya se había añadido previamente (detalles en López 1998). Se evaluaron los coeficientes de regresión parcial de X_n , que indican la magnitud del cambio de la variable Y cuando se considera sólo X_n y después de controlar todas las restantes variables X_i en la ecuación. La magnitud de estos coeficientes permite comparar la contribución relativa de cada rasgo morfológico en la predicción de las visitas de los polinizadores.

RESULTADOS

Dependencia de polinizadores

La producción de aquenios de floretes tubulares en cabezuelas expuestas a polinizadores (polinización natural) abarcó aproximadamente desde un 25% en *C. brachylepis* hasta un 54% en *C. chilensis*, con respecto al total de óvulos disponibles (Figura 4). Sin embargo, en aquellas cabezuelas que fueron embolsadas para impedir la actividad de polinizadores, hubo nula producción de aquenios en cuatro (*C. serrata*, *C. brachylepis*, *C. elegans* y *C. ciliata* “distribución sur”) de las siete especies estudiadas. La producción de aquenios formados en floretes tubulares alcanzó menos de un 10% en las tres especies restantes (*C. chilensis*: $0,28\% \pm 0,56$; *C. incana*: $2,25\% \pm 2,28$ y *C. ciliata* “distribución norte”: $8,94\% \pm 6,95$).

Estos resultados demuestran que cada una de las especies incluidas en este estudio tiene una baja o prácticamente nula capacidad de autofecundarse. Por lo tanto, las especies anuales como las perennes presentan una alta dependencia por polinizadores para su reproducción. Estos resultados concuerdan con experimentos más elaborados para detectar la auto incompatibilidad genética en *C. ciliata* norte, *C. ciliata* sur, *C. chilensis* y *C. serrata* (M.T.K. Arroyo, datos no publicados).

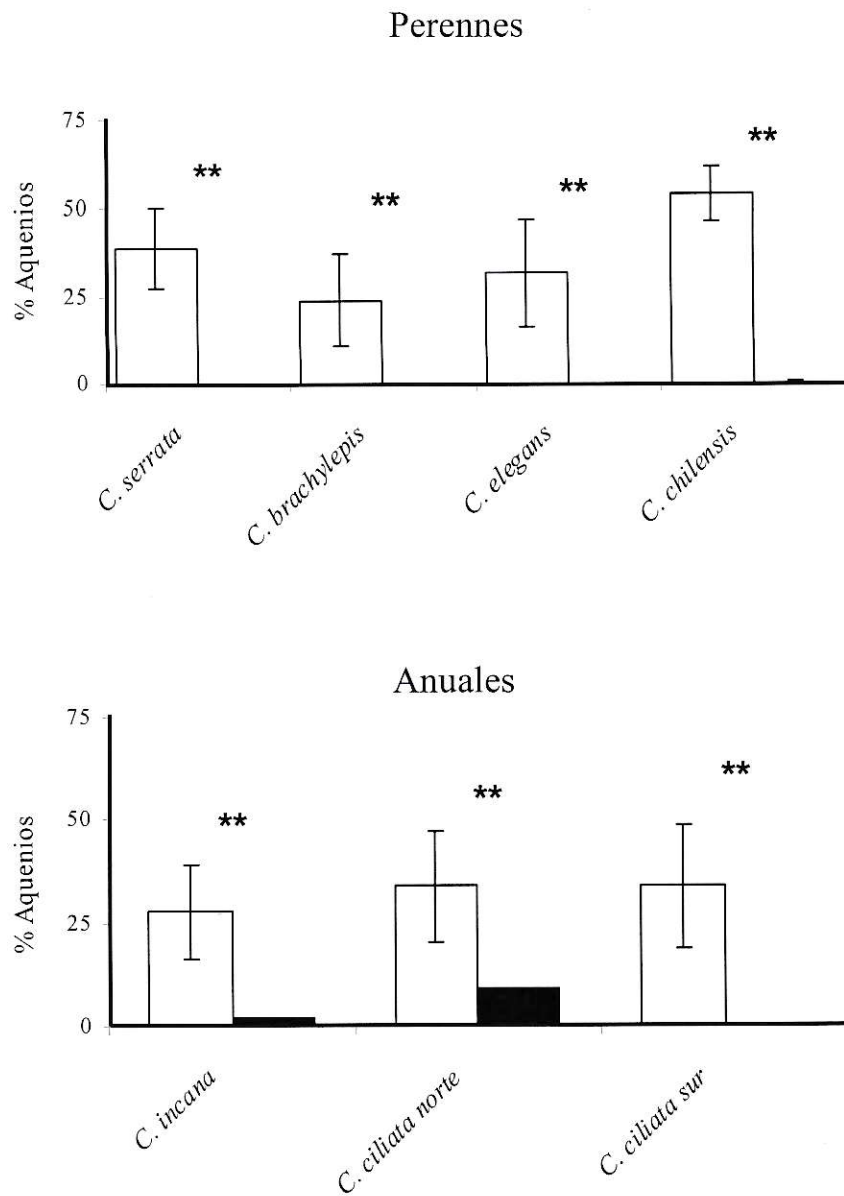


Figura 4 Formación de achenios en floretes tubulares de 7 especies de *Chaetanthera* con (columnas negras) y sin (columnas blancas) exclusión de polinizadores. Las barras representan dos errores estándar. Los asteriscos indican diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) entre la formación de achenios con y sin exclusión de polinizadores para cada especie de *Chaetanthera*. $n = 10$ para cada tratamiento en cada especie.

Ensamblajes de polinizadores en especies del género *Chaetanthera*

Los taxos que visitan a las siete especies de *Chaetanthera* corresponden a cuatro ordenes de insectos: Coleoptera, Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera (Tabla 3). A Diptera corresponde el 45% de las especies reconocidas. Un 35% corresponde a especies de Hymenoptera y cerca de un 13% a Lepidoptera. Coleoptera está representado por menos de un 7% del total de especies reconocidas. Dos especies de Coleoptera, específicamente una de la Familia Buprestidae y una de la Familia Coccinelidae fueron descartados como polinizadores debido a su conducta de forrajeo, ya que no mostraban actividad entre distintas cabezuelas florales, permaneciendo por horas al interior de una misma cabezuela. Lo mismo sucedió con tres especies de la Familia Tachinidae las cuales tuvieron menos de 3 visitas durante el total de períodos de observación. Por lo tanto se les consideró como visitantes accidentales.

Varios taxos de polinizadores fueron compartidos entre especies de *Chaetanthera*. Por ejemplo los diptera de trompa larga, *Villa flavescens* y *V. rufiventris* visitan *C. serrata*, *C. ciliata* norte y *C. ciliata* sur. También, la introducida *Apis mellifera* (hymenoptera de trompa larga) es compartida por *C. chilensis*, *C. serrata*, *C. incana* y *C. ciliata* sur. *Hillephyla signata/venusta* (Lepidoptera) estuvo presente en todas las especies de *Chaetanthera* excepto en *C. incana*; y *Cosmosatyrus chilensis chilensis*, en *C. elegans*, *brachylepis* y *C. chilensis*.

Considerando la totalidad de especies de *Chaetanthera*, *Villa rufiventris* (Diptera de trompa larga) con ca. 1300 visitas fue el polinizador más frecuente y en segundo lugar *Hillephyla signata/venusta* (Lepidoptera) con ca. 1250 visitas durante todos los días de observación (14 días totales abarcando a las siete especies de *Chaetanthera*).

Las frecuencias relativas de grupos funcionales de polinizadores (30 min) en una cabezuela floral para cada especie de *Chaetanthera*, se muestran en la Figura 5. En ella se señala que en las especies perennes no es apreciable la llegada diferencial de un grupo funcional específico de polinizadores. Si bien es evidente que Lepidoptera está presente en las cuatro especies perennes, en *C. elegans* y en *C. chilensis* la frecuencia de este grupo es comparable con la encontrada en especies anuales. En el grupo de especies anuales, la frecuencia de visitas de polinizadores pertenecientes al grupo funcional Hymenoptera de trompa corta es relativamente similar entre las 3 especies, sin embargo, sólo en *Chaetanthera incana* se presentó actividad de Coleoptera alcanzando una frecuencia relativa bastante alta.

Tabla 3 Visitantes florales presentes en siete especies de *Chaetanthera*. Individuos colectados en las temporadas primavera- verano de 2005 y 2006.

Orden	
Coleoptera	Hymenoptera (<i>de trompa corta</i>)
Buprestidae sp. 1	<i>Acamptopoeum submetallicum</i>
Coccinellidae sp.1	Andrenidae sp. 1
Coccinellidae sp.2	Andrenidae sp. 2
<i>Lichnia limbata</i>	Apoidea sp. 1
	Apoidea sp. 2
Diptera (<i>de trompa larga</i>)	Apoidea sp. 3
<i>Bombylius flavescens</i>	Callophoridae sp.
<i>Bombylius ovatus</i>	Colletidae sp. 1
<i>Bombylius sp.</i>	Colletidae sp. 2
Bombyliidae sp. 1	Halictidae sp. 1
Bombyllidae sp. 2	Halictidae sp. 2
<i>Geron Canus</i>	<i>Lassiglosum spinolae</i>
<i>Trichophthalma sp.</i>	<i>Liopoeum hirsutulum</i>
Nemestrinidae sp. 1	<i>Meleptoides sp.</i>
Nemestrinidae sp. 2	<i>Psaenytia sp.</i>
<i>Villa fucata</i>	
<i>Villa gayi</i>	Hymenoptera (<i>de trompa larga</i>)
<i>Villa hipoxantha</i>	<i>Apis mellifera</i>
<i>Villa rufiventris</i>	<i>Diadasia chilensis</i>
<i>Villa semitristis</i>	<i>Diadasia sp.</i>
	<i>Herpestogtigma sp.</i>
Diptero (<i>de trompa corta</i>)	<i>Hypodineus sp.</i>
<i>Calliphoridae sp.</i>	Sphecidae sp. 1
<i>Eristalis sp.</i>	
<i>Mesograpta philippii</i>	Lepidoptera
<i>Mesograpta sp.</i>	<i>Auca coctei coctei</i>
Tachinidae sp. 1	<i>Colias vauthieri vauthieri</i>
Tachinidae sp. 2	<i>Cosmosatyrus chilensis chilensis</i>
Tachinidae sp. 3	<i>Euptoieta claudia hortensia</i>
Tachinidae sp. 4	<i>Hylephila signata</i>
Sarcophagidae sp. 1	<i>Hylephila signata / venusta</i>
Syrphidae sp. 1	Hesperiidae sp.
Syrphidae sp. 2	<i>Vanessa carye</i>
Syrphidae sp. 3	
Syrphidae sp. 4	

