

UCH-FC
MAG-EBE
C.422
C.1

EFFECTOS DE LA MASA COPORAL, FENOLOGÍA Y FORMA DE VIDA SOBRE LA TOPOLOGÍA DE UNA RED DE INTERACCIÓN PLANTA-POLINIZADOR.

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

PABLO ANDRÉS CÉSPEDES CARREÑO

Julio 2013

Director de tesis: Dr. Rodrigo Medel C.

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE MAGÍSTER

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

PABLO ANDRÉS CÉSPEDES CARREÑO

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el Examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 19 de Diciembre del año 2012.

Director de Tesis:

Dr. Rodrigo Medel

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dra. Mary Kalin

Dra. Fernanda Pérez



The image shows three handwritten signatures on dotted lines. The first signature is for Dr. Rodrigo Medel. The second and third signatures are for members of the Thesis Evaluation Commission. To the right of the signatures is a circular stamp that reads "FACULTAD DE CIENCIAS" at the top, "BIBLIOTECA CENTRAL" in the center, and "U. DE CHILE" at the bottom, flanked by two stars.

*A mi mujer Carolina y a mi hijo Facundo,
a mi hermano Cristian*

y

a mis padres Bernardita y Juan

por ser una fuente inagotable del amor que impulsa mi vida.





Nací el 21 de septiembre de 1980 en la ciudad de Melipilla, Chile. Inicé mis estudios básicos en el Colegio San Agustín de Melipilla y posteriormente la enseñanza media en el liceo de Aplicación de Santiago. Ingresé a la carrera de Pedagogía y Licenciatura en Biología en la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación donde descubrí mi pasión por los temas evolutivos. Posteriormente ingresé al programa de Magíster en Ciencias Biológicas y Diplomado en Restauración ambiental de la Universidad de Chile. Logré formar mi Consultora Ambiental Econetwork en honor a lo aprendido en este proceso. Deseo continuar mis estudios de Doctorado prontamente.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más profunda gratitud a mis Padres que me brindaron siempre un hogar acogedor y la tranquilidad que se necesita para tomar buenas decisiones. A mi hermano quien ha sido mi mejor maestro por su apoyo constante. A mi tío Rubén porque a través de un sencillo experimento despertó en mí la pasión por la naturaleza y la investigación.

Agradezco al Dr. Rodrigo Medel por apoyarme durante este proceso y por la oportunidad de trabajar en su Laboratorio donde conocí valiosos compañeros que ahora son mis amigos.

A Maureen Murúa, Gioconda López y Claudia Espinoza por su invaluable amistad y apoyo académico. Agradezco el financiamiento para el desarrollo de esta tesis otorgado por el proyecto Anillo en Ciencia y Tecnología ACT 34/2006 el cual financió en su totalidad esta investigación.

Quisiera agradecer en forma especial a mi maestro y amigo Dr. Daniel Frías por que ha sido la persona más influyente en mi carrera y por el tremendo valor de su lealtad, amistad y confianza.

Mi más profundo agradecimiento en este proceso es para mi amigo Dr. Antonio Rivera por sus valiosas enseñanzas tanto académicas como humanas, por su paciencia y preocupación por mis estudios.

Finalmente quiero agradecer a quienes vivieron y cuidaron mis desvelos al término de este proceso, mi Mujer Carolina y a mi hijo Facundo que en su vientre se movió para darme tranquilidad la noche que terminaba esta tesis que ahora presento.

ÍNDICE

ÍNDICE	v
LISTA DE TABLAS	vi
LISTA DE FIGURAS	vii
RESUMEN	x
ABSTRACT	xi
INTRODUCCIÓN	1
Objetivos Generales.....	9
Objetivos Específico.....	9
Hipótesis.....	10
MÉTODOS	11
Sitio de Estudio.....	11
Descriptores de nodo.....	13
Descriptores de red.....	14
Análisis estadísticos.....	15
Análisis de regresión con método comparativo usando GEE.....	15
Correlación entre matrices de similitud ecológicas.....	16
RESULTADOS	19
Estudio en insectos.....	19
Análisis de regresión con método comparativo usando GEE en insectos.....	22
Correlación entre matrices de similitud ecológicas en insectos polinizadores.....	27
Estudio en plantas.....	30
Test de ANDEVA y regresión lineal para plantas.....	32
Análisis de regresión con método comparativo usando GEE en plantas.....	36
Correlación entre matrices de similitud ecológicas en insectos plantas.....	38
DISCUSIÓN	40
CONCLUSIÓN	48
REFERENCIAS	50

LISTA DE TABLAS

TABLA 1	Valores de autocorrelación filogenética para descriptores de red y nodos a distintos niveles taxonómicos en insectos polinizadores.	20
TABLA 2	Valores de regresión lineal, con y sin corrección taxonómica para relaciones entre descriptores de red y nodos.	22
TABLA 3	Test de Mantel y test parcial de Mantel para las matrices de distancia taxonómica, fenológica y de interacción en insectos polinizadores.	28
TABLA 4	Valores de autocorrelación taxonómica para descriptores de red y nodos a distintos niveles taxonómicos en plantas.	30
TABLA 5	Comparación de grado entre formas de vida de plantas mediante test de Tukey.	32
TABLA 6	Comparación de intensidad de interacción entre formas de vida de plantas mediante test de Tukey.	34
TABLA 7	Valores de regresión lineal, con y sin corrección taxonómica para relaciones entre descriptores de red y nodos en plantas.	36
TABLA 8	Test de Mantel y test parcial de Mantel para las matrices de distancia taxonómica, fenológica y de interacción en plantas.	39
TABLA 9	Base de datos de Insectos de la Reserva Nacional Los ruiles.	57
TABLA 10	Base de datos de Plantas de la Reserva Nacional Los ruiles.	60

LISTA DE FIGURAS



FIGURA 1	Vista de la reserva Nacional Los Ruiles.	11
FIGURA 2	Grado de centralización y densidad de interacciones de la Reserva Nacional Los Ruiles.	12
FIGURA 3	Taxograma de las especies de insectos polinizadores presentes en este estudio elaborado en base a información taxonómica.	19
FIGURA 4	Gráficos de autocorrelación taxonómica para los descriptores de red y nodos. (a) Masa corporal, (b) Extensión fenológica, (c) intensidad, (d) grado.	21
FIGURA 5	Resultado de la relación entre masa corporal y grado de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.	23
FIGURA 6	Resultado de la relación entre masa corporal e intensidad de interacción de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.	24
FIGURA 7	Resultado de la relación entre masa corporal y extensión fenológica de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.	24
FIGURA 8	Resultado de la relación entre grado e intensidad de interacción de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.	25
FIGURA 9	Resultado de la relación entre grado y extensión fenológica de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.	26
FIGURA 10	Resultado de la relación entre extensión fenológica e intensidad de interacción de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.	27

FIGURA 11	Diagrama de las relaciones entre descriptores de nodos de insectos polinizadores.	29
FIGURA 12	Taxograma de las especies de insectos polinizadores presentes en este estudio elaborado en base a información taxonómica.	30
FIGURA 13	Correlograma de Grado para plantas.	31
FIGURA 14	Correlograma de intensidad de interacción para plantas.	31
FIGURA 15	Correlograma de la extensión de la fenología de floración para plantas.	31
FIGURA 16	Resultados (media \pm error estándar) del grado entre formas de vida de plantas visitadas por insectos polinizadores, utilizando test de ANDEVA	32
FIGURA 17	Resultados (media \pm error estándar) de la intensidad de interacción entre formas de vida de plantas visitadas por insectos polinizadores, utilizando test de ANDEVA	33
FIGURA 18	Resultados (media \pm error estándar) de la extensión fenológica entre formas de vida de plantas visitadas por insectos polinizadores, utilizando test de ANDEVA	35
FIGURA 19	Resultado de la relación entre grado e intensidad de interacción de plantas visitadas mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.	37
FIGURA 20	Resultado de la relación entre extensión de la fenología de floración y grado de plantas visitadas mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.	37

FIGURA 21	Resultado de la relación entre extensión de la fenología de floración e intensidad de interacción de plantas visitadas mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.	38
FIGURA 22	Diagrama de la relación entre fenología y taxonomía de plantas y el ensamble de insectos.	39

RESUMEN

Los polinizadores suelen interactuar con un subconjunto restringido del pool de especies de plantas. Esto se debe, en parte, a que existen interacciones prohibidas provocadas por desajustes fenotípicos y fenológicos entre las especies, lo cual restringe las interacciones observadas a solo una fracción del total posible. Esta investigación aporta evidencia sobre la manera en que la fenología, la historia evolutiva, el tamaño corporal de insectos y la forma de vida de plantas, podrían representar restricciones que condicionan la topología de la red de interacciones planta-animal del Bosque Maulino, en la Reserva Nacional Los Ruiles (VII Región).

En el estudio se analizó por medio de regresión lineal la relación entre los atributos de nodos con descriptores de red, como el grado y la intensidad de interacción. Se usó una prueba de Mantel para evaluar la correlación entre las matrices de similitud fenológica, taxonómica y de interacciones entre insectos y plantas. Con el fin de controlar el efecto del parentesco evolutivo de las especies, se analizó la relación entre pares de variables por método comparado usando GEE (Generalized Estimating Equations).

Los resultados indican que la masa corporal de un insecto no es indicador de su grado de generalización pero sí lo es su extensión fenológica. El grado de generalización entre árboles, arbustos y herbáceas difirió significativamente, lo que sugiere que los niveles de especialización dependen de la forma de vida de las especies de plantas. Se concluye que la fenología más que el ajuste fenotípico serían relevantes en dar cuenta del número de especies interactuantes y su intensidad de interacción.

ABSTRACT

Pollinators often interact with a restricted subset of the pool of plant species. Due, in part, to forbidden interactions induced by phenotypic and phenological mismatches between species, restricting the observed interactions to a fraction of the possible total. This research provides evidence of how phenology, evolutionary history, body size of insects and plant life form could represent constraints that determine the topology of the plant-animal interactions network of the Maulino Forest in Los Ruiles National Reserve (Region VII).

In this study we used linear regressions to analyze the relationship between attributes of nodes and network descriptors (such as the degree and intensity of interaction). A Mantel test was used to assess the correlation between matrices of phenological and taxonomic similarities, and interactions between insects and plants. In order to monitor the effect of evolutionary kinship of species, we analyzed the relationship between pairs of variables by comparative method using GEE (Generalized Estimating Equations).

The results indicate that the body mass of an insect is not indicative of the degree of generalization, but of its phenological extension. The degree of generalization among trees, shrubs and herbaceous differ significantly, suggesting that levels of specialization depend on the life form of plant species. We conclude that phenology would be more relevant than the phenotypic adjustment in order to explain the number of interacting species and the intensity of interaction.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones mutualistas, tales como la polinización y la dispersión de semillas son un componente importante en el funcionamiento y mantención de los ecosistemas terrestres, ya que de estos procesos depende en gran parte la reproducción y el reclutamiento exitoso de varias especies de plantas. Además, un número importante de especies animales dependen estrechamente de los recursos que las plantas les proveen alrededor de sus estructuras reproductivas (Waser y Ollerton, 2006; Levey et al., 2002).

La aproximación de redes complejas al estudio de interacciones ecológicas ofrece herramientas útiles para analizar los patrones de interacción interespecíficos de dos o más niveles tróficos a escala comunitaria. Se sustenta en la teoría de redes y parte del supuesto que el funcionamiento de los sistemas ecológicos se comprende sólo parcialmente si se centra exclusivamente en el estudio de especies aisladas, ya que el comportamiento de todo el sistema muestra propiedades más allá de la suma de sus partes. La filosofía holista que subyace al estudio de las redes ecológicas es un componente importante de preguntas más generales relacionadas con evolución, funcionamiento y estabilidad de los sistemas biológicos complejos (Solé y Bascompte, 2006; Levin, 2006).

Estudios de redes mutualistas han descubierto algunas propiedades estructurales aparentemente generales, tales como la desigual distribución de enlaces por especies (muchas especies con pocos enlaces y pocas especies con muchos enlaces) (Jordano et al. 2003, Vázquez y Aizen, 2004), la organización anidada de la matriz de interacción (Bascompte et al. 2003), la frecuente aparición de interacciones asimétricas (Vázquez y Aizen 2004, Bascompte et al. 2006) y que muchas especies de plantas son visitadas por grupos taxonómicamente diversos de polinizadores, y muchas especies de polinizadores visitan varias especies de plantas (Herrera, 1996; Waser et al., 1996). La hipótesis de los enlaces prohibidos postula que los patrones de la red son el resultado de las restricciones a las interacciones impuestas por la complementariedad fenotípica, fenológicas, de distribución espacial y las relaciones filogenéticas de las especies (Jordano et al. 2003, Rezende et al. 2007, Stang et al. 2007). Por ejemplo, dos especies no pueden interactuar si sus fenologías no se superponen, a pesar de lo que su abundancia predice. Esto obedecería a la existencia de restricciones biológicas en la conexión entre especies interactuantes.

Discrepancias debido a las diferencias en el tamaño corporal (Jordano et al., 2006), o por alometría, en el tamaño de las partes del cuerpo pertinentes entre las especies interactuantes, puede hacer que estas interacciones sean físicamente "prohibidas" y expliquen algunas de las interacciones ausentes que se observan en redes ecológicas. Se ha demostrado que el número de plantas con que una hormiga interactúa (i.e. su grado) incrementa con su tamaño corporal. El tamaño corporal de la hormiga

puede, por tanto, predecir el volumen de néctar extrafloral que transportan de las plantas con las que interactúan (Chamberlain & Holland, 2009). La medición del tamaño corporal provee un medio relativamente simple de encapsular y condensar una amplia cantidad de información biológica embebida dentro de una red ecológica, ya que captura muchos aspectos de la ecología de las especies. El tamaño corporal provee un sustituto útil de medida del nicho de cada especie y por extensión, de redes ecológicas completas (Woodward et al., 2005). Se ha señalado para varios taxas que la distancia de forrajeo incrementa con el tamaño corporal.

Otra métrica relacionada con el grado de una especie corresponde a la fuerza de interacción definida como la suma de las dependencias de los animales sobre una planta, o de las especies de plantas sobre un animal específico. La fuerza de interacción representa una medida de la importancia de una especie para el otro set de especies y aunque relacionadas positivamente, la fuerza de interacción incrementa más rápido que el grado de las especies (Bascompte et al. 2006). Por otro lado, mientras una especie de planta puede depender casi exclusivamente de una determinada especie de polinizador, el polinizador puede depender débilmente de la especie de planta y visitar otras plantas presentes en la comunidad para satisfacer sus requerimientos energéticos a través de los recursos florales consumidos (Jordano et al. 2003). Muchas plantas dependen totalmente o en parte de los animales polinizadores para su reproducción y existen estudios de correlación de las relaciones entre el patrón temporal de la producción de flores, las visitas de los polinizadores y el éxito reproductivo de las plantas (De Jong y

Klinkhamer, 1991; Johnston, 1991, Elzinga, 2007).