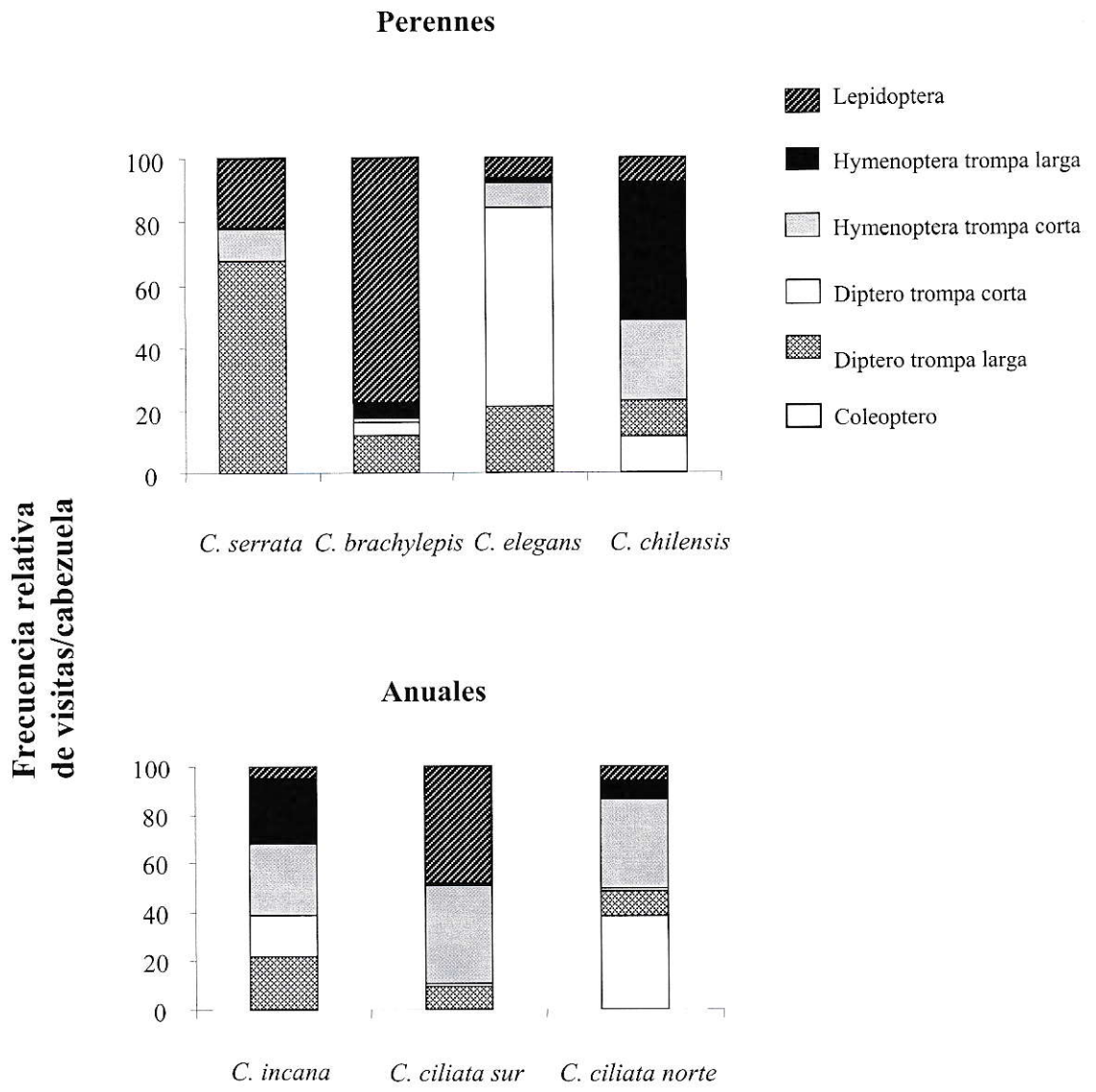


Figura 5 Frecuencia relativa de visitas de grupos funcionales de polinizadores por cabezuela floral en siete especies de *Chaetanthera* por período de observación.

En cada una de las especies de *Chaetanthera* estudiadas, la riqueza observada de especies y de grupos funcionales de polinizadores es muy cercana al valor esperado. Es decir, la riqueza observada de polinizadores en las parcelas de observación es bastante cercana a la riqueza esperada calculada mediante técnicas de rarefacción como se aprecia en la Figura 6. Por lo tanto, nuestros resultados indican que en este caso la riqueza observada es una estimación efectiva y será la estimación considerada en los análisis posteriores.

Se encontró un rango de riqueza de polinizadores desde 8 a 17 especies, incluyendo todas las especies de *Chaetanthera* estudiadas. El número de especies de polinizadores registrado (S_{OBS} en la Tabla 4) indica diferencias generales entre formas de vida, con un rango de 12 - 17 especies en las perennes frente a un rango de 8 - 15 especies de polinizadores en plantas anuales. Por lo tanto, en oposición a las predicciones hechas, las especies perennes tienden a presentar una mayor riqueza de polinizadores que las anuales en *Chaetanthera*. *C. elegans* y *C. chilensis* son las especies con mayor riqueza de polinizadores, ambas con 17 especies. En el caso opuesto está la anual *C. incana* con sólo 8 especies de polinizadores.

Todas las especies perennes excepto *C. serrata* mostraron una S mayor al de todas las especies anuales. Considerando sólo especies perennes, *Chaetanthera elegans* y *C. chilensis* tienen la estimación de S más alta con 17 especies de polinizadores cada una y *C. serrata* tiene menor diversidad con sólo 12 especies. En las anuales, con mayor y menor riqueza de especies de polinizadores resultaron *C. ciliata* “distribución sur” y *C. incana*, con 13 y 10 especies de polinizadores, respectivamente.

La riqueza de grupos funcionales de polinizadores señalan la misma relación

entre riqueza esperada y observada encontrada al evaluar la riqueza de especies de polinizadores. Solo *C. ciliata* norte presenta diferente riqueza de grupos funcionales de polinizadores (6 grupos funcionales) respecto a las otras especies restantes de *Chaetanthera* que tienen 5 grupos funcionales de polinizadores (Figura 6).

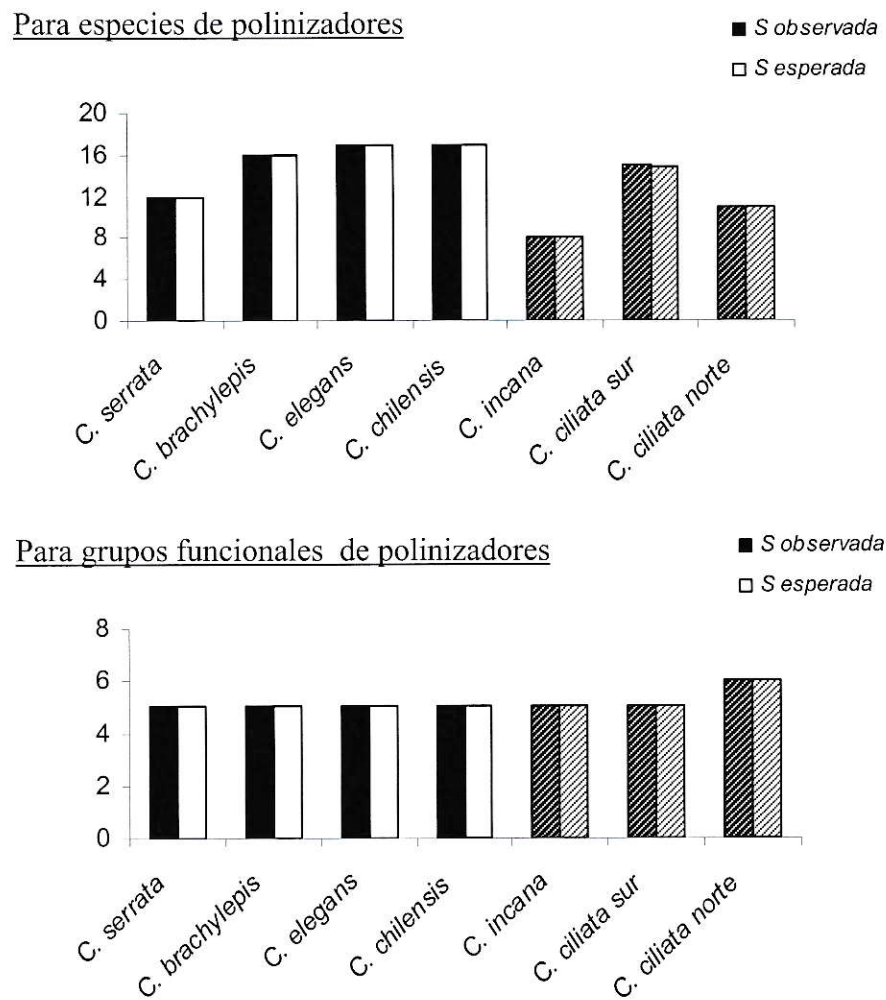


Figura 6 Riqueza observada y esperada (por rarefacción) de especies y grupos funcionales de polinizadores en anuales (con achurado) y perennes (sin achurado) de *Chaetanthera*. Las barras de error indican 2 ES.

Tabla 4 Número de censos, índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') e índice de uniformidad (J') del ensamble de especies y grupos funcionales de polinizadores de cuatro especies perennes y tres especies anuales de *Chaetanthera*.

	Esfuerzo de muestreo	Diversidad de polinizadores				
		Nº censos (30 min)	Por especie		Por grupo funcional	
			H'	J'	H'	J'
Perennes						
<i>C. serrata</i>	13	1,28	0,36	0,67	0,42	
<i>C. brachylepis</i>	11	2,01	0,50	0,79	0,49	
<i>C. elegans</i>	10	3,10	0,76	1,29	0,80	
<i>C. chilensis</i>	13	2,66	0,65	1,30	0,81	
Anuales						
<i>C. incana</i>	13	2,69	0,90	1,39	0,86	
<i>C. ciliata</i> sur	11	2,46	0,63	1,12	0,70	
<i>C. ciliata</i> norte	10	2,01	0,58	1,05	0,66	

Considerando las siete especies de *Chaetanthera* de acuerdo al índice de Shannon-Wiener se encontró que la diversidad de especies de polinizadores fue menor en la perenne *C. serrata*, alcanzando un valor aproximado de 1,3 bites/especies. En cambio otra perenne, *C. elegans* fue la que presentó el mayor índice de diversidad con un valor de 3,1 bites/especies. Las especies perennes tienen un promedio de $2,3 \pm 0,8$ bites/especies de polinizadores versus un promedio de $2,4 \pm 0,4$ en perennes. Los resultados se muestran en la Tabla 4. Al considerar grupos funcionales de polinizadores tampoco se encuentra una tendencia clara que agrupe anuales diferencialmente de especies perennes. *Chaetanthera serrata* es la especie que presenta mayor diversidad

(Shannon-Wiener) de grupos funcionales de polinizadores, y en el caso opuesto *C. incana* (Tabla 4). Aparentemente Shannon-Wiener no señala contrastes claros entre especies anuales y perennes de acuerdo a la diversidad de especies y de grupos funcionales de polinizadores. Un análisis más profundo utilizando las comparaciones por pares (Hutchenson) demuestran que definitivamente no existe una tendencia de mayor diversidad de especies ni de grupos funcionales de polinizadores en especies anuales de *Chaetanthera* (Figura 7), al contrario de lo que se postulaba.

De acuerdo a Pielou, las especies perennes tienen un valor promedio de uniformidad de especies de polinizadores próximo a $0,6 \pm 0,2$ versus un promedio de $0,7 \pm 0,2$ en las especies anuales. Considerando las siete especies de *Chaetanthera*, este estimador señala que las especies con mayor y menor diversidad de especies de polinizadores son la anual *Chaetanthera incana* y la perenne *C. serrata*, respectivamente. Así mismo, evaluando la uniformidad de los grupos funcionales de polinizadores, el valor más alto y más bajo corresponde a *C. incana* y a *C. serrata*, respectivamente (Tabla 4). Sin embargo, los resultados a simple vista no parecen ser muy claros respecto a la forma de vida. De esta manera se ideó graficar la uniformidad de especies de polinizadores versus la riqueza observada de especies de polinizadores esperando encontrar, de acuerdo a las predicciones de esta tesis, que las especies anuales se desplacen hacia el extremo superior derecho del gráfico, explicado por altos valores de riqueza y de uniformidad de polinizadores. El resultado a esta predicción se observa en la Figura 8, señalando que no existe una tendencia clara que agrupe a las especies anuales diferencialmente respecto a las perennes. Si bien las perennes son las que

tienden a una mayor riqueza de especies de polinizadores, es una anual la que presenta el valor de uniformidad más alto.

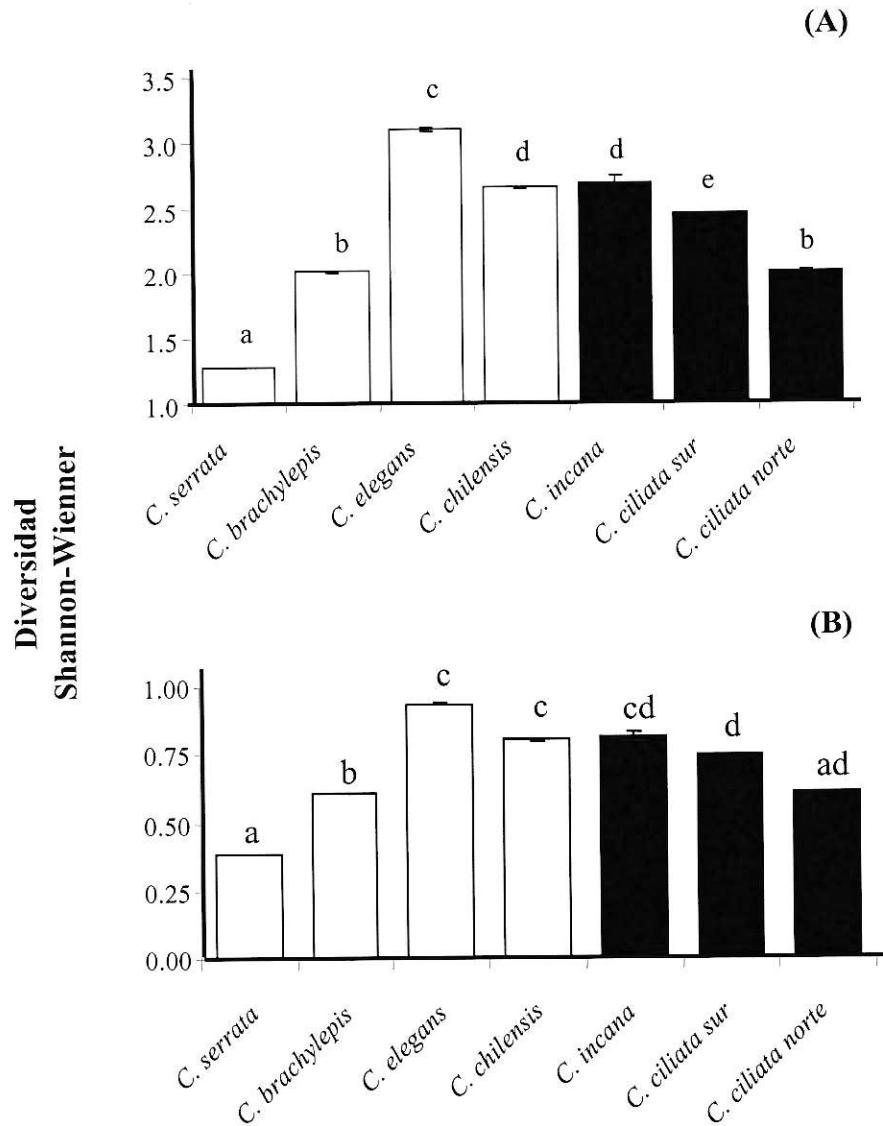


Figura 7 Índice de diversidad de especies (A) y grupos funcionales (B) de polinizadores (Shannon-Wiener) en especies anuales (columnas negras) y perennes (columnas blancas) de *Chaetanthera*. Las barras de error indican 2 errores estándar. Las letras sobre las barras explican similitud estadística.

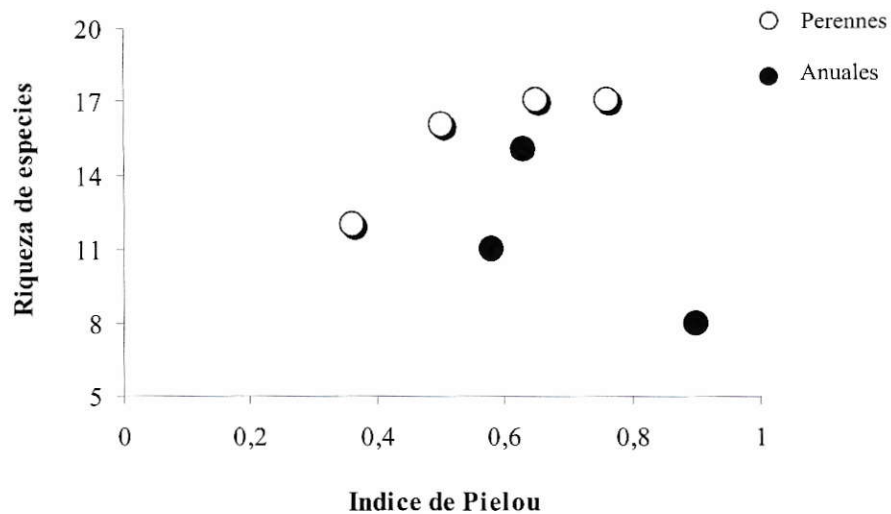


Figura 8 Índice de uniformidad de Pielou versus riqueza observada de especies de polinizadores en anuales (círculos negros) y perennes (círculos blancos) de *Chaetanthera*.

Consecuentemente, en la Figura 9 se observa la relación entre el índice de uniformidad de polinizadores (Pielou) versus el número de grupos funcionales de polinizadores observado (riqueza) en cada especie de *Chaetanthera* estudiada. Basándose en grupos funcionales de polinizadores, la anual *C. incana* y la perenne *C. serrata* son las con mayor y menor uniformidad de polinizadores, respectivamente. Sin embargo, no se aprecia una tendencia clara de las especies anuales para mayor generalización de polinizadores respecto a las perennes.

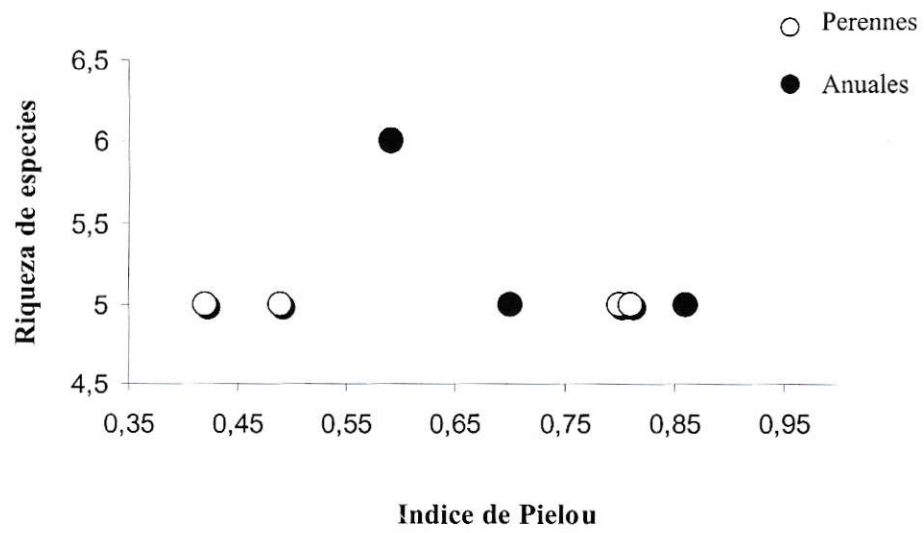


Figura 9 Índice de uniformidad versus riqueza observada de grupos funcionales de polinizadores en anuales (círculos blancos) y perennes (círculos negros) de *Chaetanthera*.

Morfología floral

De acuerdo a la hipótesis de esta tesis que predice diferencias en la morfología floral de especies anuales y perennes, las métricas generales medidas en las cabezuelas para las siete especies de *Chaetanthera* fueron analizadas con un Anova anidado, anidando especies en forma de vida. Los resultados se muestran en la Figura 10. El área total de la cabezuela (*AT*), fue significativamente mayor en especies perennes que en anuales, explicando la forma de vida más de un 65% de la variación total encontrada. Igualmente, las plantas perennes desarrollan cabezuelas con discos florales más grandes en comparación con lo encontrado en plantas perennes (*AD*), es decir el área ocupada en el despliegue de floretes tubulares es mayor en especies perennes que en anuales. La forma de vida explicó un 36% de la variación encontrada. Algo análogo ocurre con el área abarcada por el despliegue de las lígulas (*AL*), con especies perennes con significativamente mayor *AL* en comparación a las anuales.

Al analizar el número de floretes ligulados y tubulares se encontraron diferencias significativas entre anuales y perennes, siendo en ambos casos mayores en plantas perennes. Con relación al número de floretes ligulados, el factor forma de vida explicó alrededor de un 33% de la variación. En floretes tubulares cerca del 17% de la variación total fue explicada por diferencias entre forma de vida (Figura 10).