Otras interacciones prohibidas se deberían a restricciones fenológicas, es decir, los estados adultos de insectos polinizadores no coinciden temporalmente con la floración de las plantas, motivo por el cual no se registraría interacción entre ambas especies (Jordano, 2006). Durante casi 100 años, los ecólogos de plantas han tratado de explicar la estacionalidad de la floración en las plantas polinizadas por animales (Rathcke 1983; Waser, 1983; Rathcke y Lacey, 1985.) La mayoría de los estudios empíricos y teóricos han seguido la sugerencia de Robertson (1895), de que el tiempo de floración es modificado por selección natural mediada por polinizadores, lo que permitiría disminuir la competencia por polinizadores entre especies de plantas y la contaminación polínica entre especies de plantas polinizadas por una misma especie de polinizador. El trabajo de Robertson (1895, 1924) fue consistente con el énfasis actual sobre la función selectiva de los polinizadores en la evolución del tiempo de floración. Sin embargo, al apreciar la importancia de los efectos del parentesco filogenético de un grupo de plantas en el tiempo de floración sugerida por Clarke (1893), analiza: "Cada grupo natural [de plantas con flores] tiene una posición definida que comienza en un momento dado, se incrementa hasta un punto máximo y luego disminuye hasta que todos sus miembros están fuera de la floración. Sus estaciones no coinciden pero se superponen" (Robertson, 1924). Tanto Clarke (1893) y Robertson (1924) asumen que el tiempo de floración es un rasgo que depende en gran parte de la herencia filogenética de un grupo de especies de plantas. Por lo tanto, es esperable según este supuesto, que una mayor fracción de

interacciones nulas en polinización y dispersión de semillas sean explicadas por la falta de coincidencias fenológicas. Por otro lado, la duración de la fenología tanto de plantas como de insectos podría ser un factor importante que determinaría el grado de generalización.

La duración de floración es otro aspecto fenológico de gran importancia, tanto para la reproducción de plantas y el suministro de alimentos de los polinizadores (Hegland et al., 2009). Estudios han determinado que la duración de la fenología de floración y el nivel de enlace están correlacionados. Una fenología de floración más prolongada de una especie se traduce en más días de potencial interacción con nuevas especies y un incremento en el nivel de enlace (Olesen et al., 2008). Se ha constatado que la fenología varía entre formas de vida en plantas, y están fuertemente asociadas con la duración del día o temperatura de los meses anteriores, esto sugiere que las plantas reciben sus señales fenológicas antes de generar su respuesta fenológica (Marques et al., 2004).

Entender los patrones de interacción desde una perspectiva biológica requiere una combinación de información filogenética e información de rasgos ecológicos de las especies para estimar los efectos de la asociación (Ives & Godfray 2006). La señal filogenética es la tendencia de las especies relacionadas en la filogenia a tener similares propiedades de red (Blomberg et al. 2003, Freckleton et al. 2002, Garland et al. 2005, Ives & Godfray 2006, Lewinsohn et al. 2005). Encontrar una señal filogenética nos informa sobre la medida en que la historia evolutiva pasada determina tanto la posición de las especies en la red (e.g. su grado y

con quien interactúa) y la arquitectura de la red completa. El papel de la historia evolutiva pasada para explicar los patrones de la red pone de manifiesto las limitaciones de las explicaciones basadas exclusivamente en los factores ecológicos últimos (Ives & Godfray 2006; Rezende et al. 2007a, b).

El valor que toma un rasgo en un conjunto de especies será más similar entre especies cercanamente emparentadas que entre especies alejadas filogenéticamente, lo que viola el supuesto de independencia entre observaciones al realizar inferencia estadística cuando se compara este rasgo a nivel interespecífico (Felsenstein 1985). Es posible construir un modelo estadístico que permita considerar esta dependencia filogenética entre especies de tal manera que después de considerar el efecto de la filogenia sobre los valores del rasgo, la varianza no explicada por el modelo (i.e. los residuales del modelo) se pueden usar como medida de la variación del rasgo independiente de la filogenia (Felsenstein, 1985),

La comparación de especies es parte central de muchos problemas biológicos. En la actualidad, uno de los principales puntos de la teoría de la evolución por selección natural de Darwin (1859) fue el de la variabilidad de los rasgos, indicando que: “especies de amplio rango [i.e. gran área de distribución geográfica], muy difusas [i.e. poblaciones separadas por barreras geográficas] y comunes [i.e. abundantes] varían mucho”. Más recientemente, las relaciones de escalamiento y alometría han sido ampliamente usadas en biología y fisiología (Calder, 1983; Peters, 1983; Schmidt-

Nielsen, 1984). Tradicionalmente, estas relaciones fueron estudiadas usando métodos estadísticos (principalmente regresiones lineales) en los cuales se asumía que los rasgos de las especies correspondían a observaciones independientes. Sin embargo y como se planteó antes, el o los rasgos de un conjunto de especies no son observaciones independientes por la historia evolutiva que las relaciona filogenéticamente de manera heterogénea y no independiente unas de otras. Varios métodos han sido propuestos para analizar datos comparativos interespecíficos tomando en cuenta esta dificultad (ver Cheverud et al., 1985; Felsenstein, 1985; Grafen, 1989; Gittleman & Kot, 1990; Lynch, 1991; entre otros).

El método de contrastes filogenéticamente independientes sustituye los datos originales colectados por un set de contrastes entre pares de especies hermanas y entre pares de nodos en la filogenia reconstruida (Felsenstein, 1985). Los estados del carácter en los nodos son reconstruidos bajo un modelo de evolución aleatoria (Felsenstein, 1985). Este método es ciertamente el más ampliamente utilizado para enfrentar el problema de la no independencia de observaciones entre especies. Una seria limitación con la aplicación del método comparado es que incluso cuando el número de secuencias de genes incrementa exponencialmente, las mejores filogenias para muchos organismos son las taxonomías (Kelly y Woodward, 1996).

En esta investigación se aporta evidencia empírica sobre cómo el tamaño corporal y la fenología de insectos visitantes florales, así como la fenología y la forma de vida de

angiospermas de una red de interacción bien muestreada, pueden dar cuenta de importantes restricciones que explican la ausencia de interacciones entre pares de especies, considerando sus relaciones taxonómicas. La red interacción planta-polinizador está construida en el bosque nativo de la Reserva Nacional Los Ruiles en la VII Región,

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la relación entre el tamaño corporal y la fenología de insectos polinizadores, así como entre la fenología y forma de vida de plantas, con respecto a descriptores de una red de interacción planta-polinizador, tales como el grado e intensidad de interacción y evaluar si se constituyen como restricciones para la interacción entre especies.

Objetivos específicos

- Evaluar la relación entre la extensión de la fenología de forrajeo, masa corporal, grado e intensidad de interacción de los insectos polinizadores y evaluar la señal filogenética de dichos descriptores.
- Evaluar la relación entre la extensión de la fenología floral, forma de vida, grado e intensidad en plantas y evaluar la señal filogenética de dichos descriptores.
- Evaluar con test parcial de mantel si hay relación entre matrices de similitud ecológicas (i.e. de especies de plantas interactuantes y sobreposición fenológica) de insectos polinizadores y su similitud taxonómica.
- Evaluar con test parcial de mantel si hay relación entre matrices de similitud ecológicas (i.e. de especies de insectos interactuantes y sobreposición fenológica) de plantas y su similitud taxonómica.

HIPÓTESIS

H1: El número de plantas con las cuales un polinizador interactúa debiera incrementar con el tamaño corporal.

H2: El número de especies de plantas con las cuales un polinizador interactúa debiera incrementar en relación a la extensión de la fenología de forrajeo del polinizador

H3: Insectos emparentados taxonómicamente tenderían a tener fenologías similares y a visitar especies de plantas similares.

H4: El número de especies de insectos con las cuales una especie de planta interactúa debería incrementar en relación a la extensión de su fenología de floración.

H5: Existirían diferencias tanto en grado como en intensidad de interacción entre plantas con formas de vida arbórea, arbustiva y herbácea (perenne y anual).

H6: Plantas similares taxonómicamente debieran presentar fenologías similares y ser visitadas por un ensamble de insectos parecidos por acoplamiento temporal.

Métodos



Figura 1. Vista de la reserva Nacional Los Ruiles.

Sitios de estudio

El estudio en terreno se efectuó entre los meses de octubre de 2007 y marzo de 2008 en la Reserva Nacional Los Ruiles, Comuna de Cauquenes, VII Región ($35^{\circ} 50' S$, $72^{\circ} 30' O$). La Reserva Nacional Los Ruiles es un área protegida administrada por la Corporación Nacional Forestal (CONAF), creada para proteger 24 ha de bosque nativo. La especie dominante es el hualo (*Nothofagus glauca*), el cual forma asociaciones mixtas con lingue (*Persea lingue*) y avellano (*Gevuina avellana*) en laderas méxicas y

fondos de quebradas, y con roble (*Nothofagus obliqua*) y ruil (*Nothofagus alessandrii*) en hábitat más secos. En el interior del bosque incluye además diversas especies de enredaderas, hierbas y pequeños arbustos. En este lugar se tomaron los datos que permitieron construir una red de interacción planta-polinizador con la comunidad de plantas con flor e insectos visitantes observados dentro de la Reserva. Los datos contenidos en la presente tesis pertenecen al Proyecto Anillo PBCT ACT 34/2006. “Estructura de redes mutualistas en bosques fragmentados” (ver Fig. 2) y representan una fracción del total de datos que incluye fragmentos de bosque nativo y plantaciones de pino que no son parte de esta tesis.

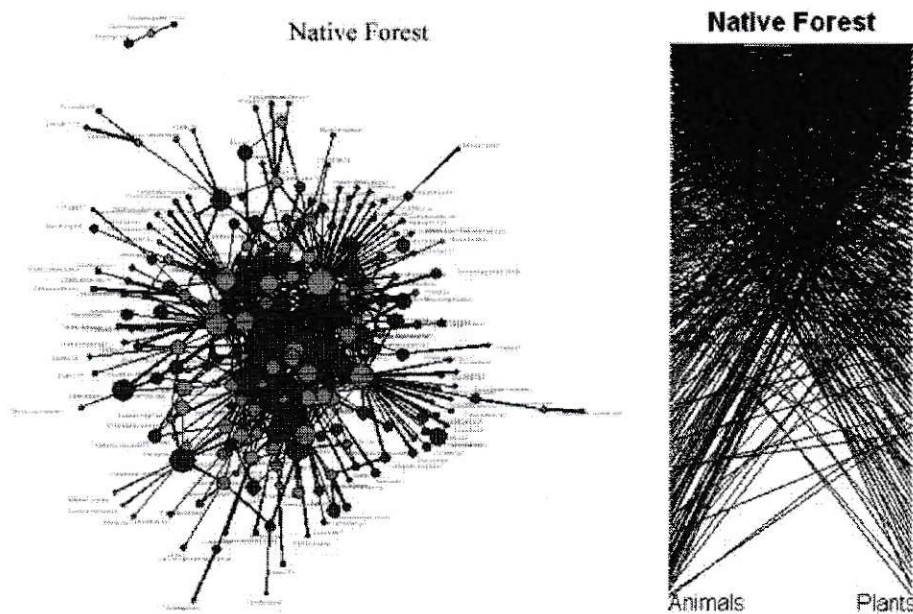


Fig. 2. Grado de centralización y densidad de interacciones de la Reserva Nacional Los Ruiles.

El muestreo de las interacciones se hizo por focales de 15 minutos de duración a flores de varias especies de plantas (nativas y exóticas) muestreadas de forma aleatoria a lo

largo del día (de 8:30 a 18:00 hrs.) durante 15 días en promedio por cada mes de muestreo (Marques et al., 2004). Se consideró como interacción entre una especie de planta e insecto si este último hacía contacto con las estructuras reproductivas de la planta dentro de la flor. Los insectos visitantes florales (en adelante polinizadores) no identificados fueron capturados para su posterior reconocimiento taxonómico. En total y luego de seis meses de muestreo, se registraron las interacciones de 71 especies de plantas (7 árboles, 27 arbustos, 8 hierbas anuales y 29 hierbas perennes) y 95 especies de insectos (39 Himenópteros, 24 Dípteros, 16 Coleópteros y 16 Lepidópteros). Entre las especies de insectos se descartaron como polinizadores aquellos órdenes que por su biología (alimentación) y/o morfología (por carecer de vellosidades o estructuras especializadas en el transporte de polen) no son considerados en la literatura como polinizadores, tales como Hemiptera (succionadores de savia) y Orthoptera (herbívoros).

Descriptores de nodo

Para determinar el régimen de visitas de los polinizadores (i.e. intensidad de interacción), se realizaron períodos de observación de 15 minutos por planta entre las 8:30 y 18:00 horas, durante quince días en promedio por mes de muestreo dentro de la reserva. El protocolo de muestreo en el campo consistió en registrar la identidad de cada especie de polinizador, el número de flores de la planta y el número de flores visitadas por el insecto.

Se realizó una estandarización de las interacciones de los insectos en cada planta dado que no todas las especies de plantas recibieron el mismo número de observaciones (focales). La estandarización se realizó de la siguiente forma:

1. Se calculó la matriz de interacciones insecto/planta.
2. Esta matriz de interacción se corrigió por el número de focales, multiplicado por 15 min, realizados a cada especie de planta.

La matriz estandarizada resultante indica el número de visitas realizadas por un polinizador por hora de observación⁻¹ x 10³, lo que permitió dejar las especies raras (i.e. poco abundantes) de polinizadores con al menos una unidad en la matriz de interacción y corregir por el tiempo de observación realizado a cada especie de planta.

Una vez capturados los ejemplares de cada especie de insecto polinizador se procedió a registrar el peso seco de las muestras. Dependiendo de la disponibilidad de individuos capturados de cada especie de polinizador, se consideró un número de 5 muestras por especie, sacando un promedio de su peso seco. Para determinar su extensión fenológica se registró la primera y última visita de cada especie de insecto polinizador realizada a una planta. Para la fenología de las plantas, se consideró el primer y último focal realizado a la planta durante la temporada primavera-verano que duro el estudio.

Descriptores de red

El grado de una especie se asume como el número de especies con las que interactúa una especie y la intensidad de interacción se calcula como el número de visitas totales recibidas o realizadas (dependiendo si es planta o polinizador) por una especie. Se realizó una transformación logarítmica al grado y la intensidad de interacción en el caso de los insectos polinizadores y a raíz cuadrada en el caso de las plantas para cumplir con los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad.

Análisis estadísticos

Se realizó una transformación de los datos en caso de ser necesario para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza de los test paramétricos utilizados (regresión lineal y ANDEVA). Se consideró la forma de vida de las plantas agrupadas en arbórea, arbustiva, hierba anual y hierba perenne. Se realizó un Test de Mantel que es un análisis estadístico de correlación entre dos matrices del mismo rango, es usado generalmente para comparar dos matrices de distancia.

Análisis de regresión con método comparativo usando GEE (Generalized Estimating Equations).

Con las categorías taxonómicas de Orden, Superfamilia, Familia, Subfamilia, Tribu, Género y Especie para insectos e Infradivisión, Clase, Superorden, Orden, familia,

Género y especie para plantas (según Integrated Taxonomic Information System, ITIS) se obtuvieron dendrogramas taxonómicos (o taxogramas) para los grupos de insectos y plantas interactuantes. Para esto se generó previamente una matriz de distancia taxonómica entre pares de especies y se obtuvo el taxograma para insectos y plantas mediante el paquete VEGAN (vegetation analysis) del software R versión 2.15.1. Se evaluó la autocorrelación taxonómica de las variables cuantitativas utilizadas en el estudio (i.e. grado, masa corporal, intensidad y extensión fenológica) para plantas e insectos, con el objeto de determinar si se violan los supuestos de independencia de los test paramétricos como la regresión lineal. La autocorrelación fue medida en base a la categoría taxonómica de insectos y plantas. En caso de ser necesario, los análisis estadísticos fueron corregidos por la dependencia taxonómica entre especies por el método de contrastes independientes (Felsenstein, 1985) usando para ello un análisis de regresión denominado GEE (Generalized Estimating Equations) para contrastes independiente, usando el módulo APE (Analysis of Phylogenetics and Evolution) del software R versión 2.15.1 (Paradis et al., 2004). De esta forma se cumplió con el supuesto de independencia de las observaciones, además de normalidad y homocedasticidad. En todos los análisis se realizó un análisis con test estadístico sin contrastes independientes y con GEE, mejorando en muchos casos la relación entre las variable incluso cuando ello significó la pérdida de grados de libertad. En el caso de la forma de vida de plantas se realizó un test de ANDEVA para hacer el análisis de comparación entre grupos respecto a los descriptores de red (grado e intensidad de interacción) y la extensión fenológica de plantas.

Correlación entre matrices de similitud ecológicas.

Se usó Test de Mantel para evaluar la relación entre matrices de similitud ecológicas registradas en insectos polinizadores, basadas en similitud fenológica y taxonómica de los insectos así como similitud en las especies de plantas visitadas en la comunidad (Bosch, 1997). Las matrices de distancia taxonómica se construyen en base a los niveles taxonómicos compartidos por pares de especies existiendo una mayor similitud o menor distancia a medida que comparten un mayor número de niveles taxonómicos. Las matrices de distancia entre interactuantes se construyen utilizando el coeficiente de similitud de Jaccard (Moreno, 2001), que considera en este caso que dos especies de insectos son más similares si tienen un mayor número de plantas compartidas las que visitan. El intervalo de valores para este índice va de 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos insectos, hasta 1 cuando las dos especies interactúan con las mismas plantas. De la misma forma se construye para las plantas que interactúan con especies de insectos. Finalmente las matrices de distancia fenológica se obtienen también usando el coeficiente de similitud de Jaccard y considerando las especies de insectos y los días en que estaba presente en el muestreo realizado, las especies de insectos que coinciden en más días son más similares o presentan una mayor distancia fenológica. Lo mismo se realiza con las plantas.

Se realizó además un test parcial de Mantel para medir la correlación lineal entre dos de las tres matrices de proximidad (similitud fenológica, similitud taxonómica y similitud de interactuantes) controlando por el efecto de una tercera matriz. Para las plantas se realizó el mismo procedimiento. Todos los análisis se realizaron usando el software R versión 2.15.1. mediante el paquete VEGAN (vegetation analysis).

Según los resultados obtenidos (ver tabla 1) se puede observar que existe autocorrelación filogenética si se considera la masa corporal de los insectos polinizadores tanto a nivel de orden ($I_m= 0.066$, $p=0.043$) como para el género ($I_m=0.405$, $p=0.036$), esto quiere decir que especies que pertenecen al mismo género u orden presentan masas corporales más similares entre si de lo esperado por azar (Fig.4.a.), dada esta situación se puede afirmar que para este carácter no existe independencia en los datos obtenidos. Cuando se considera la extensión fenológica no se encuentra autocorrelación filogenética por lo que se puede afirmar que para este carácter existe independencia en los datos obtenidos (Fig.4.b). En el caso de la intensidad de interacción (Fig. 4.c) existe autocorrelación a nivel de género ($I_m=0.394$, $p=0,040$). Por último, un caso similar se observa al considerar el grado ya que tanto a nivel de género ($I_m=0.399$, $p=0.040$) como subfamilia ($I_m= 0.310$, $p=0,031$) existe autocorrelación filogenética, es decir, que especies más cercanas taxonómicamente son más similares en grado de lo esperado por simple azar (Fig. 4.d).

Tabla 1. Valores de autocorrelación filogenética para descriptores de red y nodos a distintos niveles taxonómicos en insectos polinizadores.

Nivel taxonómico	Masa corporal		Grado		Intensidad		Extensión fenológica	
	Valor observado	P-valor	Valor observado	P-valor	Valor observado	P-valor	Valor observado	P-valor
Género	0.4059	0.0365	0.3999	0.0403	0.3949	0.0425	0.35	0.49
Tribu	0.3534	0.0798	0.0701	0.6989	0.0857	0.6440	-0.07	0.39
Subfamilia	0.1231	0.3681	0.3107	0.0313	0.1395	0.3139	0.2	0.57
Familia	0.1964	0.0750	-0.0019	0.9405	-0.1331	0.2937	-0.09	0.45
Superfamilia	0.0730	0.2774	-0.1558	0.0606	-0.0689	0.4508	-0.12	0.33
Orden	0.0668	0.0433	-0.0677	0.1379	-0.0468	0.3460	-0.07	0.25

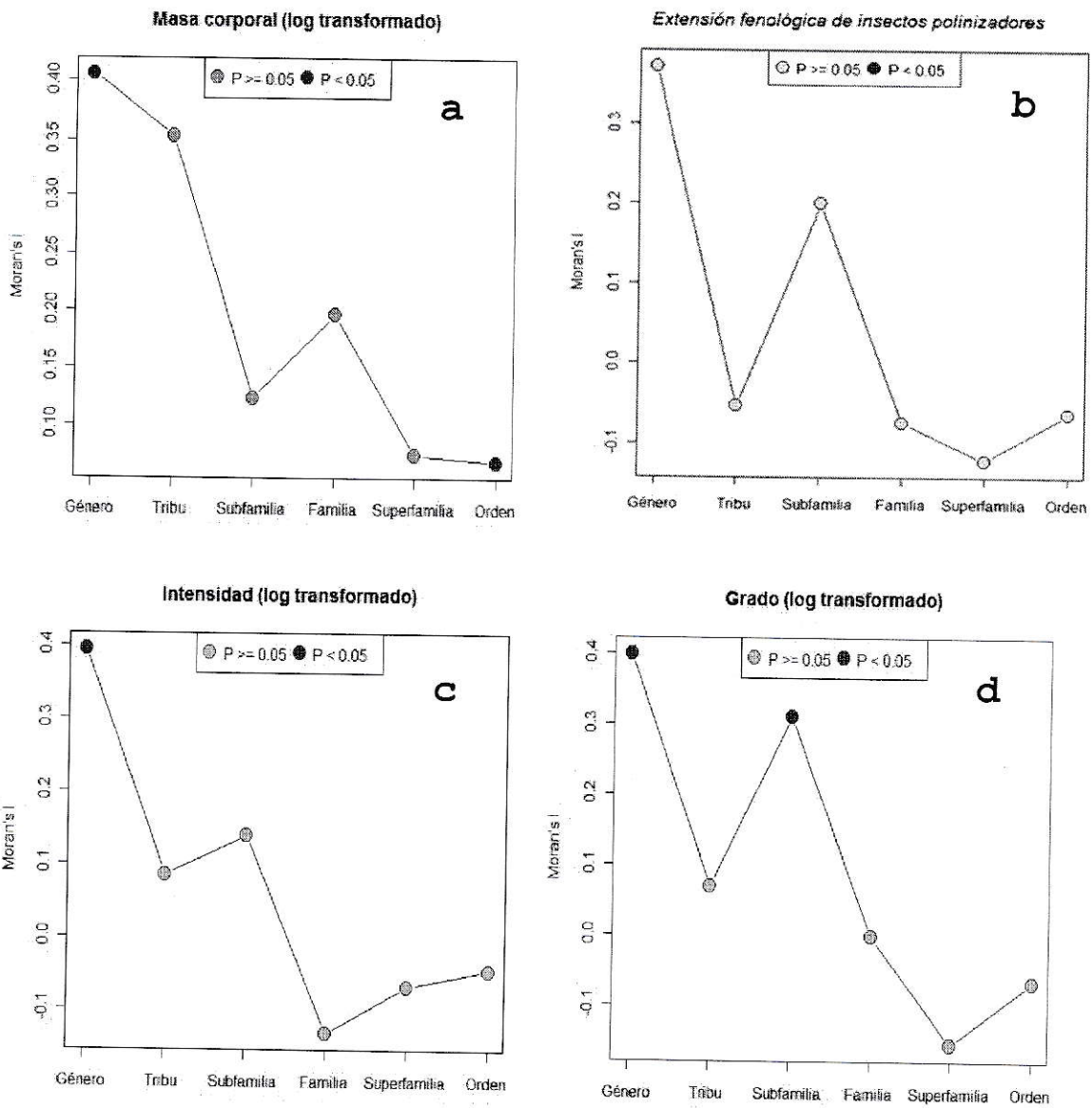


Fig. 4. Gráficos de autocorrelación taxonómica para los descriptores de red y nodos. (a) Masa corporal, (b) Extensión fenológica, (c) intensidad, (d) grado.

Análisis de regresión con método comparativo usando GEE (Generalized Estimating Equations) en insectos.

Debido que para algunos de los caracteres escogidos existe autocorrelación taxonómica se realizó una regresión lineal con corrección taxonómica por método comparado usando GEE (Generalized Estimating Equations). A continuación se presentan los resultados de dicho análisis para cada combinación de variables.

Tabla 2. Valores de regresión lineal, con y sin corrección taxonómica para relaciones entre descriptores de red y nodos.

Relación	Sin corrección taxonómica GEE				Con corrección taxonómica GEE		
	GL	β	p	R2	GL	β	p
Masa corporal- Grado	93	0.016	0.8	0.0007	46	-0.09	0.11
Masa corporal- Intensidad	93	0.04	0.7	0.002	46	-0.09	0.29
Masa corporal- Extensión fenológica	93	0.05	0.53	0.004	46	-0.09	0.26
Grado-Intensidad	93	0.52	<0.001	0.78	46	0.51	<0.001
Extensión fenológica- Grado	93	0.038	<0.001	0.096	46	1,12	<0.001
Extensión fenológica- Intensidad	93	0.64	<0.001	0.59	46	0.63	<0.001

1. Masa corporal y grado de insectos polinizadores.

Los resultados (ver tabla 1) indican que no existe una relación significativa ($\beta(46)=-0.09$, $p=0,11$) entre la masa corporal de los insectos polinizadores y su grado, es decir, que insectos con mayor masa corporal no presentan un mayor número de especies de plantas que visitan (Fig. 5). Al aplicar este método los grados de libertad se reducen de 93 a 46, dada la falta de independencia de observaciones (i.e. especies) que presenta la masa corporal y el grado.

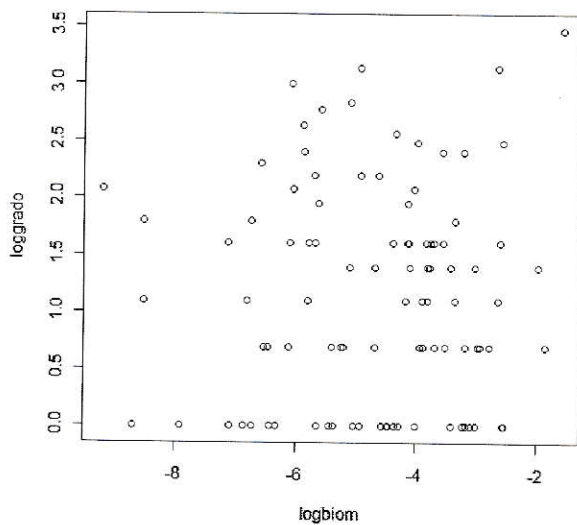


Fig.5. Resultado de la relación entre masa corporal y grado de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.

2. Masa corporal e Intensidad de interacción de los insectos polinizadores.

Cuando consideramos la relación entre la masa corporal de los insectos y la intensidad de sus interacciones, constatamos que esta relación no es significativa ($\beta(46)=-0.09$, $p=0.29$), por lo tanto, insectos más grandes no necesariamente visitan más a las plantas con las que interactúan (Fig. 6).

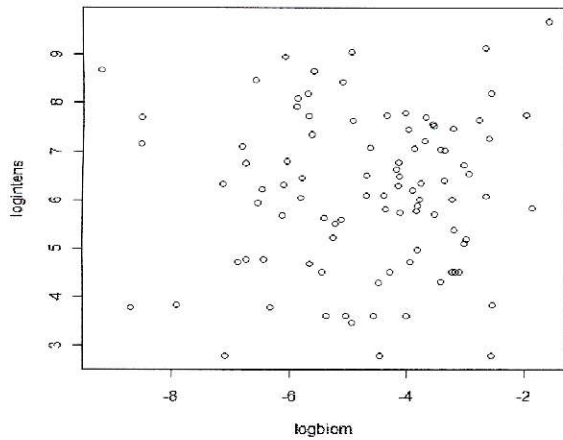


Fig. 6. Resultado de la relación entre masa corporal e intensidad de interacción de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.

3. Masa corporal y extensión fenológica de los insectos polinizadores.

No existe tampoco una relación significativa ($\beta(46)=-0.09$, $p=0,26$) entre la masa corporal y la extensión fenológica de los insectos polinizadores, por lo que es posible afirmar, que insectos con mayor masa corporal no presentan una fenología más extensa necesariamente (Fig. 7).

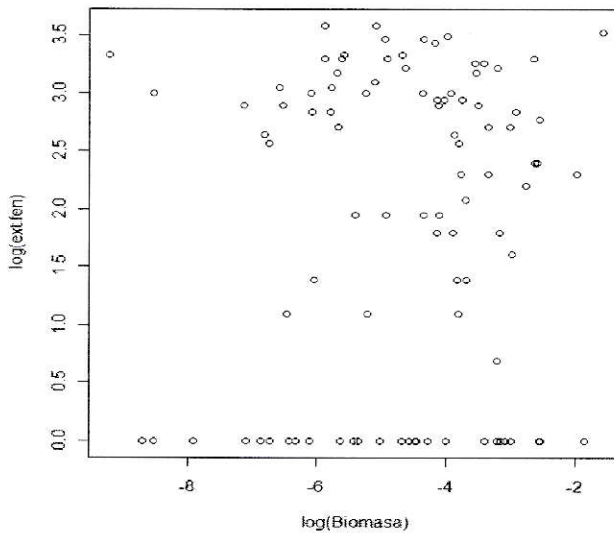


Fig. 7. Resultado de la relación entre masa corporal y extensión fenológica de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.

4. Grado e intensidad de interacción de los insectos polinizadores.

Los resultados evidencian una relación significativa entre el Grado y intensidad de interacción de los insectos polinizadores ($\beta(46)=0.51$, $p<0.001$), es decir, que insectos que interactúan con más especies de plantas también las visitan más (Fig. 8). Un 78% de la varianza en intensidad es explicado por el grado ($r^2=0.78$).

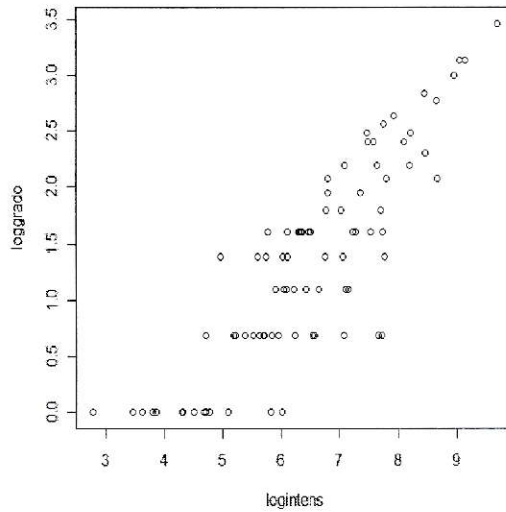


Fig. 8. Resultado de la relación entre grado e intensidad de interacción de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.

5. Extensión fenológica y el grado de los insectos polinizadores

Existe una relación significativa entre la extensión fenológica y el grado de los insectos polinizadores ($\beta(46)=1.12$, $p<0.001$), por lo que es posible afirmar, que mientras más extensa sea la fenología de los insectos, mayor es el número de especies de plantas con las que interactúa (Fig. 9). Solo un 10% aproximado de la varianza en el grado es explicado por la extensión fenológica ($r^2=0.96$).

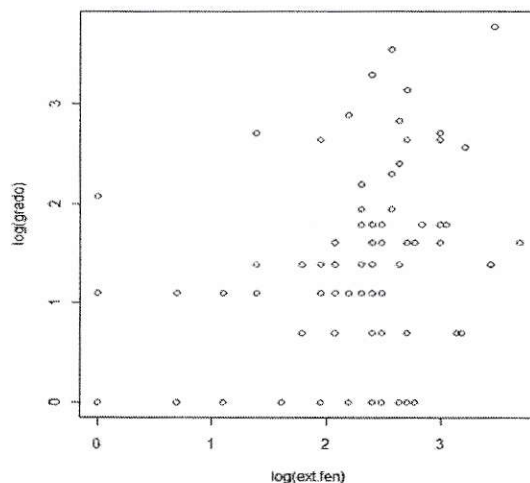


Fig. 9. Resultado de la relación entre grado y extensión fenológica de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.