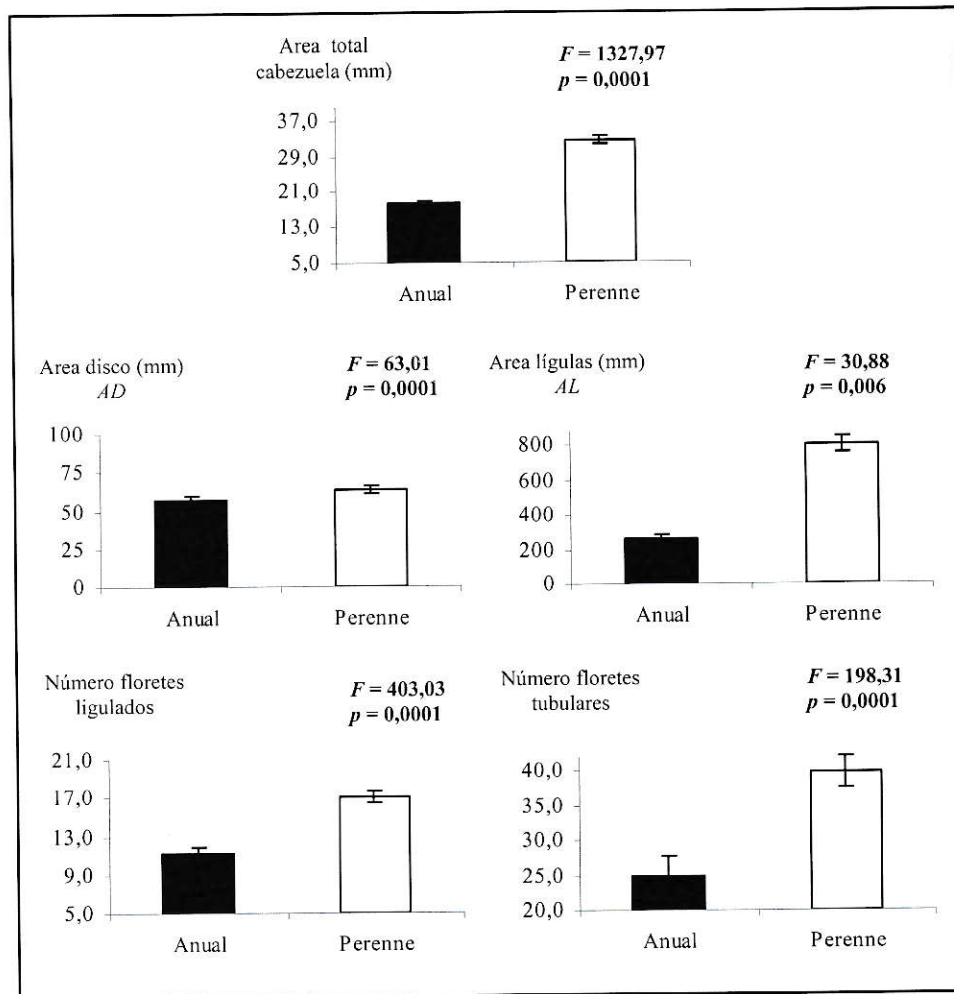


Figura 10 Rasgos morfológicos de las cabezuelas en siete especies de *Chaetanthera* (3 especies anuales y 4 especies perennes. Las barras de error indican 2 errores estándar. La estadística sobre cada gráfico corresponde a diferencias explicadas por el factor forma de vida empleando Anova anidado (factor especies anidado en forma de vida) para cada métrica morfológica.

Los resultados de la morfología de los floretes ligulados y tubulares se muestran en las Figuras 11 y 12, respectivamente. En todas las mediciones evaluadas en floretes ligulados, vale decir, largo del tubo del florete (70%), largo de la lígula del florete (67%), largo total del florete (70%) y en el ancho máximo del florete (54%), la forma de vida explica un alto porcentaje de la variación encontrada. Esto significa que el largo del ovario es significativamente mayor en floretes ligulados de especies perennes que en anuales. Lo mismo se repite al comparar el largo del tubo del florete, el largo de la lígula del florete, el largo total del florete y el ancho máximo del florete, siendo significativamente mayor en todos los casos para especies perennes (Figura 11).

Con relación a los floretes tubulares, el resultado general no muestra grandes diferencias con respecto a lo encontrado en floretes ligulados. Sin embargo, la variable ancho máximo del florete no difirió entre formas de vida por lo que no es concluyente respecto a las predicciones hechas. Para todas las restantes métricas evaluadas el factor forma de vida explica un alto porcentaje de la varianza encontrada. Es decir, el largo del tubo del florete, el largo de la lígula y el largo total del florete son mayores en especies perennes que en anuales de *Chaetanthera* (Figura 12).

Los resultados encontrados en el estudio de la morfología floral de *Chaetanthera* apoyan las predicciones hechas por esta tesis, encontrándose diferencias significativas entre especies anuales y perennes para la gran mayoría de los rasgos evaluados.

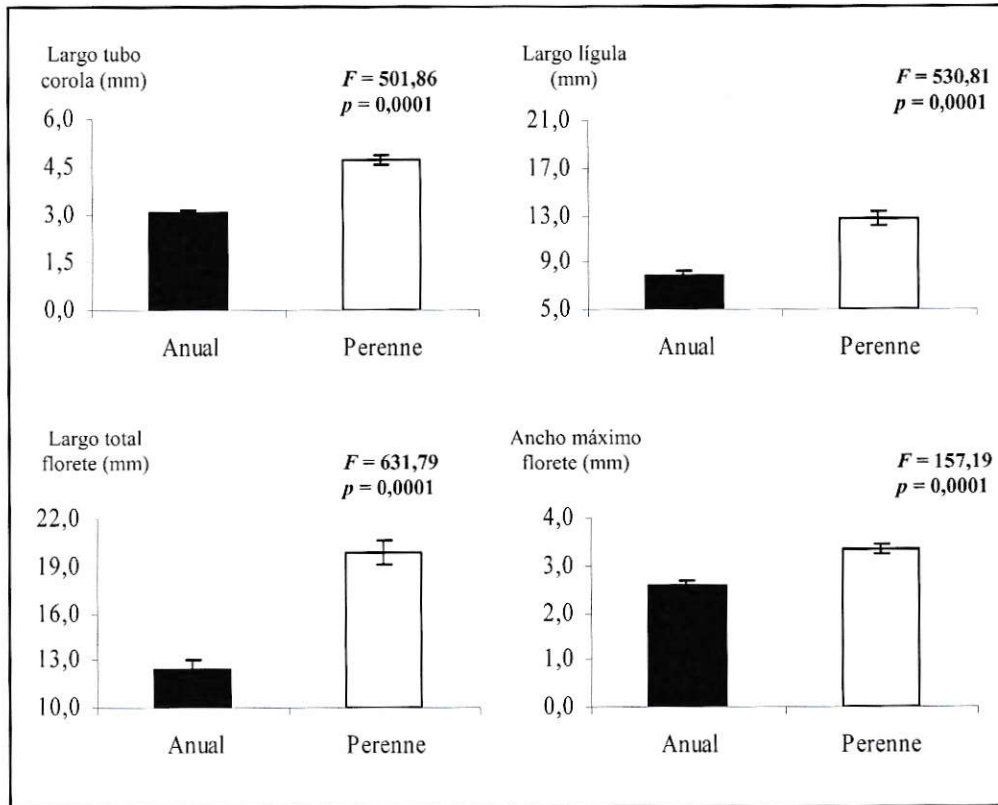


Figura 11 Comparación de los rasgos morfológicos de floretes ligulados en especies anuales y perennes de *Chaetanthera*. Las barras de error indican 2 errores estándar. La estadística sobre cada gráfico corresponde a diferencias explicadas por el factor forma de vida empleando Anova anidado (especies en forma de vida) para cada métrica morfológica.

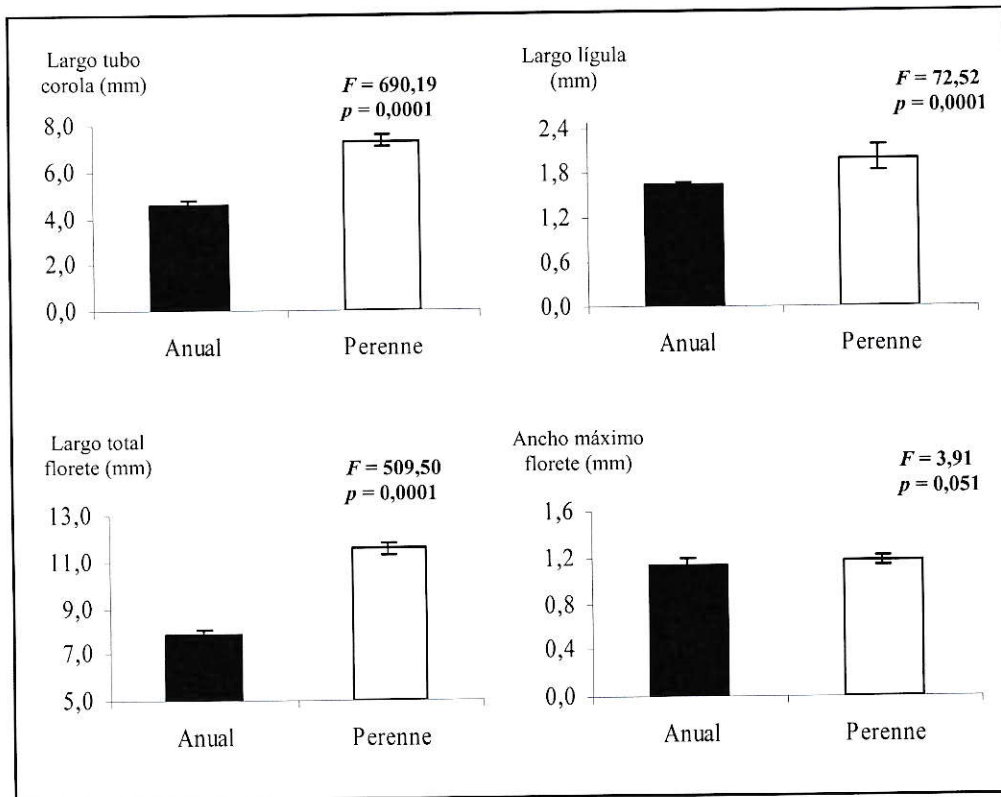


Figura 12 Comparación de los rasgos morfológicos de floretes tubulares en especies anuales y perennes de *Chaetanthera*. Las barras de error indican 2 errores estándar. La estadística sobre cada gráfico corresponde a diferencias explicadas por el factor forma de vida empleando Anova anidado (especies en forma de vida) para cada métrica morfológica.

Morfología floral y ensamble de polinizadores con estadística multivariada.

El Escalamiento Multidimensional no Métrico (MDS) entregó una ordenación de sólo un eje para los datos morfológicos considerados en el análisis. Este tuvo un índice de esfuerzo (stress) mínimo de 3,47. La prueba de Monte Carlo señala que la ordenación gráfica explicada es significativamente diferente a lo encontrado por azar y que la inclusión de un segundo eje de ordenación no es satisfactoria. Las especies de *Chaetanthera* distribuidas en la ordenación obtenida con escalamiento multidimensional no métrico aparecen en la Figura 13.

Las correlaciones de cada uno de los rasgos morfológicos incluidos en el análisis respecto al eje de ordenación obtenido mediante MDS son mostradas en la Tabla 5. La ordenación obtenida es clara con respecto a la forma de vida ya que las especies perennes se separan de las especies anuales. Las correlaciones son en general bastante altas. Los rasgos menos relevantes ($r \leq 0,65$) para explicar la separación de especies de *Chaetanthera* con distinta forma de vida son el largo del diente (*lt*) y el ancho (*at*) de los floretes tubulares. El signo positivo o negativo de un rasgo sirve para separar a las especies en cuanto a la dimensión en la gráfica. Estos resultados señalan que a partir de los trece rasgos morfológicos evaluados inicialmente, sólo once de ellos son importantes para separar entre especies con distinta forma de vida (Tabla 5).