6. Extensión fenológica e intensidad de interacción de los insectos polinizadores.

Por último, también se registró una relación significativa ($\beta(46)=0.63$, $p<0.001$), entre la extensión fenológica y la intensidad de interacción de los insectos polinizadores, es decir, que aquellos insectos que poseen fenologías más amplias también visitan con mayor frecuencia a las plantas con las que interactúan (Fig.10). Un 59% de la varianza en la intensidad de interacción es explicada por la extensión de la fenología ($r^2=0.59$).

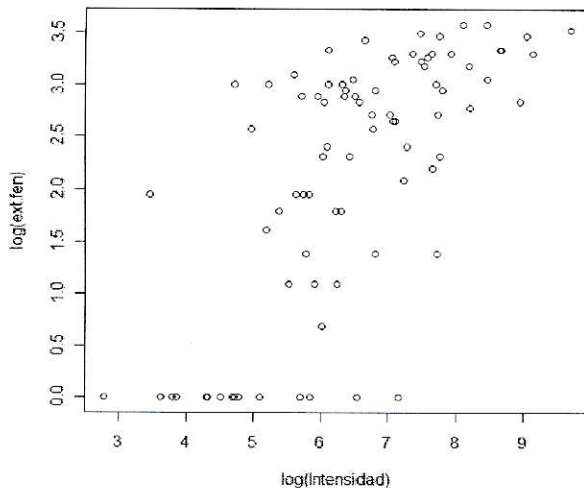


Fig. 10. Resultado de la relación entre extensión fenológica e intensidad de interacción de insectos polinizadores mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.

Correlación entre matrices de similitud ecológicas en insectos polinizadores

Se usa Test de Mantel para evaluar la correlación entre matrices de similitud ecológicas registradas en insectos polinizadores basadas en similitud fenológica y taxonómica de los insectos así como las visitas a las distintas especies de plantas de la comunidad (Fig. 11). Posteriormente se realiza un test parcial de Mantel para medir la correlación lineal entre dos de las tres matrices (prueba de Mantel simple) controlando por el efecto de una tercera matriz (ver tabla 3). La prueba de mantel establece que existe una relación significativa ($r_m=0.246$, $p<0.001$) entre la similitud fenológica de polinizadores y del ensamble de plantas con las que interactúan, es decir, especies de insectos con fenologías similares interactúan con similar ensamble de plantas. El test parcial de Mantel establece que existe correlación ($r_m=0,243$, $p<0.001$) entre la similitud de plantas que visitan los polinizadores con su nivel de sobreposición fenológica aun controlando por el nivel de parentesco taxonómico. No

es posible establecer una relación significativa ($r_m=0.051$, $p=0.06$) entre distancia taxonómica de los polinizadores y la distancia fenológica de los polinizadores, de esto se deduce que insectos emparentados taxonómicamente no tienden a tener fenologías similares. Los resultados del Test parcial de Mantel confirma que no existe correlación significativa ($r_m=0,025$, $p=0.188$) entre la similitud taxonómica y la similitud fenológica de los insectos polinizadores, controlando el efecto producido por la similitud en las plantas que visitan. Se registra una relación significativa ($r_m=0.1071$, $p<0.001$) entre distancia taxonómica de insectos polinizadores y en ensamble de plantas que visitan, por lo que es posible afirmar que insectos cercanamente emparentados tienden a interactuar con las mismas especies de plantas. Según los resultados del Test parcial de Mantel ($r_m=0,098$, $p<0.001$) se establece que independiente de la similitud fenológica de los polinizadores, los insectos polinizadores que comparten una historia evolutiva tienden a visitar un ensamble de plantas similar.

Tabla 3. Test de Mantel (diagonal superior) y test parcial de Mantel (diagonal inferior) para las matrices de distancia taxonómica, fenológica y de interacción en insectos polinizadores.

Rm	Plantas visitadas	Fenología polinizadores	Taxonomía polinizadores
Plantas visitadas		$r_m = 0.2467$ $p = 0.001$	$r_m = 0.1071$ $p = 0.001$
Fenología polinizadores	$r_m = 0.243$ $p = 0.001$		$r_m = 0.051$ $p = 0.06$
Taxonomía polinizadores	$r_m = 0.098$ $p = 0.001$	$r_m = 0.025$ $p = 0.188$	

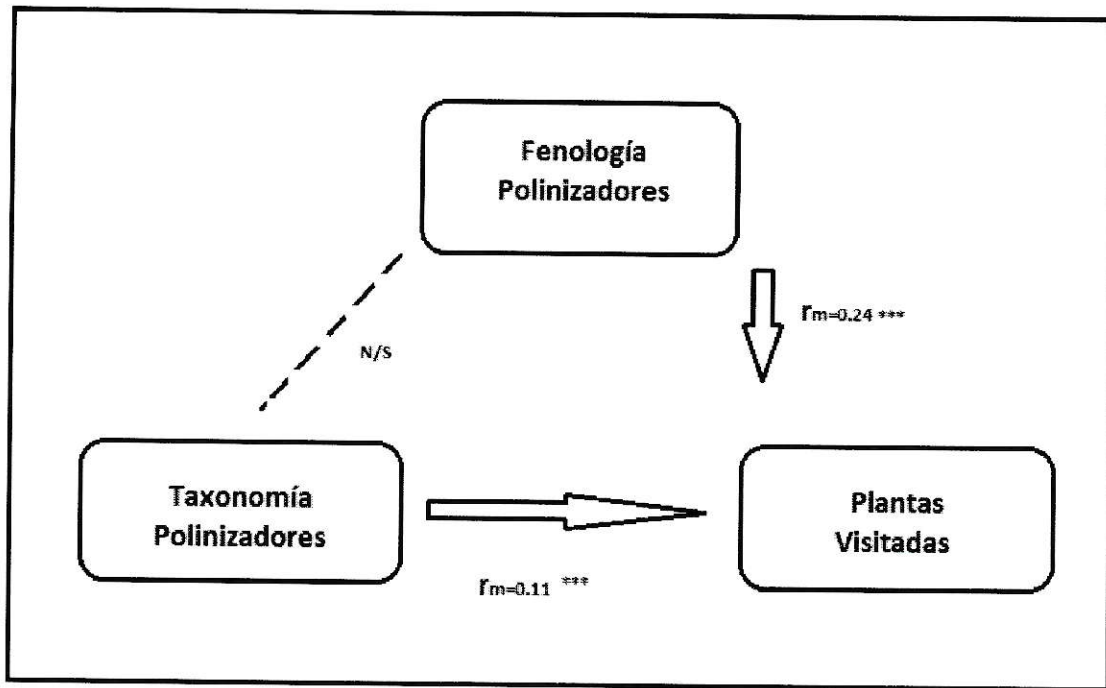


Fig. 11. Diagrama de las relaciones entre descriptores de nodos de insectos polinizadores.

Estudio en Plantas.

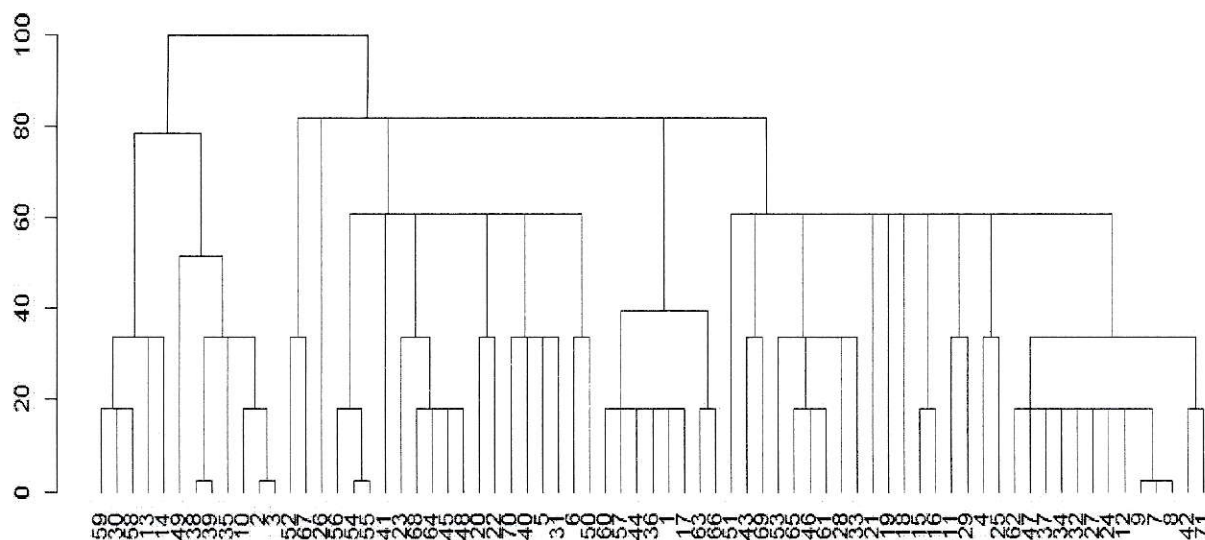


Fig. 12. Taxograma de las especies de insectos polinizadores presentes en este estudio elaborado en base a información taxonómica. (La numeración corresponde a las especies de la tabla 10 del apéndice).

Tabla 4. Valores de autocorrelación taxonómica para descriptores de red y nodos a distintos niveles taxonómicos en plantas.

Nivel taxonómico	Grado		Intensidad		Extensión fenológica	
	Valor observado	P-valor	Valor observado	P-valor	Valor observado	P-valor
Género	-0.1	0.83	0.12	0.75	0.14	0.72
Familia	0.07	0.49	0.16	0.14	-0.01	0.94
Orden	-0.02	0.95	0.9	0.41	0.2	0.11
Superorden	-0.01	0.77	0.02	0.38	-0.03	0.8
Clase	-0.01	0.93	0.01	0.28	-0.004	0.62
Infradivisión	-0.02	0.82	-0.06	0.01	-0.01	0.7

Los resultados indican que existe autocorrelación taxonómica ($I_m=0.001$, $p=0.001$) solo en la intensidad de interacción en plantas a nivel de infradivisión (Fig. 14).

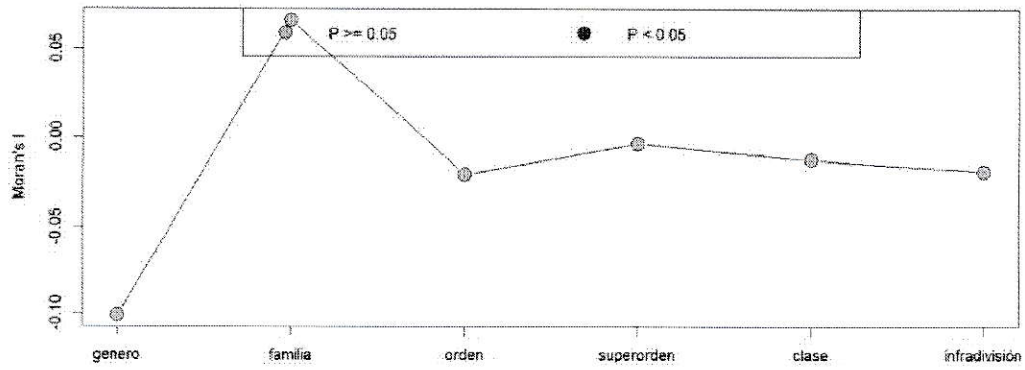


Fig. 13. Correlograma de Grado para plantas.

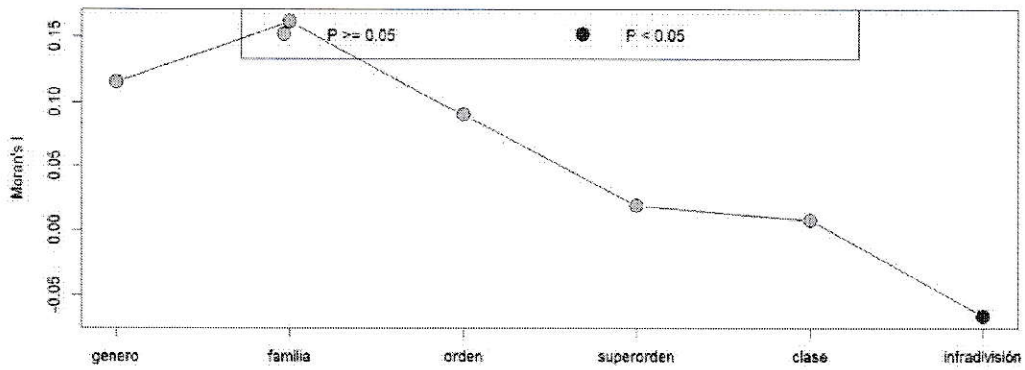


Fig. 14. Correlograma de intensidad de interacción para plantas.

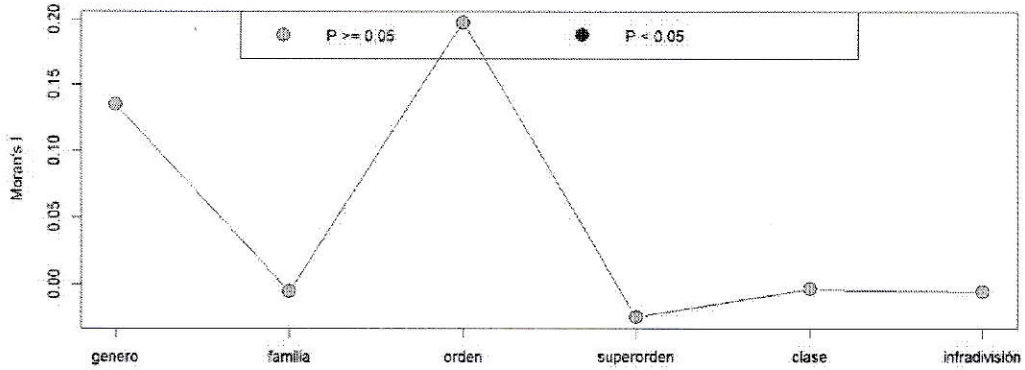


Fig. 15. Correlograma de la extensión de la fenología de floración para plantas.

Test de ANDEVA y regresión lineal para plantas

1. Grado y forma de vida de plantas.

Los resultados del test ANDEVA indica que existen diferencias significativas (Fig. 16) entre formas de vida de las plantas con respecto a su grado ($f(3,26)=19,89$, $p=0,72 \times 10^{-6}$), se realiza un test de Tukey que indica diferencias significativas entre plantas de hábito arbóreo y hierbas perennes (Tukey=-0.028, $p=0.041$) (ver tabla 5). Se realiza además una regresión lineal que indica diferencias significativas entre plantas de hábito arbóreo y hierbas perennes ($t(67)=-2.1$, $p=0.04$) y diferencias significativas entre plantas de hábito arbóreo y hierbas anuales ($t(67)=-2.7$, $p=0.009$). Con corrección taxonómica GEE se encuentran diferencias significativas entre árboles y todas las demás formas de vida de plantas, es decir, entre árboles y arbustos ($t(26)=-2.5$, $p=0.02$), árboles y hierbas perennes ($t(26)=-4.08$, $p=4.9e^{-04}$) y árboles con hierbas anuales ($t(26)=-3.44$, $p=2.3e^{-03}$), en todos los casos los árboles tienen un mayor grado, y por lo tanto, interactúan con un mayor número de especies de insectos polinizadores.

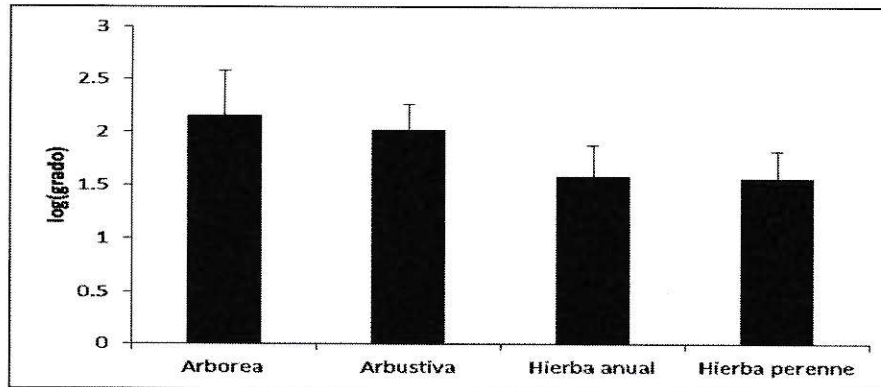


Fig. 16. Resultados (media \pm error estándar) del grado entre formas de vida de plantas visitadas por insectos polinizadores, utilizando test de ANDEVA con un intervalo de confianza del 95%, considerando $p=0,05$ como significativo.

Tabla 5. Comparación de grado entre formas de vida de plantas mediante test de Tukey.

Comparación	Tukey	p
Arbustiva-arbórea	0.377	0.345
Hierba anual-arbórea	0.256	0.163
Hierba perenne-arbórea	-0.028	0.041
Hierba anual-arbustiva	0.633	0.786
Hierba perenne-arbustiva	0.254	0.381
Hierba perenne-hierba anual	0.925	0.999

2. Intensidad de interacción y forma de vida de plantas.

El análisis de ANOVA indica que existen diferencias significativas en intensidad (Fig.17) entre los tratamientos ($f(3,26)=32.44$, $p=2.7 \times 10^{-8}$), el test a posteriori de Tukey (ver tabla 6) revela que existen diferencias significativas entre plantas de hábito arbustivo y arbóreo (Tukey=-0.350, $p=0.0029$), así como también entre hierbas perennes y arbóreas (Tukey=0.411, $p=0.0016$) con respecto a la intensidad de interacción. La regresión lineal indica diferencias entre plantas de hábito arbóreo y arbustivo ($t(67)=-3.6$, $p=5e^{-4}$), arbóreas y hierbas perennes ($t(67)=-3.82$, $p=0.0003$) y agrega una relación significativa entre arbóreas y hierbas anuales ($t(67)=-2.0$, $p=0.049$). Al realizar el mismo análisis esta vez con corrección taxonómica GEE se registran también diferencias incluso con un nivel de significancia mayor entre plantas de hábito arbóreo y arbustivo ($t(26)=-5.6$, $p=1.2e^{-05}$), arbóreas y hierbas perennes ($t(26)=-4.7$, $p=1.1e^{-04}$) y agrega una relación significativa entre arbóreas y hierbas anuales ($t(26)=-3.3$, $p=3.2e^{-03}$). Los grados de libertad bajan de 67 a 26.

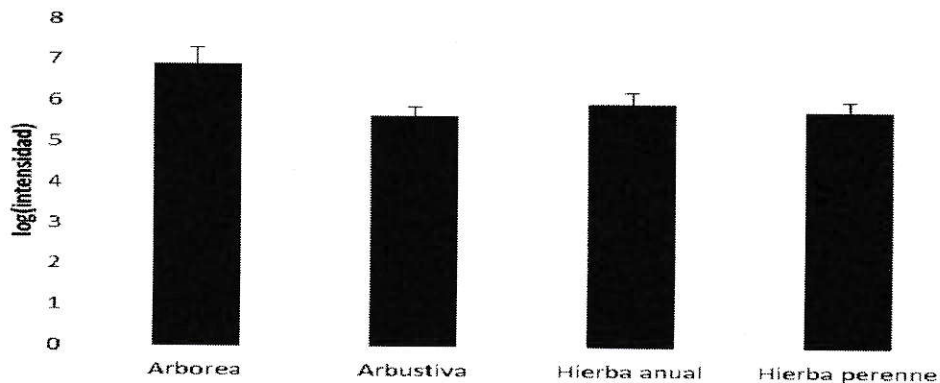


Fig. 17. Resultados (media \pm error estándar) de la intensidad de interacción entre formas de vida de plantas visitadas por insectos polinizadores, utilizando test de ANDEVA con un intervalo de confianza del 95%, considerando $p < 0,05$ como significativo.

Tabla 6. Comparación de intensidad de interacción entre formas de vida de plantas mediante test de Tukey.

Comparación	Tukey	p
Arbustiva-arbórea	-0.350	0.002
Hierba anual-arbórea	0.271	0.198
Hierba perenne-arbórea	-0.411	0.001
Hierba anual-arbustiva	1.293	0.591
Hierba perenne-arbustiva	0.526	0.994
Hierba perenne-hierba anual	0.395	0.481

3. Extensión fenológica y forma de vida de plantas.

Los resultados del test de ANOVA indican que existen diferencias significativas ($f(3,26)=22.27, p=6,9e^{-07}$) en extensión fenológica entre plantas con distintas formas de vida (Fig. 18). Al realizar una regresión lineal se encuentran diferencias significativas entre plantas con hábito arbóreo y arbustivo ($t(67)=2.6, p=0.012$) y entre árboles y hierbas perennes ($t(67)=2.05, p=0.044$). Al realizar la regresión lineal con corrección taxonómica GEE se encuentran diferencias significativas entre árboles y el resto de las formas de vida, de esta forma, entre árboles y arbustos ($t(26)=4.6, p=1.5e^{-04}$), entre árboles y hierbas perennes ($t(26)=3.6, p=1.6e^{-03}$) entre árboles y hierbas anuales ($t(26)=3.95, p=6.6e^{-04}$).

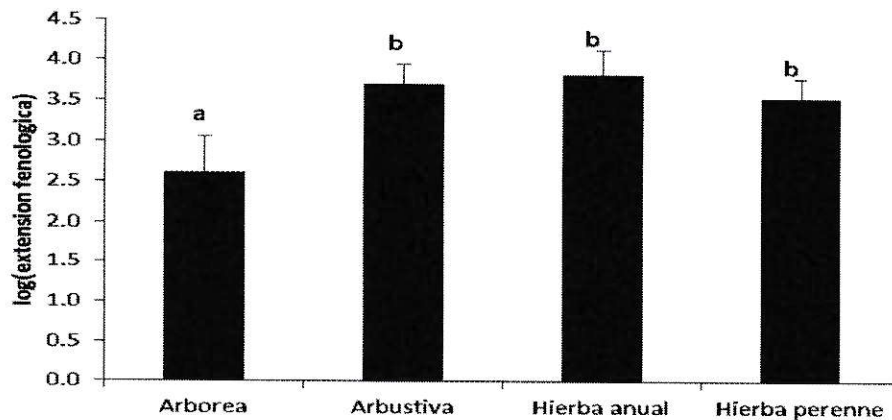


Fig. 18. Resultados (media \pm error estándar) de la extensión fenológica entre formas de vida de plantas visitadas por insectos polinizadores, utilizando test de ANDEVA con un intervalo de confianza del 95%, considerando $p < 0,05$ como significativo.

Análisis de regresión con método comparativo usando GEE (Generalized Estimating Equations) en plantas.

Los resultados (ver tabla 7) indican que existe una correlación significativa entre la extensión de la fenología de floración y el grado en plantas es decir, que plantas con una mayor extensión fenológica son visitadas por un mayor número de especies de insectos. Estos resultados son confirmados al realizar la regresión lineal con corrección taxonómica GEE ($\beta(26)=0.4$, $p=1.8e^{-08}$) (Fig. 20). Si bien al realizar una regresión lineal simple no se encuentra una relación significativa entre la extensión fenológica y la intensidad de interacción en plantas, al realizar la regresión lineal con corrección taxonómica GEE ($\beta(26)=-0.61$, $p=0.05$) (Fig. 21). Esta relación positiva se hace significativa, por tanto, que plantas con una mayor extensión fenológica son visitadas una mayor cantidad de veces por las especies de insectos que interactúan con ellas. Finalmente se registra una relación significativa ($\beta(26)=0.4$, $p=1.4e^{-08}$) entre grado e intensidad de interacción (Fig. 19), es decir, que plantas que son visitadas por un mayor número de especies de insectos también son visitadas por un mayor número de veces por cada especie de insecto polinizador.

Tabla 7. Valores de regresión lineal, con y sin corrección taxonómica para relaciones entre descriptores de red y nodos en plantas.

Relación	Sin corrección taxonómica GEE				Con corrección taxonómica GEE		
	GL	β	p	R2	GL	β	p
Extensión fenológica- Grado	69	0.34	0.004	0.1	26	0.4	$1.8e^{-08}$
Extensión fenológica - Intensidad	69	- 0.25	0.054	0.04	26	-0.16	0.05
Grado-Intensidad	69	0.6	$1.4e^{-08}$	0.37	26	0.4	$1.4e^{-08}$

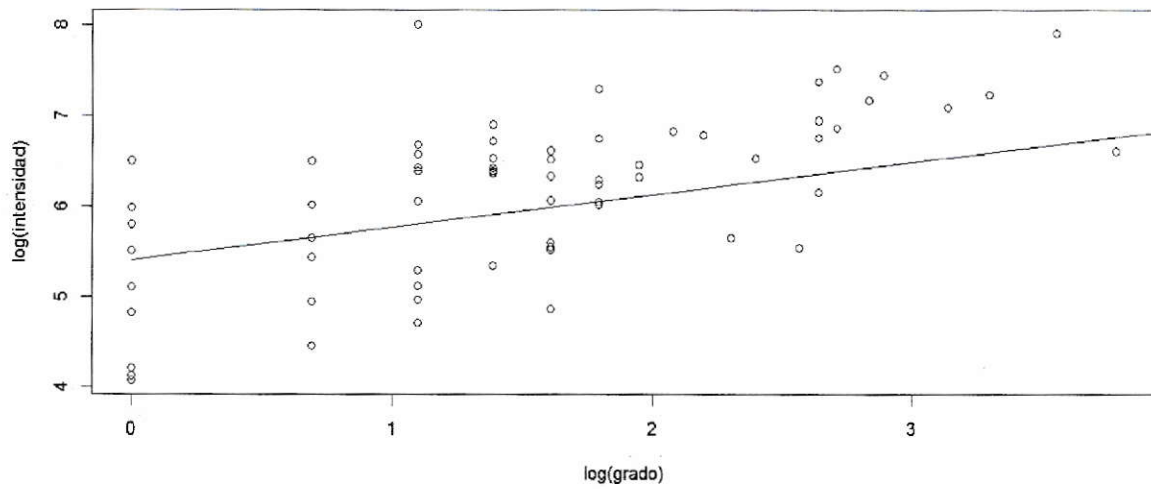


Fig. 19. Resultado de la relación entre grado e intensidad de interacción de plantas visitadas mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.

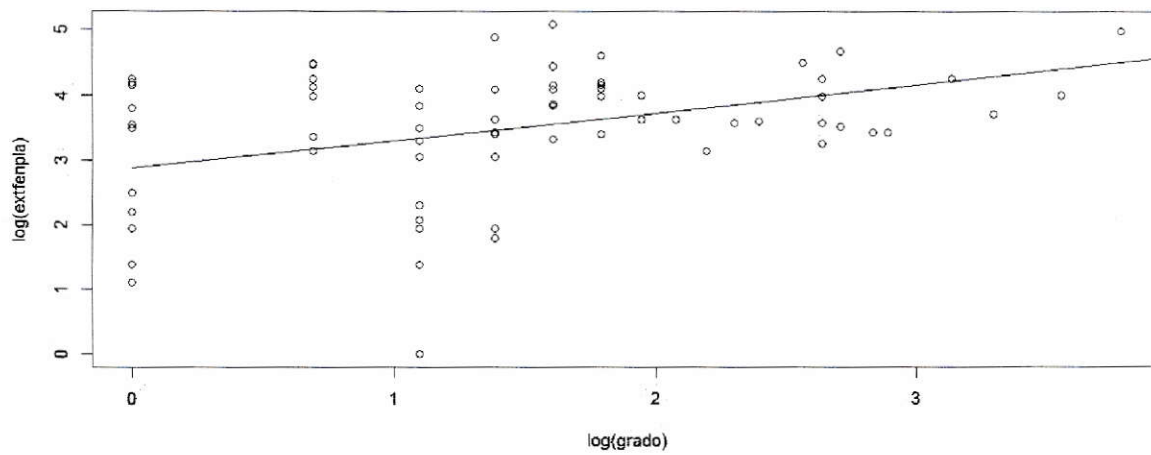


Fig. 20. Resultado de la relación entre extensión de la fenología de floración y grado de plantas visitadas mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.

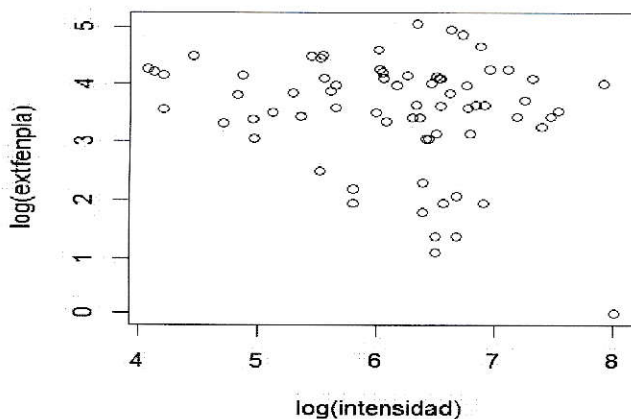


Fig. 21. Resultado de la relación entre extensión de la fenología de floración e intensidad de interacción de plantas visitadas mediante análisis de regresión lineal con corrección filogenética GEE.

Correlación entre matrices de similitud ecológicas en plantas.

Según los resultados del test de Mantel ($r_m=0,15$, $p<0.001$) existe una relación significativa entre la similitud fenológica de las plantas visitadas y el ensamble de insectos que las visitan. El Test parcial de Mantel ($r_m=0,15$, $p=0.002$) establece que independiente de su similitud taxonómica, plantas con fenologías similares son visitadas por un ensamble de insectos polinizadores similar (Fig. 22). No es posible establecer una relación significativa ($r_m=-0.13$, $p=0.65$) entre la similitud taxonómica de las plantas y la similitud fenológica, es decir, que plantas emparentadas taxonómicamente no necesariamente presentan fenologías similares. Esto es confirmado por el test parcial de Mantel ($r_m=-0,014$, $p=0.68$) al controlar dicha relación por la similitud en el ensamble de insectos que las visitan (ver tabla 10). Por último, los resultados indican que no existe una relación significativa ($r_m=0.007$, $p=0.39$) entre la similitud taxonómica de las plantas y en ensamble de insectos que las visitan. El test parcial de Mantel ($r_m=0.009$, $p=0.36$) ratifica que aun controlando por la similitud fenológica, plantas emparentadas taxonómicamente no son necesariamente visitadas por un ensamble de insectos similar.

Tabla 8. Test de Mantel (diagonal superior) y test parcial de Mantel (diagonal inferior) para las matrices de distancia taxonómica, fenológica y de interacción en plantas.