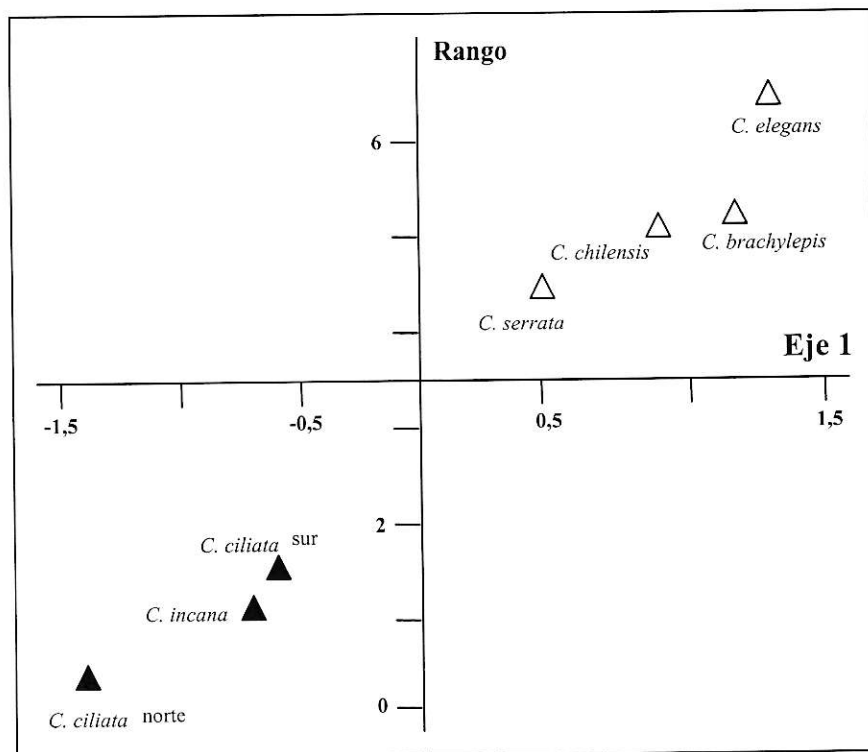


Figura 13 Escalamiento Multidimensional no Métrico de especies anuales (triángulo negro) y perennes (triángulo blanco) de *Chaetanthera* basada en caracteres florales (rasgos incluidos en el texto). Ordenación de rasgos morfológicos estandarizados utilizando PC-Ord.

Tabla 5 Coeficientes de correlación de Spearman de caracteres morfológicos con los dos ejes de la ordenación obtenidos por Escalamiento Multidimensional no Métrico. La abreviación de los caracteres aparece en la Tabla 2 del texto. Los coeficientes de correlación en negrita indican a aquellas variables morfológicas que tienen mayor peso en el eje de la ordenación.

	Coefficiente de correlación
	Eje 1
<i>Morfología General</i>	
<i>AT</i>	0,995
<i>AD</i>	0,961
<i>AL</i>	0,993
<i>Morfología floretes</i>	
<i>Floretes ligulados</i>	
<i>fl</i>	0,956
<i>cl</i>	0,925
<i>ll</i>	0,974
<i>tl</i>	0,972
<i>al</i>	0,885
<i>Floretes tubulares</i>	
<i>ft</i>	0,884
<i>ct</i>	0,943
<i>lt</i>	0,484
<i>tt</i>	0,923
<i>at</i>	0,129

En una segunda instancia, los datos de visitas de polinizadores fueron ingresados en la matriz principal como la frecuencia de visitas por grupo funcional de polinizadores por cabezuela floral por período de observación. En este caso los datos fueron rankeados debido a la presencia de muchos ceros en la matriz original, los cuales posteriormente se utilizaron para calcular una matriz de distancia euclidiana. El coeficiente de esfuerzo calculado para esta ordenación y la prueba de Monte Carlo indican que la ordenación incluye 2 ejes dimensionales.

En la ordenación gráfica (Figura 14) se observa que no hay una separación entre anuales y perennes. Las correlaciones de las frecuencias de visitas con los ejes de ordenación (Tabla 6) indican que el primer eje es principalmente explicado por las visitas de taxas de Hymenoptera de trompa corta, Diptera de trompa corta y Diptera de trompa larga, quienes en conjunto separan a la anual *C. ciliata* y a la perenner *C. elegans* del resto. El segundo eje, en cambio, es explicado principalmente por las visitas de taxas de Hymenoptera de trompa larga que separa a *C. chilensis* (perenne) del resto de *Chaetanthera*; y por visitas de taxas de Lepidoptera agrupando a *C. brachylepis*, *C. serrata* y *C. ciliata* sur. En contra de lo esperado, no hay una separación clara de las especies de *Chaetanthera* de acuerdo a la forma de vida. Sin embargo en esta última ordenación podemos observar que existen especies de *Chaetanthera* relacionadas con la presencia de grupos específicos de polinizadores independientes de sus estrategias de vida. Por lo tanto, indagamos en la existencia de síndromes de polinización en estas especies y estos grupos funcionales de polinizadores.

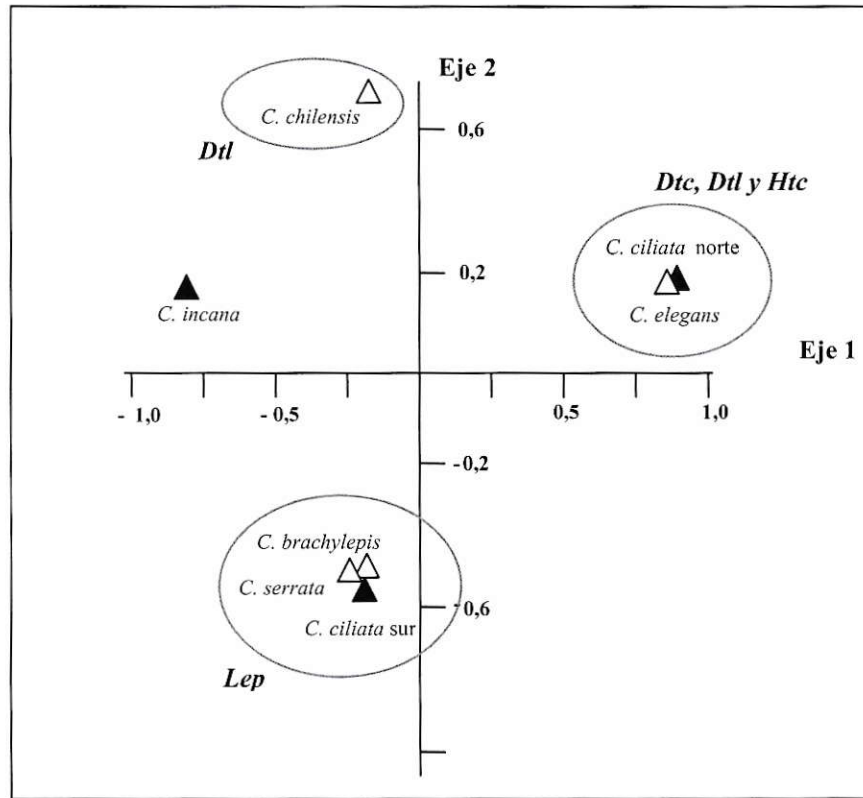


Figura 14 Escalamiento multidimensional no métrico de especies anuales (triángulo negro) y perennes (triángulo blanco) de *Chaetanthera* basada en la frecuencia de visita de grupos funcionales de polinizadores por cabezuela floral en un período de 30 minutos. Ordenación utilizando distancias euclidianas de los datos rankeados. *Dtl*: diptera de trompa larga; *Dtc*: diptera de trompa corta; *Htc*: Hymenoptera de trompa corta; *Htl*: Hymenoptera de trompa larga; *Lep*: Lepidoptera.

Tabla 6 Coeficientes de correlación (r) de Spearman de las frecuencias de visitas de los distintos grupos funcionales de polinizadores con los dos ejes de la ordenación obtenidos por escalamiento multidimensional no métrico usando software PC-Ord.

	Coef. de correlación de Spearman	
	Eje 1	Eje 2
<i>Grupos funcionales</i>		
Coleoptera	0,393	0,640
Diptera <i>de trompa larga</i>	0,687	-0,382
Diptera <i>de trompa corta</i>	0,694	-0,364
Hymenoptera <i>de trompa corta</i>	0,890	0,237
Hymenoptera <i>de trompa larga</i>	0,536	0,735
Lepidoptera	-0,126	-0,738

Búsqueda de síndromes de polinización en *Chaetanthera*

Las regresiones múltiples por pasos de los rasgos morfológicos de todas las especies de *Chaetanthera*, explican qué rasgos predicen mejor las visitas de un grupo funcional específico de polinizadores, independiente de la forma de vida de la planta. Cabe destacar que sólo para el grupo funcional *Hymenoptera de trompa larga* no se encontró evidencia resolutiva que relacionara la frecuencia de visita de estas taxas con la presencia de rasgos florales. En todos los casos restantes el modelo explicó significativamente la variación observada de los datos. En la Tabla A del Anexo se presentan los coeficientes de regresión múltiple asociado a un valor probabilístico.

Los resultados de las regresiones múltiples aparecen en la Tabla 7. Allí se

muestra los coeficientes de regresión parcial de cada rasgo morfológico que forma parte del modelo de regresión y la variable dependiente (distintos grupos funcional de polinizadores). La regresión múltiple señala que las visitas de individuos de un grupo específico de polinizador son predecibles ante uno o una combinación de rasgos morfológicos en las cabezuelas florales de *Chaetanthera*.

Es así como, en *Chaetanthera ciliata* norte y en *C. elegans*, plantas con floretes tubulares largos y anchos tienen visitas frecuentes de Diptera *de trompa larga*.

La actividad de especies del grupo Diptera *de trompa corta* es mayor en plantas de *C. ciliata* norte y *C. elegans* que sólo tengan cabezuelas florales grandes. Por otra parte, los representantes de Hymenoptera *de trompa corta* prefieren visitar *C. ciliata* norte y *C. elegans* con cabezuelas pequeñas, floretes tubulares con tubos largos y floretes ligulados con lígulas anchas y cortas. Finalmente, las especies de Lepidoptera visitan mayormente *C. brachylepis*, *C. serrata* y *C. ciliata* sur que tengan cabezuelas florales grandes con muchos floretes tubulares y con floretes ligulados con lígulas anchas.

El concepto “síndromes de polinización” implica correlaciones de caracteres entre ellos y con un tipo de polinizador principal (Fenster *et al.* 2004), sin embargo, obtuvimos que las visitas del grupo funcional Diptera *de trompa corta* sólo son previstas por la presencia de un rasgo floral, por lo tanto, esta condición queda fuera de la definición de síndrome de polinización que hemos consideramos.