Rm	Fenología polinizadores	Ensamble insectos	Taxonomía plantas
Fenología polinizadores		$r_m = 0.15$ $p = 0.001$	$r_m = -0.13$ $p = 0.651$
Ensamble Insectos	$r_m = 0.15$ $p = 0.002$		$r_m = 0.007$ $p = 0.39$
Taxonomía Plantas	$r_m = -0.014$ $p = 0.68$	$r_m = 0.009$ $p = 0.36$	

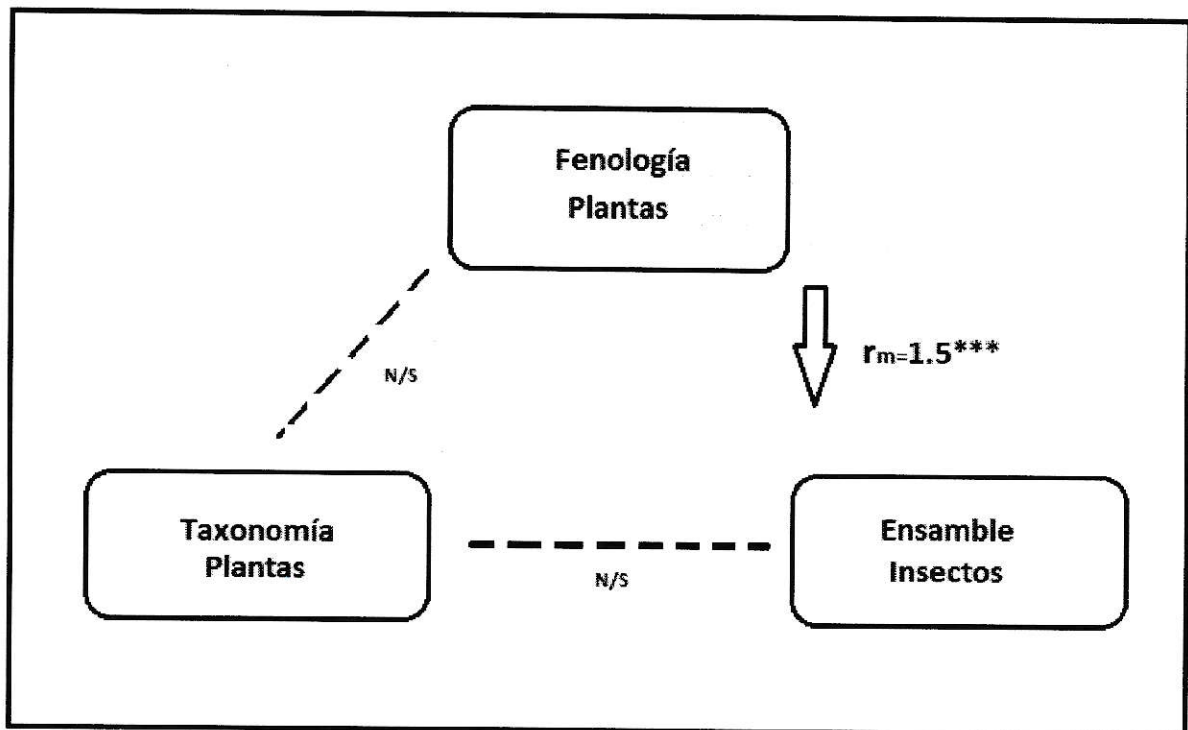


Fig. 22. Diagrama de la relación entre fenología y taxonomía de plantas y el ensamble de insectos polinizadores que las visitan.

DISCUSIÓN

Análisis de regresión con método comparativo usando GEE (Generalized Estimating Equations) en insectos visitantes.

Los resultados de los análisis realizados revelan que la masa corporal de los insectos visitantes no está correlacionada significativamente con los descriptores de red, tanto grado como intensidad de interacción, por tanto, no necesariamente los insectos de mayor tamaño juegan un rol de mayor importancia en la reproducción de las plantas. Tampoco un insecto más grande tiene como especie (nodo) una mayor extensión fenológica, por lo que no estaría más tiempo disponible para polinizar un número mayor de especies de plantas. Lo anterior concuerda con estudios en Mariposas donde no se encontraron efectos relevantes para el tamaño corporal en el grado de generalización de flores por mariposas adultas (Tudor et al. 2004, Stefanescu et al., 2009). Lo anterior puede ser atribuible a un fenómeno de partición de recursos florales entre comunidades de mariposas, de forma similar a la descrita para abejorros (Pyke, 1982). Los resultados, sin embargo, contrastan con la tendencia encontrada particularmente en hormigas por ejemplo, donde su tamaño corporal predice el número plantas con que interactúa (Chamberlain & Holland, 2009) y la evidencia de que la intensidad de interacción está estrechamente relacionada con la distribución de tamaños corporales en redes tanto mutualistas como depredador-presa (Emerson et al., 2004). Es posible luego de analizar los

resultados que la masa corporal no sea un descriptor sensible para determinar en primer lugar el tamaño corporal ya que los insectos no suelen tener grandes tamaños y que sí podría estar correlacionado naturalmente con el grado y la intensidad de interacción al estar representado por ejemplo por la longitud total del cuerpo o el tamaño de partes funcionales para la polinización como la armadura bucal o las patas. Es necesario, además, considerar en un futuro factores como diferencias entre órdenes de insectos u otras agrupaciones taxonómicas.

Se encontró por otro lado una relación significativa entre la extensión fenológica de los insectos visitantes y los descriptores de red estudiados, por tanto insectos con una mayor extensión fenológica tenderían a ser más generalistas y tendrían un mayor efecto en la reproducción de las plantas que visitan al tener una mayor intensidad de interacción con las plantas visitadas. Esta situación podría ser explicada por el hecho de que al estar presentes durante más tiempo activos en la zona, la especie de insecto puede coincidir con la temporada de floración de más especies de plantas. Según un estudio de Olesen, la extensión de la fenología explicaría un 51-69% de la variación en el nivel de enlace. Así fenología contribuiría a la distribución sesgada de frecuencia en el nivel de enlace (Olesen et al., 2008).

Se encuentra además que existe una correlación positiva entre el grado y la intensidad de interacción de los insectos polinizadores, por lo que insectos más

generalistas realizan además un mayor número de visitas totales a plantas. Sin embargo, este patrón de uso generalista de la flor puede ser perjudicial para la biología reproductiva de plantas, porque insectos que visitan muchas especies diferentes de plantas pueden promover la transferencia heteroespecífica de polen y saturar el estigma de polen de otras especies (Chittka et al. 1999). Es importante aclarar que no necesariamente realizan un mayor número de visitas por especie de planta o incluso por individuos de cada especie, pudiendo tener preferencias por determinadas especies, por lo que es solo una aproximación al posible efecto en la reproducción de las plantas que visitan.

Los resultados anteriormente descritos son obtenidos cuidando despejar el efecto de la filogenia de las especies estudiadas mediante un análisis de método comparado ya que las especies filogenéticamente emparentadas tienden a tener un papel similar en la red. Estos resultados ponen de manifiesto la necesidad de tener en cuenta la relación filogenética en cuenta en cualquier análisis cuyo objetivo sea identificar los factores ecológicos que subyacen al grado de generalización en el uso de flores en insectos (Stefanescu & Trasevet, 2009).

Correlación entre matrices de similitud ecológicas en insectos polinizadores

Los análisis de correlación entre matrices de similitud ecológicas en insectos polinizadores mediante test de Mantel indican que especies de insectos polinizadores

que coinciden en sus fenologías visitan además un similar grupo de plantas con flores, también es posible afirmar que insectos emparentados taxonómicamente también visitan un grupo similar de plantas pero no necesariamente tienen entre sí similares fenologías. Por lo tanto, probablemente una forma de evitar la competencia, en este caso más que cambiar de plantas que polinizan, tenderían a presentar fenologías distintas, que podría ser menos costoso que buscar nuevas fuentes de recursos nutritivos. Dicha situación es parcialmente consistente con nuestra hipótesis de que insectos emparentados taxonómicamente tienden a tener fenologías similares y a visitar especies de plantas similares. Factores fenológicos, por tanto, pueden generar “enlaces prohibidos” debido a desacoplamientos fenológicos (ver Jordano, 1987, Jordano et al. 2003, 2006, Stang et al. 2006). Los efectos de los desajustes fenológicos en la dinámica de las poblaciones de polinizadores puede ser más grave que la de las plantas, debido a la dependencia de los polinizadores en la nutrición a menudo es más absoluto que las especies de plantas. La esperanza de vida en general más corta de los polinizadores, especialmente insectos, en comparación con las plantas las hace más sensibles a la variabilidad del clima (Morris et al. 2008), y esto puede ser una razón por la dinámica de las poblaciones de polinizadores muchos varían profundamente en el tiempo y en el espacio (Williams et al. 2001). Es importante destacar que no solamente la presencia o ausencia de una especie que interactúan que determina un desajuste fenológico, sino también su abundancia, porque la mayoría de las plantas y los polinizadores son generalistas que utilizan varios socios mutualistas y los

desajustes de muchos son sólo parciales (por ejemplo, et al Memmott. 2007)

Análisis de regresión con método comparativo usando GEE (Generalized Estimating Equations) en Plantas.

Existe una correlación significativa entre la extensión fenológica y el grado en plantas, es decir, que plantas con una mayor extensión fenológica son visitadas por un mayor número de especies de insectos. Esto podría explicarse por el hecho de que aquellas plantas que tienen un periodo de floración más extenso permiten coincidir con la fenología de mayor cantidad de especies de insectos visitantes por lo que interactúan con más especies (Olesen et al., 2008). Los enlaces entre especies de planta de floración temprana y especies de polinizadores tardíos, por ejemplo, están fenológicamente restringidos porque sus fenofases no se superponen. Así, solo una fracción de todas las potenciales interacciones en la red son actualmente observadas, independiente del esfuerzo de muestreo. Los desacoplamientos fenológicos han recibido un creciente interés en relación al cambio climático global (e.g., Høye et al. 2007, Memmott et al. 2007).

Se encontró además una correlación significativa entre la extensión fenológica y la intensidad de interacción en plantas por lo que aquellas plantas que tienen un periodo de floración más extenso también son visitadas más veces por las especies de insectos visitantes. Dicha situación se ve reforzada por el hecho de que hay una

correlación positiva entre el grado y la intensidad de interacción. Esto sugiere que plantas con un mayor número de especies de insectos visitantes serían más atractivas y eso potenciaría la intensidad de visitas.

Test de ANDEVA y regresión lineal para plantas

Los resultados concuerdan con la hipótesis planteada de que existen diferencias tanto en grado como en intensidad de interacción entre plantas con formas de vida arbórea, arbustiva y herbácea (perenne y anual), se registraron diferencias significativas en grado entre plantas con hábito arbóreo y hierbas perennes, probablemente debido a diferencias en los recursos florales ofrecidos a los polinizadores. Así un árbol al producir más flores por individuo atrae a un mayor número de especies de insectos visitantes que una hierba perenne. También se registran diferencia en intensidad entre plantas de hábito arbustivo y arbóreo, así como también entre hierbas perennes y arbóreas con respecto a la intensidad de interacción. Los resultados de la regresión lineal tanto simple como con corrección taxonómica GEE confirman dicha situación. Esto pone de manifiesto que los arboles difieren de otras formas de vida de plantas tanto en grado como en intensidad de interacción. Los resultados indican que existen diferencias entre formas de vida con respecto a la extensión de su fenología de floración, esto sugiere que diferentes formas de vida responderían en forma diferente a factores climáticos porque su morfología y adaptaciones fisiológicas reflejan diferentes vías por las que el agua y nutrientes son secuestrados y utilizados

(Sarmiento y Monasterio, 1983; Smith-Ramirez y Armesto, 1994). Patrones diferentes en cada forma de vida puede ser debido a diferentes sistemas radiculares y las diferencias resultantes en las necesidades de recursos, la disponibilidad, y las capacidades de almacenamiento, entre otros. En las sabanas, por ejemplo, el tiempo de reproducción de los árboles, arbustos y hierbas fue diferente para cada grupo y se asoció con la profundidad de la raíz (Sarmiento y Monasterio, 1983). Los árboles probablemente por tener un mayor número de flores por individuo ofrecen una mayor recompensa en términos de nutrientes aportados tanto por la producción de polen y néctar entre otros.

Correlación entre matrices de similitud ecológicas en plantas

Los resultados indican que plantas con fenologías de floración similares son visitadas por un ensamble de insectos polinizadores similar. Esto sugiere que la fenología podría ser considerada como una restricción para la interacción de plantas con polinizadores que no coincidan con sus fenologías de floración. La sincronización temporal de socios mutualistas puede ser importante para la polinización eficiente de las plantas y la supervivencia de los polinizadores. Por lo tanto, una de las principales preocupaciones relacionadas con el calentamiento global y las interacciones de polinización es la consecuencia de los desajustes demográficos entre plantas y polinizadores (Hegland et al., 2009). En plantas, un desacoplamiento fenológico con polinizadores importantes puede reducir el depósito de polen a través de la alteración de las visitas (cantidad y calidad de los visitantes florales). Sin embargo, dichos desacoplamientos fenológicos

podrían resultar en la emergencia de nuevas interacciones planta-polinizador por efectos del cambio climático dada la conocida relación entre variables climáticas como la temperatura con la respuesta fenológica de plantas (Gordo y Sanz, 2005). Sin embargo, plantas emparentadas taxonómicamente no son visitadas por similar ensamble de insectos, por lo que, se infiere que los insectos aprovechan los recursos disponibles según la disponibilidad de estos en el tiempo. Por otro lado, plantas que están emparentadas taxonómicamente no presentan fenologías similares, esto sugiere que una forma de evitar la competencia entre especies de plantas emparentadas que viven en simpatria podría ser presentar períodos de floración diferentes. Este resultado contrasta con otros estudios que plantean que especies diferentes muestran patrones fenológicos similares dada su cercanía filogenética (Wright y Calderon, 1995).

Conclusiones

Los resultados de esta investigación indican que el tamaño corporal de los insectos visitantes no está correlacionado positivamente con el grado ni la intensidad de interacción, lo que contrasta con nuestra primera hipótesis. Por otro lado, la extensión fenológica de los insectos polinizadores sí se encuentra correlacionado positivamente con el grado y la intensidad de interacción de estos, lo que es consistente con nuestra segunda hipótesis en este estudio. Al evaluar la relación entre grado e intensidad de insectos polinizadores encontramos una correlación positiva.

Tanto el grado como la intensidad de interacción difirieron entre plantas con formas de vida arbórea, arbustiva y herbácea (perenne y anual), pero no en extensión fenológica.

Se encuentra una correlación positiva entre la extensión fenológica tanto con el grado como con la intensidad de interacción en plantas visitadas por insectos polinizadores y además una correlación entre el grado y la intensidad de interacción en plantas.

Insectos emparentados taxonómicamente visitan similares especies de plantas, así como aquellos que presentan fenologías similares, sin embargo, no existe correlación entre la similitud fenológica y taxonómica de insectos polinizadores. En el caso de las plantas, según los resultados plantas con fenologías similares son visitadas por un ensamble de insectos polinizadores similar, Plantas emparentadas taxonómicamente no son visitadas

por similar ensamble de insectos. Por último plantas emparentadas taxonómicamente no presentan necesariamente fenologías similares.

En conclusión, el análisis de un amplio conjunto de datos que abarca un buen número de plantas e insectos, nos ha permitido detectar una serie de pautas de interacción planta-insecto en el ámbito comunitario. Encontramos correlatos tanto filogenéticos como ecológicos con el grado de generalización en el uso de las flores, que proporcionan un marco útil para futuras investigaciones en el campo de las interacciones planta-animal.

REFERENCIAS

- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003.** The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 100: 9383–9387.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM. (2006).** Asymmetric coevolutionary Networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431–33.
- Blomberg SP, Garland T Jr, Ives AR. (2003).** Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution* 57:717–45.
- Bosch J., Retana J. & Cerda X. (1997).** Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia* 109, 583–91.
- Calder, W. A. (1983).** Ecological scaling: mammals and birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14, 213–230.
- Chamberlain S. A. & Holland J. N. (2009).** Body size predicts degree in ant–plant mutualistic Networks. *Functional Ecology*, 23:196–202.
- Cheverud, J. M., Dow, M. M. & Leutenegger, W. (1985).** The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39, 1335–1351.
- Chittka, L., Thomson, J., Waser, N. (1999).** Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften* 86: 361-377.

Clarke, H. L. (1893). The philosophy of flower seasons. *American Naturalist*. 27:769-781.

Darwin, C. (1859). On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, 1st edn. John Murray, London.