De acuerdo al supuesto de que la correlación de rasgos florales se debe potencialmente al resultado de las presiones selectivas de los polinizadores (Wilson *et al.* 1996 y citas ahí), se señalan los coeficientes de correlación Gamma entre los

caracteres morfológicos evaluados en esta tesis para los grupos funcionales Diptera *de trompa larga*, Hymenoptera *de trompa corta* y Lepidoptera (Tabla 8). Las correlaciones son altamente significativas para Diptera *de trompa larga* e Hymenoptera *de trompa corta*. Sin embargo, en Lepidoptera existe al menos una relación entre dos rasgos que no es significativa, complementado además con correlaciones no muy altas entre los demás rasgos.

Estos resultados señalan que si bien es posible encontrar conjuntos de rasgos florales relacionados con la presencia de un tipo de polinizador (grupo funcional) las relaciones entre los mismos rasgos pueden presentarse de manera débil como ocurre en *Chaetanthera brachylepis*, *C. serrata* y *C. ciliata* sur señalando un síndrome de polinización difuso de Lepidoptera. Por el contrario, en *C. elegans* y *C. ciliata* norte se encontró por una parte una relación muy fuerte entre rasgos florales que predice la llegada de Diptera *de trompa larga* y por otra parte rasgos que predicen la llegada de Hymenoptera de trompa corta. Es precisamente esta condición la que ha sido definida como síndrome de polinización nítido. No obstante, es necesario destacar que estos grupos funcionales no tienen una frecuencia de visitas particularmente dominante, y como se ha dicho anteriormente, no hay correlaciones con la forma de vida.

Tabla 7 Modelos de regresión múltiple indagando en caracteres morfológicos de *Chaetanthera* como predictores de las visitas de grupos funcionales de polinizadores. Los números indican el coeficiente de regresión parcial para cada variable independiente. Las abreviaciones de los caracteres florales se explican en la Tabla 3 del texto.

Grupo Funcional (var. dependiente)	Especies involucradas (Gen. <i>Chaetanthera</i>)	Resultado regresión múltiple
Diptera de trompa larga	<i>C. elegans</i> , <i>C. ciliata</i> norte	+ 0,13 AT + 0,21 ct - 0,15 al
Diptera de trompa corta	<i>C. elegans</i> , <i>C. ciliata</i> norte	+ 0,24 AT
Hymenoptera de trompa corta	<i>C. elegans</i> , <i>C. ciliata</i> norte <i>C. brachylepis</i> , <i>C. serrata</i>	- 0,60 AT + 0,40 ct + 0,34 al - 0,26 ll
Lepidoptera	y <i>C. ciliata</i> sur	+ 0,16 AT + 0,29 ft - 0,24 al

Tabla 8 Matrices de coeficientes de correlación Gamma entre los caracteres florales. Las abreviaciones de los caracteres aparecen en la Tabla 3. Los valores en negrita indican correlaciones no significativas.

Diptera de trompa larga:	AT			
	0,52	ct		
	0,53	0,50	al	
Hymenoptera de trompa corta:	AT			
	0,55	ct		
	0,54	0,47	al	
	0,54	0,76	0,60	ll
Lepidoptera:	AT			
	0,16	ft		
	0,57	0,10	al	

DISCUSION

Los resultados obtenidos nos confirmaron que las siete especies de *Chaetanthera* estudiadas no son capaces de generar frutos automáticamente, es decir, tienen una nula o muy poca capacidad de auto-polinizarse o de formar frutos mediante apomixis. Consecuentemente, todas las especies de *Chaetanthera* estudiadas son altamente dependientes de la actividad de polinizadores para la fecundación de sus óvulos. Por lo tanto, el grupo de especies elegido es ideal para determinar si existen diferencias en el grado de generalización entre formas de vida.

La riqueza de polinizadores en anuales y perennes de *Chaetanthera*, fue baja en comparación a la de otras Asteraceae (Johnson & Steiner 2000 y citas ahí, Mani & Saravanan 1999, Proctor *et al.* 1996). Es necesario destacar que los censos de visitantes estudiados en esta tesis abarcaron sólo unos pocos días del período total de floración. Esto podría potencialmente dejar fuera algunos taxos de polinizadores y alterar la frecuencia de visitas observada de cada taxa. Sin embargo, las curvas de acumulación de especies de polinizadores en todas las especies llegaron a una asíntota y sobre éstas se aplicaron modelos de rarefacción. Los resultados de este procedimiento sugieren que el muestreo de los ensambles de polinizadores en cada especie de *Chaetanthera* fue adecuado.

La riqueza de especies de polinizadores en *Chaetanthera* tiende a ser mayor en especies perennes que en anuales, en oposición a nuestras predicciones. Y en cuanto a

grupos funcionales no se encontró evidencia de mayor riqueza en anuales que en perennes. Indagando en la estructura del ensamble de los polinizadores tampoco encontramos evidencia de que las anuales tengan mayor diversidad y uniformidad de especies ni de grupos funcionales de polinizadores respecto a las perennes. Si bien, estudios conducidos en sistemas mediterráneos han encontrado que la diversidad de Hymenoptera (abejas) está fuertemente relacionada con la presencia de especies anuales (ver Petanidou & Vokou 1990, Potts *et al.* 2005 y citas ahí), cuando analizamos la diversidad de polinizadores comparando por orden de insecto, tampoco encontramos visitas diferenciales entre anuales y perennes de *Chaetanthera* (datos no mostrados).

Inicialmente argumentamos que las plantas anuales estarían expuestas a una alta variabilidad en la disponibilidad de polinizadores y que, por consiguiente, necesitarían “asegurar” la actividad de cualquier tipo de polinizador promoviéndose sistemas de polinización generalistas (Waser *et al.* 1996, Herrera 1996, Johnson & Steiner 2000). Sin embargo, esto no se ajusta a lo encontrado en *Chaetanthera*. Una explicación es que nuestros resultados podrían reflejar efectos de la fenología de los insectos polinizadores, la que también sería sensible a factores ambientales particulares (como fecha de inicio y de término de la temporada de lluvias). Se generaría así una sincronía de las abundancias de las plantas y sus polinizadores, resultando en que las anuales no se exponen a mayor variación de la disponibilidad de polinizadores. Es decir, si existiera este acoplamiento de los ciclos biológicos de las anuales y sus polinizadores no habría razón de postular que éstas son más generalistas como lo ha hecho Johnson & Steiner (2000). Efectivamente, en otros ecosistemas mediterráneos se ha documentado que las fluctuaciones de las poblaciones de insectos están afectadas por cambios en la

abundancia y/o disponibilidad de lluvias; y por oscilaciones de la temperatura ambiental (Arroyo *et al.* 1985 en sistemas mediterráneos de altura, Petanidou & Vokou 1990 y Szentkiralyi & Kozar 1991 en sistemas mediterráneos de Europa, pero ver Sánchez-de la Fuente *et al.* 2005). Lamentablemente, estudios en hábitats mediterráneos de Chile, que consideren las abundancias y emergencia de los polinizadores en respuesta a variaciones interanuales en las precipitaciones, no existen.

Nuestros resultados también se pueden observar desde la perspectiva de las plantas perennes. Una explicación de que los sistemas de polinización de las perennes no sean más especializados que aquellos encontrados en anuales puede atribuirse a un efecto filogenético. Cabe recordar que las siete especies incluidas en el estudio pertenecen a un mismo clado. Se puede conjeturar que este grupo de especies proviene de un ancestro con sistema de polinización generalista y que las distintas especies que de él derivaron, independiente de su forma de vida, no experimentaron la presión selectiva necesaria para el desarrollo de sistemas de polinización más especializados.

Sin embargo, a pesar de la falta de diferencias en el grado de generalización entre anuales y perennes, se encontraron diferencias en la morfología floral de estos dos grupos. El concepto “síndrome de polinización” alude cambios morfológicos en función de un grupo específico de polinizador, pero ¿cómo explicar diferencias morfológicas entre anuales y perennes si no se han encontrado diferencias en los sistemas de polinización? Una explicación se vincula con relaciones alométricas (Niklas 1994, Humeau & Thompson 2001), las cuales podrían afectar diferencialmente a especies con distintas forma de vida. Es decir, plantas perennes que tienen tallas mayores respecto a las anuales, presentarían elementos florales de mayor envergadura, como por ejemplo,

cabezuelas florales más grandes. Esto podría explicar una falta de correspondencia entre el despliegue de atributos florales y los sistemas de polinización encontrados en *Chaetanthera*.

Al margen de no confirmar nuestras predicciones respecto al grado de generalización de anuales y perennes, indagamos en la presencia de síndromes de polinización intentando definir sus características en *Chaetanthera*. De esta manera, encontramos ajustes entre tres grupos funcionales de polinizadores y ciertos rasgos florales de las plantas, considerando agrupaciones de especies de *Chaetanthera* resultantes de una ordenación multivariada. Cabe destacar que el concepto de “síndrome de polinización” conlleva la idea de un polinizador principal, el más eficiente (en cuanto a cantidad y/o calidad del servicio). No obstante, en *Chaetanthera* encontramos que si bien existe un conjunto de rasgos florales asociados entre sí, y de ellos con la actividad específica de un tipo de polinizador (cantidad o frecuencia de visitas), este último no necesariamente carga con el título de “polinizador más eficiente”. Esto ocurre ya que las siete especies de *Chaetanthera* presentan bastante diversidad de especies y grupos funcionales de polinizadores, sin que exista la dominancia de algún taxa o grupo funcional específico en varias de ellas.

Por lo tanto, nuestros resultados apoyan la idea de que los síndromes de polinización se manifiestan en la naturaleza con diferentes matices. Es decir, el concepto puede abarcar desde un *nítido* conjunto de rasgos florales relacionado con la llegada de un tipo de *polinizador*, hasta la situación de un conjunto *difuso* de rasgos florales relacionados débilmente entre sí y un polinizador (Waser *et al.* 1996, Gómez 2002, Herrera 2005). Así, en el caso de *C. elegans* y *C. ciliata* norte encontramos lo que

corresponde a síndromes nítidos para Diptera *de trompa larga* y para Hymenoptera *de trompa corta*, independientemente. No obstante, en el caso de *C. brachylepis*, *C. ciliata* sur y *C. serrata* se encontraron “síndromes difusos” de Lepidoptera explicado por relaciones débiles entre los rasgos florales. No obstante, en el caso de las dos primeras, el grupo funcional Lepidoptera puede ser considerado dominante de las visitas de polinizadores, no así en *C. serrata*.

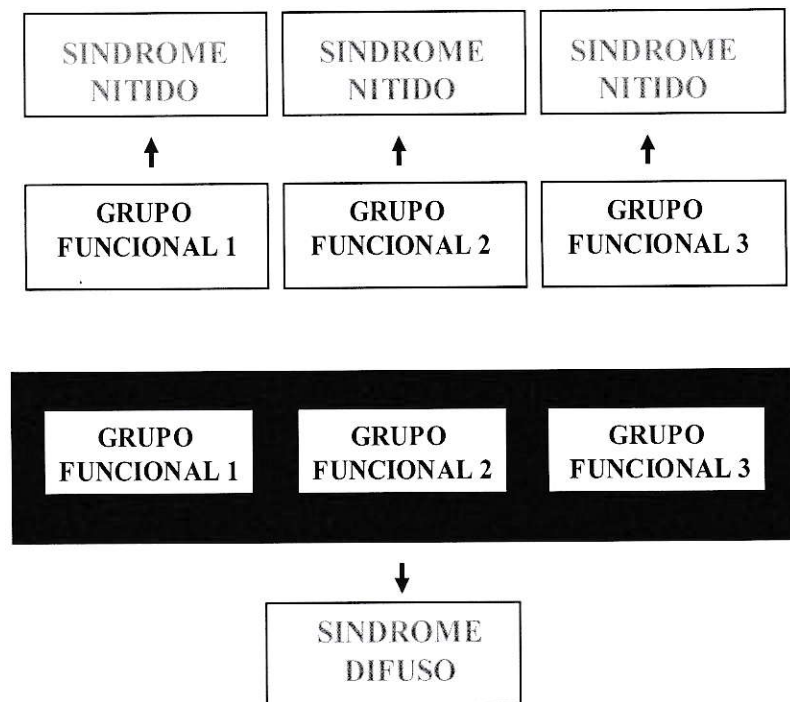


Figura 15 Diagrama que señala dos diferentes variantes en las que se puede presentar un síndrome de polinización. Para una explicación detallada dirigirse al texto.

En esta tesis hemos confirmado que existen diferentes maneras en las que se puede manifestar un síndrome de polinización. Es decir, es posible que un grupo funcional llegue a una planta por rasgos atractores específicos (florales) conformando un síndrome de polinización nítido (Figura 15). Sin embargo, existe la posibilidad de que una planta por medio de sus atractivos florales logre atraer a diferentes grupos funcionales de polinizadores. A este último caso corresponde el concepto “síndrome de polinización difuso”, ya que no es fácil definir aquellos rasgos que atraen a un grupo funcional específico de polinizador y no a otro.

Por otra parte, algunos autores consideran que hay menos oportunidad para que los síndromes surjan cuando los tipos de polinizadores son relativamente similares (Herrera 1988, Fenster *et al.* 2004). Este puede ser un punto importante ya que todos los polinizadores encontrados en *Chaetanthera* son insectos y las diferencias que congregaron a los distintos grupos funcionales fueron consideradas desde el punto de vista del largo de la probóscide (Borrell 2005). De esta manera, el no encontrar relaciones estrechas (síndrome nítidos) en *C. brachylepis*, *C. ciliata* sur y *C. serrata*, basado en la predicción de caracteres morfológicos (sea en plantas o en polinizadores), no significa que tales relaciones no ocurran sino que el juego de caracteres en el análisis puede ser incompleto o inadecuado. Es decir, es posible que el largo de la probóscide no sea suficientemente discriminante para los grupos funcionales de polinizadores ya que simplemente corresponde a la categorización realizada por los observadores. Así mismo, un conjunto de rasgos morfológicos relacionados entre sí podrían ser producto de la arquitectura genética mantenida a nivel de género, más que de la participación directa de

presiones selectivas que ejercen los polinizadores sobre las especies (Wilson *et al.* 1996).

Finalmente, aunque Mani y Saravanan (1999) sostienen que la cabezuela de Asteraceae se ha ido especializando hacia la polinización por mariposas (psicofilia), en publicaciones más recientes se afirma que muchas Asteraceae serían generalistas (Proctor *et al.* 1996). Considerando que la Tribu Mutiseae es una de las más primitivas de la familia Asteraceae, nuestros resultados señalan que al menos en uno de los géneros más primitivos de esta familia es común la estrategia generalistas tanto en anuales como en especies perennes y que los síndromes de polinización se presentan abarcando todo un gradiente desde nítidos a difusos.

BIBLIOGRAFIA

Armbruster W.S. (1992) Phylogeny and the evolution of plant-animal interactions. *BioScience* 42: 12–20.

Arroyo M.T.K., Muñoz M.S., Henríquez C., Pérez F. & Till-Bottraud I. (2006) Erratic pollination, high selfing levels and their correlates and consequences in an altitudinally widespread above-treeline species in the high Andes of Chile. *Acta Oecologica* 30: 248-257.

Arroyo M.T.K., Squeo F.A. & Lanfranco D. (1987) Polinización biótica en los Andes de Chile: Avances hacia una síntesis. En (E. Forero, F. Sarmiento & C. La Rotta, eds.), "Ecología de la Reproducción e Interacciones Planta/Animal". Vol. 2, *Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica*, Editorial Guadalupe. Bogotá, pp. 55-76.

Arroyo M.T.K., Armesto J.J. & Primack R.B. (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. II. Effect of temperature and visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics & Evolution* 149: 187-203.

Arroyo M.T.K., Primack R. & Armesto J. (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany* 69: 82-97.

Baker H.G. (1963) Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science* 139: 877-83.

Barrett S.C.H. & Harder I.D. (1996) Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 73-79.

Bascompte J., Jordano P., Melián C.J. & Olesen J.M. (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceeding of the National Academy of Science of the United State of America* 100: 9383-9387.

Bond W.J. (1994) Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 344: 83-90.

Borrell B.J. (2005) Long tongues and loose niches: evolution of euglossine bees and their nectar flowers. *Biotropica* 37 (4): 664-669.

Cabrera A. (1937) Revisión del género *Chaetanthera* (Compositae). *Revista del Museo de La Plata, Sección Botánica* 1: 87-215.

Cheng C. (2004) Statistical approaches on discriminating spatial variation of species diversity. *Botanical Bulletin Academia Sinica* 45: 339-346.

Darwin C. (1877) *On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilized*. New York, D. Appleton. 2ª edición, 300 pp.

Di Castri F. & Hajek E.R. (1976) *Bioclimatología de Chile*. Imprenta-Editorial de la Universidad Católica de Chile. Santiago. 129 pp.

Ehrlich P.R. & Raven P.H. (1964) Butterflies and plants: A study in co-evolution. *Evolution* 18: 586–608.

Faegri K. & van der Pijl L. (1979) *The Principles of Pollination Ecology*. Tercera edición. Pergamon Press. Oxford, United Kingdom, 244 pp.

Feisinger P. (1983). Coevolution and pollination. En (Futuyama & Slatkin, eds.) "Coevolution". Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, pp 282-292.

Fenster C.B., Ambruster W.S., Wilson P., Dudash M.R. & Thomson J.D. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 35: 375-403.

Gómez J.M. (2002) Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural* 75 (1):105-115.

Gotelli N.J. & Colwell R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.

Grant V. & Grant K.A. (1965) *Flower Pollination in the Phlox Family*. New York: Columbia Univ. Press. 180 pp.

Hargreaves A.L., Johnson S.D. & Nol E. (2004) Do floral syndromes predict specialization in plant pollination systems? An experimental test in an "ornithophilous" African *Protea*. *Oecologia* 140 (2): 295-301.

Herrera C.M. (1988) Variation in mutualism: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95-125.

Herrera C.M. (1996) Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. En (Barrett S.C.H. & Lloyd D.G., eds.) "Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal Pollinated Plants". Chapman and Hall. New York, pp 65-87.

Herrera C.M. (2005) Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany* 92 (1): 13-20.

Hershkovitz, M.A., Arroyo M.T.K., Bell C. & Hinojosa L.F. (2006) Phylogeny of *Chaetanthera* (Asteraceae) reveals both ancient and recent origins of high elevation lineages. *Molecular Phylogeny and Evolution* 260: 1-24.

Humeau L. & Thompson J.G. (2001) The allometry of flower size dimorphism in dioecious *Dombeya* species on La Réunion. *Ecology Letters* 4: 221-228.

Johnson S.D. & Steiner K.E. (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 140-143.

Johnson S.D., Edwards T.E., Carbutt C. & Potgieter C. (2002) Specialization for hawkmoth and long-proboscid fly pollination in *Zaluzianskya* section *Nycterinia* (Scrophulariaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 138: 17-27.

Jordano P. (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.

Krebs C.J. (1985) *Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia*. Segunda Edición. Harper & Row Latinoamericana. México D.F., pp. 495-536.

López E. (1998) Tratamiento de la colinealidad en regresión múltiple. *Psicothema* 10 (2): 491-507.

Magurran, A.E. (1988) *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press. New Jersey, 179 pp.

Mani M.S. & Saravanan J.M. (1999) *Pollination Ecology and Evolution in Compositae (Asteraceae)*. New Hampshire, Science Publishers, 166 pp.

Mayfield M., Waser N.M. & Price M. (2001) Exploring the most effective pollinator principle with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregate*. *Annals of Botany* 88: 591-596.

Mazer S.J. & Delesalle V.A. (1998) Contrasting variation within and covariation between gender-related traits in autogamous versus outcrossing species: alternative evolutionary predictions. *Evolutionary Ecology* 12: 403 - 425.

McCune B. & Mefford, M. J. (1999) PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 4, MjM Software Design. Gleneden Beach. Oregon, 300 pp.

Memmott J. (1999) The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276-280.

Moreno C. E. (2001) Métodos para Medir la Biodiversidad. M & T Manuales y Tesis SEA, volumen 1. Zaragoza, 84 pp.

Muchhala N. (2003) Exploring the boundary between pollination syndromes: bats and hummingbirds as pollinators of *Burmeistera cyclostigma* and *B. tenuiflora* (Campanulaceae) *Oecologia* 134: 373-380.

Muñoz M.S. (2003) Biología reproductiva de *Chaetanthera euphrasioides* (Asteraceae) en un gradiente altitudinal, Cordillera de los Andes, Chile Central, 33° S. Tesis de grado de Licenciatura en Biología. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso.

Neter J. & W. Wasserman (1974) *Applied Linear Statistical Models*. Richard D. Irwin Inc. Illinois, 842 pp.

Niklas K. (1994) *Plant Allometry*. The University of Chicago Press. Chicago, USA, 395 pp.

- Nilsson L. A. (1988) The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334: 147-149.
- Ollerton J. (1996) Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology* 84: 767-769.
- Pellmyr O. (2003) Yuccas, yucca moths and coevolution: a review. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90:35-55.
- Pérez F., Arroyo M.T.K., Medel R. & Hershkovitz M.A. (2006) Ancestral reconstruction of flower morphology and pollination systems in *Schizanthus* (Solanaceae) *American Journal of Botany* 93 (7): 1029-1038.
- Petanidou T. & Vokou D. (1990) Pollination and pollen energetics in Mediterranean ecosystems. *American Journal of Botany* 77: 986–992.
- Potts S.G., Vulliamy B., Dafni A., Ne'eman G. & Willmer P. (2005) Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84 (10) 2628-2642.
- Proctor M., Yeo P. & Lack A. (1996) *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Portland, Oregon, 479 pp.
- Ruiz-Zapata T. & Arroyo M.T.K. (1978) Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.
- Sahli H. F. & Conner J. K. (2006) Characterizing ecological generalization in plant-pollination systems, *Oecologia* 148 (3): 365-372.

Sánchez-La Fuente A., Guitán J., Medrano M., Herrera C.M., Rey P.J. & Cerda X. (2005) Plant Traits, environmental factors, and pollinator visitation in winter-flowering *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *Annals of Botany* 96: 845-852.

Schemske D.W. & Horvitz C.C. (1984) Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science* 225: 519-521.