De Jong, T.J. and Klinkhamer, P.G.L. (1991) Early flowering in *Cynoglossum officinale* L. Constraint or adaptation? *Funct. Ecol.* 5, 750–756.

Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A.E. & Bernasconi, G. (2007). Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends Ecol. Evol.*, 22:432–439.

Emmerson, M. y Raffaelli, D. (2004) Predator–prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *J. Anim. Ecol.* 73, 399–409.

Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1–15.

Freckleton R, Harvey P, Pagel M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *Am. Nat.* 160:712–26

Garland T Jr, Bennett A, Rezende E. (2005). Phylogenetic approaches in comparative physiology. *J. Exp. Biol.* 208:3015–35

Gittleman, J. L. y Kot, M. (1990). Adaptation: statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Syst. Zool.* 39, 227–241.

- Gordo, O. y Sanz, J.** (2005). Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*, 146, 484–495.
- Grafen, A.** (1989). The phylogenetic regression. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 326, 119–156.
- Hegland, S., Nielsen, A., Lazaro, A., Bjerknes, A., Totland, O.** (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecol. Lett.* 12:184–95.
- Herrera CM.** (1996). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: Lloyd DG, Barrett SCH, eds. *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated systems*. New York: Chapman & Hall, 65–87.
- Høye, T., Post, E. Meltofte, H. Schmidt, N. y Forchhammer, M** (2007). Rapid advancement of spring in the high Arctic. *Current Biology* 17:R449–R451.
- Ives A, Godfray H.** (2006). Phylogenetic analysis of trophic associations. *Am. Nat.* 168:E1–14.
- Johnston, M.** (1991) Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution* 45, 1468–1479.
- Jordano, P.** (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657–677.
- Jordano P., Bascompte J., y Olesen J.M.** (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6(1): 69–81.

Jordano P., Bascompte J., y Olesen J. (2006). The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. En: N. Waser y J. Ollerton, (editores) *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions*, págs. 173–199. University of Chicago Press, Chicago, USA.

Levey D.J., Silva W.R., y Galletti M. (2002). Seed dispersal and frugivory: *ecology, evolution and conservation*. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.

Levin S. (2006). Fundamental questions in biology. *PLOS Biology* 4(9): e300.

Lynch, M. (1991). Methods for the analysis of comparative data in evolutionary biology. *Evolution* 45, 1065–1080.

Marques, M., Roper, J. & Salvalaggio, A. (2004). Phenological patterns among plant life forms in a Subtropical Forest in Southern Brazil. *Plant Ecology* 173:203-213.

Memmott, J., P. G. Craze, N. M. Waser, and M. V. Price. (2007). Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology Letters* 10:710–717.

Moreno, C. (2001). Manual de métodos para medir la biodiversidad. Universidad Veracruzana. México.

Morris, W., Pfister, C., Tuljapurkar, S., Haridas, C., Boggs, C., Boyce, M. (2008). Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology*, 89:19–25.

Olesen, J.M., Bascompte, J., Elberling, H. & Jordano, P. (2008). Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89, 1573–1582.

Peters, R.H. (1983). *The Ecological Implications of Body Size*, Cambridge University Press.

Pyke, G. H. (1982). Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. *Ecology* 63: 555-573.

R Development Core Team. (2005). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/>.

Rathcke, B. J. (1983). Competition and facilitation among plants for pollination. Pages 305-329 in L. Real, editor. *Pollination biology*. Academic Press, New York, New York, USA.

Rathcke, B., and E. P. Lacey. (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.

Rezende, E.L., Jordano, P. & Bascompte, J. (2007a). Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos*, 116, 1919–1929.

Robertson, C. (1895). The philosophy of flower seasons, and the phaenological relations of the entomophilous flora and the anthophilous insect fauna. *American Naturalist* 29:97-117.

Robertson, C. (1924). Phenology of entomophilous flowers. *Ecology* 5:393-407.

- Sarmiento G., Monasterio M.** (1983). Life-forms and phenology. In: Bourlière F. ed., *Ecosystems of the World. Tropical savannas*. Elsevier, Amsterdam, pp. 79–108.
- Schmidt-Nielsen, K.** (1984). *Scaling: Why is Animal Size Important?* Cambridge: Cambridge University Press.
- Smith-Ramírez C., Armesto J.J.** (1994). Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé – ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82: 353–365.
- Solé R.V. y Bascompte J.** (2006). *Self-Organization in Complex Ecosystems*, tomo 42 de Princeton Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Stang M., Klinkhamer P.G.L., y van der Meijden E.** (2006). Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos* 112(1): 111–121.
- Stang, M., Klinkhamer, P.G.L. & van der Meijden, E.** (2007) Asymmetric specialization and extinction risk in plant–flower visitor webs: a matter of morphology or abundance? *Oecologia*, **151**, 442–453.
- Stefanescu, C., Trasevet, A.** (2009). Factors influencing the degree of generalization in flower use by Mediterranean butterflies. *Oikos*. 111: 1109-1117.
- Tudor, O., Dennis, R., Greatorex-Davies, J., Sparks, T.** (2004). Flower preference of woodland butterflies in the UK: nectaring specialists are species of conservation concern. *Biol. Conserv.* 119: 397-403.

Vazquez D., Aizen M. (2004). Asymmetric specializations: a pervasive feature of plant-pollinator interactions *Ecology* 85: 1251-1257.

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.

Waser N. y Ollerton J. (2006). Specialization and generalization in plant-pollinator interactions. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.

Williams, N., Minckley, R. y Silveira, F. (2001). Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. *Conserv. Ecol.*, 5, 7. Available at: [WWW document] <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art7>. Last accessed on 21 November 2008.

Wright S., y Calderon, O. (1995). Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* 83: 937–948.

Woodward, G., Ebenman, B. Emmerson, M. Montoya, J. Olesen, J. Valido, A. y Warren, P. (2005). Body size in ecological networks. *Trends In Ecology and Evolution* 20:402–409.

APÉNDICE.

Tabla 9. Base de datos de Insectos de la Reserva Nacional Los riuiles.

N°	Orden	Superfamilia	Familia	Subfamilia	Tribu	Género	Especie	Grado	Intensidad	Biomasa	Extensión
1	Coleoptera	Buprestoidea	Buprestidae	Buprestinae	Anthaxilini	Anthaxia	<i>Anthaxia concinna</i>	7	1564	0.003614286	12
2	Coleoptera	Buprestoidea	Buprestidae	Buprestinae	Anthaxilini	Anthaxia	<i>Anthaxia verecunda</i>	9	2077	0.00728	1
3	Coleoptera	Chrysoloidea	Cerambycidae	Lepturinae	Necydalini	Platynocera	<i>Platynocera gracilipes</i>	2	345	0.156066667	25
4	Coleoptera	Cucujoidea	Coccinellidae	Coccinellinae	Coccinellini	Hippodamia	<i>Hippodamia convergens</i>	1	37	0.00655	26
5	Coleoptera	Cleroidea	Melyridae	Melyrinae	Dasytini	Amecocerus	<i>Amecocerus althaceithorax</i>	3	1210	0.0011	131
6	Coleoptera	Cleroidea	Melyridae	Melyrinae	Dasytini	Amecocerus	<i>Amecocerus elguetai</i>	5	570	8.00E-04	128
7	Coleoptera	Cleroidea	Melyridae	Melyrinae	Arthrobrachini	Arthrobrachus	<i>Arthrobrachus nigromaculatus</i>	16	5747	0.00375	119
8	Coleoptera	Cleroidea	Melyridae	Dasytinae	Danaeacelini	Hyiodanacea	<i>Hyiodanacea marginipennis</i>	2	507	0.00155	59
9	Coleoptera	Cleroidea	Melyridae	Dasytinae	Danaeacelini	Hyiodanacea	<i>Hyiodanacea ruficollis</i>	2	383	0.00145	24
10	Coleoptera	Tenebrionoidea	Mordellidae	Mordellinae	Mordellini	Mordella	<i>Mordella luctuosa</i>	1	91	0.042285714	67
11	Coleoptera	Tenebrionoidea	Mordellidae	Mordellinae	Mordellini	Mordella	<i>Mordella nigra</i>	6	878	0.00118	1
12	Coleoptera	Tenebrionoidea	Mordellidae	Mordellinae	Mordellini	Mordella	<i>Mordella suturalis</i>	1	111	0.00104	9
13	Coleoptera	Tenebrionoidea	Mordellidae	Mordellinae	Mordellini	Mordella	<i>Mordella vidua</i>	3	424	0.003014286	2
14	Coleoptera	Tenebrionoidea	Mordellidae	Mordellinae	Mordellistenini	Mordellistena	<i>Mordellistena bicolor</i>	1	118	0.0016	64
15	Coleoptera	Staphylinoidea	Staphylinidae	Staphylininae	Staphylinini	Cafius	<i>Cafius bisulcatus</i>	1	44	0.000166667	19
16	Coleoptera	Staphylinoidea	Staphylinidae	Staphylininae	Staphylinini	Staphylinidae	<i>Staphylinidae sp2</i>	1	47	0.000366667	82
17	Diptera	Nemestrinoidea	Acroceridae	Panopinae	Lasia	Lasia	<i>Lasia corvina</i>	2	2125	0.06185	81
18	Diptera	Nemestrinoidea	Acroceridae	Megalybus	Megalybus	Megalybus	<i>Megalybus crassus</i>	5	553	0.00225	1
19	Diptera	Asiloidea	Bombyliidae	Toxophorinae	Gerontini	Geron	<i>Geron canus</i>	1	91	0.004366667	46
20	Diptera	Asiloidea	Bombyliidae	Tomomyzinae	Metacosmus	Metacosmus	<i>Metacosmus chilensis</i>	2	297	0.0022	60
21	Diptera	Asiloidea	Bombyliidae	Mythicomyliinae	mythicomyliini	Mythicomyia	<i>Mythicomyia hyalinipennis</i>	8	5856	1.00E-04	5
22	Diptera	Bombyliidea	Bombyliidae	Phthirinae	Phthiria	Phthiria	<i>Phthiria chilena</i>	5	645	0.003075	22
23	Diptera	Nemestrinoidea	Nemestrinidae	Nemestrininae	trichophthalma	trichophthalma	<i>Trichophthalma landbecki</i>	2	707	0.052675	2
24	Diptera	Syrphoidea	Pipunculidae	Pipunculinae	Pipunculini	Pipunculus	<i>Pipunculus sp.</i>	1	118	0.0012	1
25	Diptera	Syrphoidea	Syrphidae	Syrphinae	Syrphini	Allograpta	<i>Allograpta macquarti</i>	8	906	0.002357143	3
26	Diptera	Syrphoidea	Syrphidae	Eristalinae	Eristalini	Eristalis	<i>Eristalis bogotensis</i>	8	2441	0.017653846	3
27	Diptera	Syrphoidea	Syrphidae	Eristalinae	Eristalini	Eristalis	<i>Eristalis tenax</i>	2	302	0.02991	2
28	Diptera	Syrphoidea	Syrphidae	Syrphinae	Bacchini	Platycheirus	<i>Platycheirus punctulata</i>	17	4645	0.006089773	6
29	Diptera	Syrphoidea	Syrphidae	Eristalinae	Milesini	Stilbosoma	<i>Stilbosoma rubiceps</i>	4	144	0.0219625	2
30	Diptera	Syrphoidea	Syrphidae	Syrphinae	Syrphini	Syrphus	<i>Syrphus octomaculatus</i>	13	2345	0.012916667	59
31	Diptera	Syrphoidea	Syrphidae	Syrphinae	Syrphini	Syrphus	<i>Syrphus pallipes</i>	5	445	0.01249	18
32	Diptera	Syrphoidea	Syrphidae	Syrphinae	Toxomerini	Toxomerus	<i>Toxomerus dispar</i>	14	2778	0.002775	65
33	Diptera	Tabanoidea	Tabanidae	Pangoniinae	Mycteromyiini	Caenopangonia	<i>Caenopangonia brevisstris</i>	4	413	0.023	10
34	Diptera	Tabanoidea	Tabanidae	Pangoniinae	Promycteromyia	Promycteromyia	<i>Promycteromyia sp.</i>	1	44	0.0018	127
35	Diptera	Tabanoidea	Tabanidae	Pangoniinae	Scionini	Scaetia	<i>Scaetia rufa</i>	1	47	0.0787	83

36	Diptera	Tabanoidea	Tabanidae	Pangoninae	Scionini	Scaetia	<i>Scaetia viridiventris</i>	1	91	0.045075	1
37	Diptera	Oestroidea	Tachinidae	Dexiinae	Vorini	Atelaglutus	<i>Atelaglutus chilensis</i>	5	2282	0.00342	74
38	Diptera	Oestroidea	Tachinidae	Goninae	Gonini	Gonia	<i>Gonia pallens</i>	1	91	0.04	102
39	Diptera	Oestroidea	Tachinidae	Tachininae	Siphonini	Siphona	<i>Siphona geniculata</i>	1	16	0.00083333 3	64
40	Diptera	Oestroidea	Tachinidae	Tachininae	Tachinini	Deopalpus	<i>Spanipalpus australis</i>	2	2259	0.0248	67
41	Hymenoptera	Apoidea	Andrenidae	Panurginae	Calliopsini	Acantopocum	<i>Acantopocum submetallicum</i>	7	898	0.01576666 7	14
42	Hymenoptera	Apoidea	Andrenidae	Panurginae	Calliopsini	Calliopsis	<i>Calliopsis trifasciata</i>	1	32	0.00721666 7	58
43	Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Apinae	Apini	Apis	<i>Apis mellifera</i>	11	1950	0.02822222 2	56
44	Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Bombinae	Bombini	Bombus	<i>Bombus dahlbomii</i>	32	16283	0.2046	102
45	Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Bombinae	Bombini	Bombus	<i>Bombus terrestris</i>	23	9463	0.06978571 4	101
46	Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Apinae	Centridini	Centris	<i>Centris cineraria</i>	3	443	0.07102	99
47	Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Apinae	Centridini	Centris	<i>Centris nigerrima</i>	5	1454	0.07375714 3	95
48	Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Apinae	Empforini	Diadasia	<i>Diadasia chilensis</i>	1	16	0.01153333 3	33
49	Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Apinae	Isepoilini	Isepoilus	<i>Isepoilus lativalvis</i>	3	364	0.02197142 9	118
50	Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Xylocopinae	Manuellini	Manuelia	<i>Manuelia gayana</i>	11	3291	0.00279090 9	36
51	Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Xylocopinae	Manuellini	Manuelia	<i>Manuelia gayi</i>	12	1748	0.01840909 1	121
52	Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Xylocopinae	Manuellini	Manuelia	<i>Manuelia postica</i>	23	8355	0.00705833 3	102
53	Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Apinae	Eucerini	Svastrides	<i>Svastrides melanura</i>	2	216	0.04155714 3	26
54	Hymenoptera	Ichneumonoida	Braconidae	Microgastrinae	Microgastrinae	Microgastrinae	<i>Microgastrinae sp1</i>	3	1272	2.00E-04	9
55	Hymenoptera	Vespoidea	Cabronidae	Phillandinae	Cercerini	Cerceris	<i>Cerceris gayi</i>	2	186	0.00525	86
56	Hymenoptera	Apoidea	Colletidae	Diphaglossinae	Diphaglossini	Cadeguala	<i>Cadeguala albopilosa</i>	2	1180	0.02051428 6	83
57	Hymenoptera	Apoidea	Colletidae	Diphaglossinae	Diphaglossini	Cadeguala	<i>Cadeguala occidentalis</i>	6	1121	0.03485	78
58	Hymenoptera	Apoidea	Colletidae	Xeromelissinae	Chilicolini	Chilicola	<i>Chilicola minor</i>	20	7755	0.00228571 4	2
59	Hymenoptera	Apoidea	Colletidae	Colletinae	Colletini	Colletes	<i>Colletes seminitidus</i>	1	75	0.03291666 7	2
60	Hymenoptera	Apoidea	Colletidae	Diphaglossinae	Diphaglossini	Diphaglosa	<i>Diphaglosa gayi</i>	12	3685	0.07621666 7	110
61	Hymenoptera	Vespoidea	Formicidae	Formicinae	Camponotini	Camponotus	<i>Camponotus chilensis</i>	1	37	0.01033333 3	18
62	Hymenoptera	Vespoidea	Formicidae	Formicinae	Camponotini	Camponotus	<i>Camponotus morsus</i>	4	270	0.00605	3
63	Hymenoptera	Vespoidea	Formicidae	Pseudomyrmecinae	Brachymyrmecini	Pseudomyrmex	<i>Pseudomyrmex lynceus</i>	6	2207	2.00E-04	48
64	Hymenoptera	Apoidea	Halictidae	Halictinae	Halictini	Caenohalictus	<i>Caenohalictus azarae</i>	2	249	0.00543	2
65	Hymenoptera	Apoidea	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	Corynura	<i>Corynura chilensis</i>	1	74	0.01128888 9	18
66	Hymenoptera	Apoidea	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	Corynura	<i>Corynura chloris</i>	4	446	0.009175	81
67	Hymenoptera	Apoidea	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	Corynura	<i>Corynura patagonica</i>	1	336	0.01292	79
68	Hymenoptera	Apoidea	Halictidae	Halictinae	Halictini	Lasioglossum	<i>Lasioglossum spinolae</i>	10	4784	0.00137272 7	1
69	Hymenoptera	Apoidea	Halictidae	Halictinae	Halictini	Ruizantheda	<i>Ruizantheda mutabilis</i>	3	502	0.02005	1
70	Hymenoptera	Apoidea	Halictidae	Halictinae	Halictini	Ruizantheda	<i>Ruizantheda nigraeaeulea</i>	2	279	0.00449166 7	2
71	Hymenoptera	Apoidea	Halictidae	Halictinae	Halictini	Ruizantheda	<i>Ruizantheda proxima</i>	2	111	0.0195	2
72	Hymenoptera	Apoidea	Halictidae	Halictinae	Halictini	Sphecodes	<i>Sphecodes granulatus</i>	1	108	0.00356	93
73	Hymenoptera	Apoidea	Megachilidae	Megachilinae	Anthidiini	Notanthidium	<i>Allanthidium rodolphi</i>	1	37	0.01813333 3	84
74	Hymenoptera	Apoidea	Megachilidae	Megachilinae	Megachilini	Megachile	<i>Megachile semirufa</i>	2	179	0.05077142 9	26
75	Hymenoptera	Apoidea	Sphecidae	Sphecinae	Prionychini	Prionyx	<i>Prionyx pumilio</i>	9	3622	0.00336	79