Sih A & Baltus M. (1987) Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679-1690.

Sowing P. (1989) Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinators communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia* 78: 550-558.

Stebbins G.L. (1970) Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annual Review in Ecology & Systematics* 1: 307-326.

Szentkiralyi F. & Kozar F. (1991) How many species are there in apple insect communities? Testing the resource diversity and intermediate disturbance hypotheses. *Ecological Entomology* 16: 491-503.

Temeles E.J., Pan I.L., Brennan J.L. & Horwitt J.N. (2000) Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science* 289: 441-443.

Utelli A.B. & Roy B.A. (2000) Pollinator abundance and behavior on *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae): an analysis of the quantity and quality components of pollination. *Oikos* 89: 461-470.

Van der Pijl L. (1961) Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44-59.

Waser N.M. & Ollerton J. (2006) *Plant-pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*. Chicago IL. University of Chicago Press, 445 pp.

Waser N.M., Chittka L., Price M.V., Williams N.M. & Ollerton J. (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.

Willott S.J. (2001) Species accumulation curves and the measure of sampling effort. *Journal of Applied Ecology* 38: 484-486.

Wilson P., Castellanos M.C., Hogue J.N., Thomson J.D. & Armbruster W.S. (2004) A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. *Oikos* 104: 345-361.

Wilson P. & Thomson J.D. (1996) How do flowers diverge? En (Lloyd D.G. & S.C.H. Barrett, eds.) "Floral biology". Chapman and Hall. New York, pp 88-111.

Wright M.G. (1994) Seed set in *P. laurifolia* following insect v/s insect and bird pollination - a quality difference? *South African Journal of Science* 90: 199.

Zar J. (1996) *Biostatistical Analysis*. Tercera edición. Prentice-Hall, Englewood Cliffs New Jersey, 660 pp.

Zhang L., Barrett SC., Gao J., Chen J., Cole W., Liu Y., Bai Z. & Li Q. (2005) Predicting mating patterns from pollination syndromes: the case of "sapromyophily" in *Tacca chantrieri* (Taccaceae). *American Journal of Botany* 92: 517-524.

ANEXO

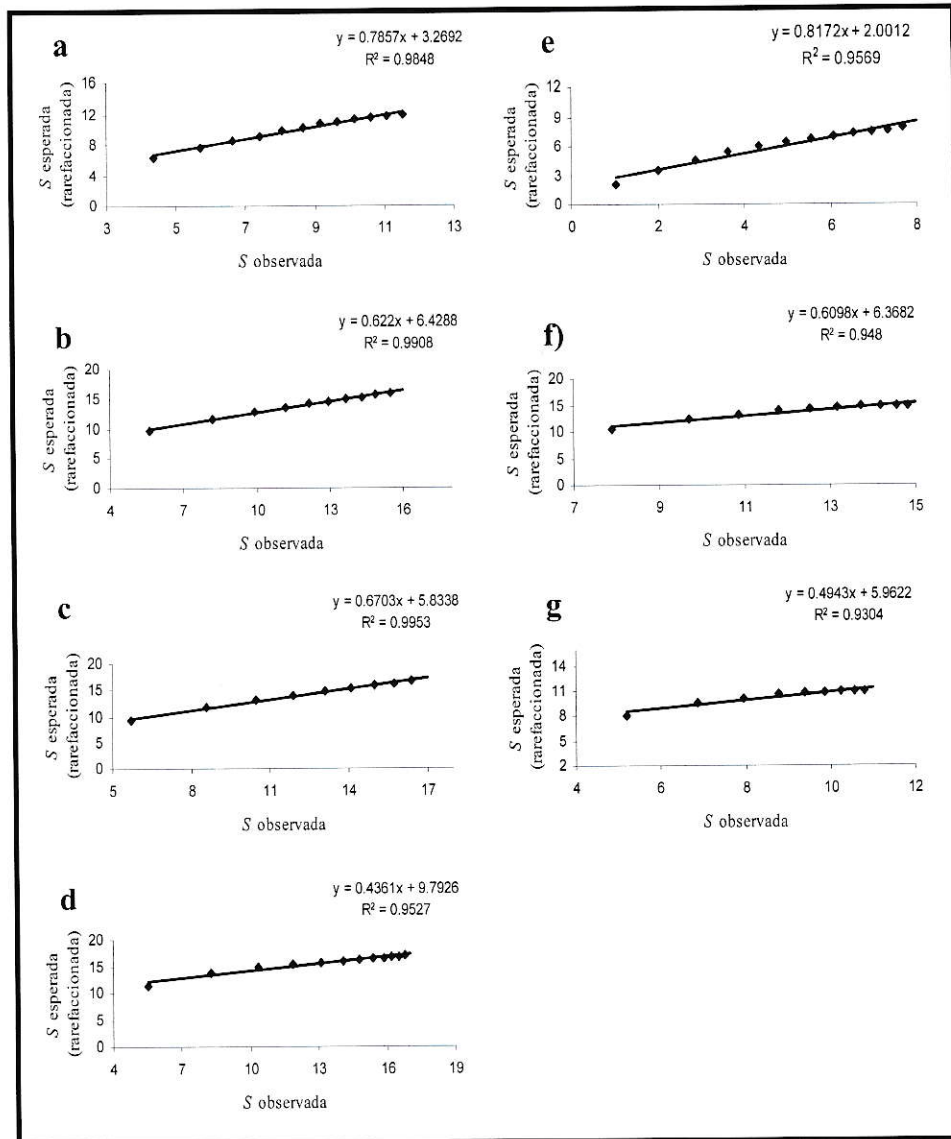


Figura A Riqueza esperada versus riqueza esperada de polinizadores, utilizando rarefacción basada en las muestras. a), b), c) y d) corresponden a las perennes *C. serrata*, *C. brachylepis*, *C. elegans* y *C. chilensis*, respectivamente. e), f) y g) son las anuales *C. incana*, *C. ciliata* sur y *C. ciliata* norte.

Tabla A Regresiones múltiples por pasos de rasgos morfológicos florales versus la frecuencia absoluta por cabezuela de visitas de grupos funcionales de polinizadores, considerando las especies de *Chaetanthera* agrupadas en la Figura 14. Rasgos incluidos en el análisis aparecen en el texto. R y R^2 son los coeficientes de regresión múltiple y de determinación múltiple, respectivamente.

	R	R^2	F	p -valor
Diptera de trompa larga	0,35	0,13	2,54 ^(3,86)	0,010
Diptera de trompa corta	0,24	0,06	4,20 ^(1,68)	0,041
Hymenoptera de trompa corta	0,63	0,40	5,77 ^(4,35)	0,001
Hymenoptera de trompa larga	0,42	0,17	2,40 ^(2,23)	0,113
Lepidoptera	0,37	0,14	6,52 ^(3,121)	0,000

Tabla B Presencia de taxas agrupadas en grupos funcionales de polinizadores en especies anuales y perennes de *Chaetanthera*.

	Especies de <i>Chaetanthera</i>						
	Perennes				Anuales		
	<i>C. serrata</i>	<i>C. brachylepis</i>	<i>C. elegans</i>	<i>C. chilensis</i>	<i>C. ciliata sur</i>	<i>C. incana</i>	<i>C. ciliata norte</i>
Coleoptera							
Buprestidae sp. 1	0	0	0	0	0	0	1
Coccinellidae sp. 1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Lichnia limbata</i>	0	0	0	0	0	0	1
Diptera							
(de trompa corta)							
Dolichogina sp. 1	0	1	1	0	0	0	0
Eristalis sp. 1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Mesograpta philippii</i>	0	1	1	0	0	0	0
Sarcophagidae sp. 1	0	0	0	0	1	0	0
Syrphidae sp. 1	0	0	1	0	0	0	0
Syrphidae sp. 2	0	0	1	0	0	0	0
Syrphidae sp. 3	0	0	1	0	0	0	0
Syrphidae sp. 4	0	0	0	0	0	1	0
Tachinidae sp. 1	1	0	0	0	0	0	0
Tachinidae sp. 2	1	0	0	0	0	0	0
Tachinidae sp. 3	0	0	0	0	0	0	1
Tachinidae sp. 4	0	0	1	0	0	0	0
Tachinidae sp. 5	0	0	1	0	0	0	0
Diptera							
(de trompa larga)							
Bombyliidae sp. 1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Bombylius flavescens</i>	1	1	0	1	1	0	0
Bombylius sp. 1	0	0	0	0	1	0	0
Bombylius sp. 2	0	0	1	0	0	0	1
<i>Geron canus</i>	0	1	0	1	1	0	0
Nemestrinidae sp. 1	0	1	0	0	1	0	0
Nemestrinidae sp. 2	0	1	0	0	0	1	0
Trichophthalma sp.	1	0	0	0	0	0	0
<i>Villa fucata</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Villa gayi</i>	0	0	1	1	0	1	0
<i>Villa hipoxantha</i>	0	0	1	1	0	0	0
<i>Villa rufiventris</i>	1	0	1	1	1	1	1
<i>Villa semitristis</i>	0	0	0	1	0	0	1

Hymenoptera**(de trompa corta)**

<i>Acamptopoeum submetallicum</i>	1	0	0	0	1	0	0
Andrenidae sp. 2	0	0	0	0	0	1	0
Andrenidae sp. 1	0	0	0	0	0	0	1
Apoidea sp. 1	0	1	0	0	0	0	0
Apoidea sp. 2	0	1	0	0	0	0	0
Apoidea sp. 3	0	0	0	1	0	0	0
Colletidae sp. 1 (H)	0	1	0	0	0	0	0
Colletidae sp. 1 (H)	0	0	1	0	0	0	0
Colletidae sp. 1 (M)	0	0	1	0	0	0	0
Colletidae sp. 1 (M)	0	0	0	1	0	0	0
Halictidae sp. 1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Liopoeum hirsutulum</i>	0	1	0	0	0	0	0
Meleptoides sp. 1	0	0	0	1	0	0	0
Psaenytia sp. 1	0	1	0	0	0	0	0

Hymenoptera**(de trompa larga)**

<i>Apis mellifera</i>	0	1	1	1	1	1	0
<i>Diadasia chilensis</i>	0	0	0	0	1	0	0
Herpestogtigma sp. 1	0	0	0	1	0	0	0
Hypodineus sp. 1	0	0	1	0	0	0	0
Sphecidae sp. 1	0	0	0	0	0	0	1
Sphecidae sp. 2	0	0	0	0	0	0	1
Vespidae sp.1	0	0	0	0	1	0	0

Lepidoptera

<i>Auca coctei coctei</i>	1	1	0	0	1	0	0
<i>Colias vautieri vautieri</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cosmosatyrus chilensis chilensis</i>	0	1	1	1	0	0	0
<i>Euptoieta claudia hortencia</i>	1	0	0	0	1	0	0
Hesperiidae sp. 1	0	0	0	0	0	1	0
Hylephila sp.1	1	0	1	1	1	0	1
Hylephila sp.2	0	1	0	0	0	0	0
Tineoidea sp. 1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Vanesa carye</i>	0	0	0	1	0	0	0