76	Hymenoptera	Apoidea	Sphecidae	Sphecinae	sphecini	Spheg	<i>Spheg latreillei</i>	4	2384	0.13762	88
77	Hymenoptera	Apoidea	Sphecidae	Larrinae	Larrini	Tachysphec	<i>Tachysphec pisonoides</i>	1	37	0.0047	17
78	Hymenoptera	Vespoidea	Vespidae	Eumeninae	Eumenini	Protodiscoelius	<i>Protodiscoelius meruia</i>	5	665	0.01615	10
79	Hymenoptera	Vespoidea	Vespidae	Vespiniae	Vespini	vespula	<i>Vespula germanica</i>	1	407	0.040125	98
80	Lepidoptera	Hesperioidea	Hesperiidae	Heteropterinae	Pyrgini	Butleria	<i>Butleria bisexguttata</i>	5	546	0.01594	90
81	Lepidoptera	Hesperioidea	Hesperiidae	Hesperiinae	hesperini	Hylephila	<i>Hylephila fasciolata</i>	4	1157	0.03243333 3	92
82	Lepidoptera	Hesperioidea	Hesperiidae	Hesperiinae	hesperini	Hylephila	<i>Hylephila signata</i>	5	1860	0.02886	3
83	Lepidoptera	Hesperioidea	Hesperiidae	Hesperiinae	hesperini	Hylephila	<i>Hylephila venusta</i>	11	1781	0.03968333 3	52
84	Lepidoptera	Hesperioidea	Hesperiidae	Hesperiinae	Moncini	Lerodea	<i>Lerodea eufala</i>	4	313	0.016375	6
85	Lepidoptera	Papilionoidea	Lycaenidae	Theclinae	Eumaeini	Strymon	<i>Eiseliana bicolor</i>	2	683	0.0092	58
86	Lepidoptera	Papilionoidea	Nymphalidae	Satyrinae	Satyrini	Auca	<i>Auca coctei</i>	3	774	0.015175	71
87	Lepidoptera	Papilionoidea	Nymphalidae	Satyrinae	Satyrini	Auca	<i>Auca pales</i>	5	1373	0.0244	2
88	Lepidoptera	Papilionoidea	Nymphalidae	Satyrinae	Satyrini	Elina	<i>Elina mantrolii</i>	1	163	0.0495	113
89	Lepidoptera	Papilionoidea	Nymphalidae	Satyrinae	Satyrini	Homeonympha	<i>Homeonympha vesagus</i>	1	91	0.0137	23
90	Lepidoptera	Papilionoidea	Nymphalidae	Satyrinae	Satyrini	Neomaenas	<i>Neomaenas janirioides</i>	5	323	0.02155	85
91	Lepidoptera	Papilionoidea	Nymphalidae	nymphalinae	Nymphalini	Vanessa	<i>Vanessa terpsichore</i>	4	852	0.0487	28
92	Lepidoptera	Papilionoidea	Nymphalidae	heliconiinae	Argynni	Yramea	<i>Yramea cytheris</i>	9	1200	0.00965	1
93	Lepidoptera	Papilionoidea	Pieridae	Pierinae	Pierini	Methania	<i>Methania leucothea</i>	3	612	0.0348	131
94	Lepidoptera	Papilionoidea	Pieridae	Pierinae	Pierini	Pieris	<i>Pieris brassicae</i>	1	16	0.0774	28
95	Lepidoptera	Papilionoidea	Pieridae	Pierinae	Pierini	Tatochila	<i>Tatochila mercedis</i>	5	582	0.0232	91

Tabla 10. Base de datos de Plantas de la Reserva Nacional Los riuiles.

Nº	Especie	Genero	Familia	Orden	Superorden	Clase	Infradivisión	Intensidad	Grado	Forma vida	Ext fen
1	<i>Adesmia splendens</i>	Adesmia	Fabaceae	Fabales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	168	3	Arbustiva	33
2	<i>Alstroemeria ligua</i>	alstroemeria	Alstroemeriaceae	Liliales	Lilianae	Liliopsida	Angiospermae	686	5	Hierba perenne	60
3	<i>Alstroemeria revoluta</i>	alstroemeria	Alstroemeriaceae	Liliales	Lilianae	Liliopsida	Angiospermae	436	5	Hierba perenne	28
4	<i>Anagallis alternifolia</i>	Anagallis	Primulaceae	Ericales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	519	6	Hierba perenne	64
5	<i>Argythamnia tricuspidata</i>	Argythamnia	Euphorbiaceae	Malpighiales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	86	2	Arbustiva	89
6	<i>Aristolotelia chilensis</i>	Aristolotelia	Elaeocarpaceae	Oxalidales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	715	3	Arborea	7
7	<i>Baccharis racemosa</i>	Baccharis	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	800	3	Arbustiva	8
8	<i>Baccharis rhomboidalis</i>	Baccharis	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	864	14	Arbustiva	36
9	<i>Baccharis sagittalis</i>	Baccharis	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	600	3	Arbustiva	10
10	<i>Bomarea saxifolia</i>	Bomarea	Alstroemeriaceae	Liliales	Lilianae	Liliopsida	Angiospermae	260	5	Hierba perenne	60
11	<i>Centaurium cackahuenu</i>	Centaurium	Gentianaceae	Gentianales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	667	1	Hierba anual	4
12	<i>Chamaemelum mixtum</i>	Chamaemelum	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	749	5	Hierba anual	47
13	<i>Chloraea chrysantha</i>	Chloraea	Orchidaceae	Asparagales	Lilianae	Liliopsida	Angiospermae	144	3	Hierba perenne	21
14	<i>Conanthera bifolia</i>	Conanthera	Tecophilaeaceae	Asparagales	Lilianae	Liliopsida	Angiospermae	130	5	Hierba perenne	64
15	<i>Convolvulus arvensis</i>	Convolvulus	Convolvulaceae	Solanales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	640	7	Hierba perenne	55
16	<i>Cuscuta chilensis</i>	Cuscuta	Convolvulaceae	Solanales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	926	8	Hierba anual	38
17	<i>Cytisus scoparius</i>	Cytisus	Fabaceae	Fabales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	478	14	Arbustiva	54
18	<i>Desfontainia spinosa</i>	Desfontainia	Columelliaceae	Bruniales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	142	2	Arbustiva	29
19	<i>Echium vulgare</i>	Echium	Boraginaceae	Boraginales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	286	2	Hierba anual	54
20	<i>Erodium cicutarium</i>	Erodium	Geraniaceae	Geraniales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	250	1	Hierba anual	12
21	<i>Escallonia revoluta</i>	Escallonia	Escalloniaceae	Escalloniales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	3000	3	Arborea	1
22	<i>Francoa appendiculata</i>	Francoa	Francoaceae	Geraniales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	560	7	Hierba perenne	38
23	<i>Fuchsia magellanica</i>	Fuchsia	Onagraceae	Myrtales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	111	3	Arbustiva	27
24	<i>Gamochaeta stachydifolia</i>	Gamochaeta	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	693	4	Hierba anual	60
25	<i>Gaultheria renjiflora</i>	Gaultheria	Ericaceae	Ericales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	274	5	Arbustiva	48
26	<i>Gevuina avellana</i>	Gevuina	Proteaceae	Proteales	Proteanae	Magnoliopsida	Angiospermae	1399	27	Arborea	41
27	<i>Gochmatia foliolosa</i>	Gochmatia	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	1613	14	Arbustiva	26
28	<i>Gratiola peruviana</i>	Gratiola	Plantaginaceae	Lamiales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	666	2	Hierba perenne	63
29	<i>Hedyotis salmankii</i>	Hedyotis	Rubiaceae	Gentianales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	888	9	Hierba perenne	23
30	<i>Herbertia lahue</i>	Herbertia	Iridaceae	Asparagales	Lilianae	Liliopsida	Angiospermae	333	1	Hierba perenne	9
31	<i>Hypericum perforatum</i>	Hypericum	Hypericaceae	Malpighiales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	200	3	Arbustiva	47
32	<i>Hypochaeris radicata</i>	Hypochaeris	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	750	44	Hierba perenne	145
33	<i>Jovellana punctata</i>	Jovellana	Scrophulariaceae	Lamiales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	231	2	Arbustiva	88
34	<i>Lactuca serriola</i>	Lactuca	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	333	1	Hierba perenne	7
35	<i>Lapageria rosea</i>	Lapageria	Philesiaceae	Liliales	Lilianae	Liliopsida	Angiospermae	59	1	Arbustiva	71
36	<i>Lathyrus hookeri</i>	Lathyrus	Fabaceae	Fabales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	667	1	Hierba perenne	3
37	<i>Leonodon taraxacoides</i>	Leonodon	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	966	15	Hierba anual	107
38	<i>Libertia chilensis</i>	Libertia	Iridaceae	Liliales	Lilianae	Liliopsida	Angiospermae	690	11	Hierba perenne	37
39	<i>Libertia sessiliflora</i>	Libertia	Iridaceae	Liliales	Lilianae	Liliopsida	Angiospermae	544	6	Hierba perenne	30

40	<i>Linum usitatissimum</i>	Linum	Linaceae	Malpighiales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	834	4	Hierba anual	132
41	<i>Lithrea caustica</i>	Lithrea	Anacardiaceae	Sapindales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	2730	35	Arborea	55
42	<i>Lobelia tupa</i>	Lobelia	Campanulaceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	412	2	Hierba perenne	71
43	<i>Lonicera japonica</i>	Lonicera	Caprifoliaceae	Dipsacales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	858	6	Arbustiva	54
44	<i>Lotus corniculatus</i>	Lotus	Fabaceae	Fabales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	411	6	Hierba perenne	100
45	<i>Luma apiculata</i>	Luma	Mirtaceae	Myrtales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	1050	14	Arborea	71
46	<i>Mentha pulegium</i>	Mentha	Lamiaceae	Lamiales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	1000	4	Hierba perenne	7
47	<i>Mutisia ilicifolia</i>	Mutisia	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	424	6	Arbustiva	67
48	<i>Myrceugenia pinifolia</i>	Myrceugenia	Mirtaceae	Myrtales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	1220	23	Arbustiva	71
49	<i>Olsynium junceum</i>	Olsynium	Iridaceae	Liliales	Lilianae	Magnoliopsida	Angiospermae	600	4	Hierba perenne	6
50	<i>Oxalis articulata</i>	Oxalis	Oxalidaceae	Oxalidales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	400	1	Hierba perenne	33
51	<i>Podanthus ovatifolius</i>	Podanthus	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	583	4	Arbustiva	30
52	<i>Quinchamalium chilense</i>	Quinchamalium	Santalaceae	Santalales	Santalanae	Magnoliopsida	Angiospermae	62	1	Hierba perenne	67
53	<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	Rhaphithamnus	Verbenaceae	Lamiales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	625	3	Arbustiva	21
54	<i>Rosa canina</i>	Rosa	Rosaceae	Rosales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	1000	4	Arbustiva	38
55	<i>Rosa moschata</i>	Rosa	Rosaceae	Rosales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	1321	17	Arbustiva	31
56	<i>Rubus ulmifolius</i>	Rubus	Rosaceae	Rosales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	1868	15	Arbustiva	34
57	<i>Senna stipulacea</i>	Senna	Fabaceae	Fabales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	616	4	Arbustiva	21
58	<i>Sisyrinchium graminifolium</i>	Sisyrinchium	Iridaceae	Asparagales	Lilianae	Liliopsida	Angiospermae	212	4	Hierba perenne	31
59	<i>Solenomelus pedunculatus</i>	Solenomelus	Iridaceae	Asparagales	Lilianae	Liliopsida	Angiospermae	67	1	Hierba perenne	35
60	<i>Sophora microphylla</i>	Sophora	Fabaceae	Fabales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	800	3	Arborea	4
61	<i>Stachys grandidentata</i>	Stachys	Lamiaceae	Lamiales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	428	3	Hierba perenne	61
62	<i>Taraxacum officinale</i>	Taraxacum	Asteraceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	666	2	Hierba perenne	23
63	<i>Teline monspessulana</i>	Teline	Fabaceae	Fabales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	287	10	Arbustiva	36
64	<i>Tepualia stipularis</i>	Tepualia	Mirtaceae	Myrtales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	1743	18	Arborea	31
65	<i>Teucrium bicolor</i>	Teucrium	Lamiaceae	Lamiales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	251	5	Arbustiva	85
66	<i>Trifolium repens</i>	Trifolium	Fabaceae	Fabales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	167	1	Hierba perenne	33
67	<i>Tristerix corymbosus</i>	Tristerix	Loranthaceae	Santalales	Santalanae	Magnoliopsida	Angiospermae	567	5	Arbustiva	161
68	<i>Ugni molinae</i>	Ugni	Mirtaceae	Myrtales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	125	1	Arbustiva	45
69	<i>Valeriana affiglauea</i>	Valeriana	Valerianaceae	Dipsacales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	67	1	Hierba perenne	64
70	<i>Viola portalesia</i>	Viola	Violaceae	Malpighiales	Rosanae	Magnoliopsida	Angiospermae	257	13	Arbustiva	90
71	<i>Wahlenbergia linarioides</i>	Wahlenbergia	Campanulaceae	Asterales	Asteranae	Magnoliopsida	Angiospermae	1500	6	Hierba perenne	61

ESCUELA DE POSTGRADO