



UNIVERSIDAD DE CHILE – FACULTAD DE CIENCIAS – ESCUELA DE CIENCIAS
AMBIENTALES Y BIOTECNOLOGÍA

**“ANÁLISIS DE LA RELACIÓN ENTRE NICHOS TÉRMICOS Y EL GRADO DE
ESPECIALIZACIÓN DE PLANTAS Y POLINIZADORES EN UNA RED DE
POLINIZACIÓN ALTOANDINA EN CHILE CENTRAL”**

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

Álvaro Luciano Aguayo Curilén

Director:

Dra. Mary T. Kalin Hurley

Codirector:

Dr. (C) Ítalo Tamburrino Widner

Septiembre, 2023

Santiago – Chile

Agradecimientos

En primer lugar, agradezco a mi familia por siempre apoyarme y estar siempre para mí en todo momento.

También, agradezco a mis amigos/as con los que seguí en contacto luego de mi paso por el colegio y a los/las que conocí durante mis años de estudio en la universidad. Gracias por siempre estar en los buenos y malos momentos y acompañarme en esta aventura,

Agradezco de igual forma a mi tutora Mary Kalin Arroyo y cotutor Ítalo Tamburrino por siempre estar dispuestos a enseñarme y explicarme una y otra vez aquellos temas que no entendía.

Además, agradezco a mis compañeros de carrera que destinaron una parte de su valioso tiempo y me ayudaron en terreno a recolectar datos. Fueron imprescindibles en mi investigación.

Finalmente, agradezco el financiamiento de esta tesis mediante el proyecto Fondecyt N° 1180454.

Índice de contenidos

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Objetivos	7
Metodología	8
Área de estudio	8
Registro de temperatura	9
Composición de polinizadores y registro de interacciones	10
Construcción de la red de polinización	12
Caracterización del nicho térmico	12
Grado de especialización	14
Análisis de datos	15
Resultados	15
Ambiente térmico	15
Red de polinización	17
Nicho térmico	19
Grado de especialización	23
Nicho térmico y grado de especialización	26
Discusión	30
Conclusión	35
Bibliografía	35
Anexos	45

RESUMEN

La interacción planta-polinizador constituye una de las interacciones mutualistas más importantes, ya que establece la base para el funcionamiento de diversos ecosistemas. En ecosistemas andinos, las interacciones entre plantas y polinizadores son, por regla general, generalistas, mientras que las interacciones especialistas son raras. Además, se ven enfrentados a condiciones térmicas fluctuantes tanto diarias como estacionales. En plantas, la alta variación térmica diaria favorece a las especies de plantas con nichos térmicos amplios. Mientras que, en ectotermos, el nicho térmico está determinado por los patrones de temperatura ambiental y en gran medida, por la temperatura máxima que pueden tolerar. En este estudio, se analizó la relación entre el nicho térmico de actividad (NTA) de los polinizadores y el nicho térmico reproductivo (NTR) de las plantas con el grado de especialización de estos basado en el número de interacciones que llevan a cabo entre ellos, para lo cual, se plantearon las siguientes preguntas: (1) ¿Cuán generalistas son las especies de plantas y polinizadores en una red de polinización en el piso altoandino de la Cordillera de Chile central? (2) ¿Bajo qué temperaturas se encuentran activos los polinizadores y ocurre la floración de las plantas? (3) ¿Está relacionada la tolerancia térmica de los polinizadores y el rango térmico que abarca la floración de las plantas con su grado de especialización? Se esperaba que los polinizadores con una amplitud mayor de tolerancia térmica y plantas con rangos térmicos más amplios de floración tuvieran un mayor número de especies interactuantes. Se registraron las interacciones planta-polinizador en un área local a 3.050 m.s.n.m, en Valle Nevado entre las 10-17 hrs en un periodo de 19 semanas. Se determinó el NTA considerando los valores de temperatura sólo cuando hubo interacción con plantas, mientras que para el NTR se consideraron los valores de temperatura cada 20 minutos entre las 10-17 hrs. Finalmente, se comparó el nicho térmico con el grado de especialización en ambos grupos mediante correlación de Spearman.

Tanto plantas como polinizadores fueron, mayormente, generalistas y tuvieron en promedio NTA de 10,2 °C (rango: 1,2 - 20,6 °C) y NTR de 27,1 °C (rango: 22,4 - 35,2 °C). Para los polinizadores, no se encontró una relación significativa entre el NTA y el número de especies de plantas polinizadas. Por el contrario, en plantas, sí hubo una relación positiva entre el NTR y el número de especies visitantes. Mecanismos fisiológicos de termorregulación, periodos de actividad de los polinizadores y la liberación de condiciones abióticas hostiles a mitad de la temporada de floración podrían explicar estos resultados. Este estudio aporta nuevos conocimientos sobre cómo las variables abióticas pueden mediar la cantidad de interacciones entre plantas y polinizadores en los ecosistemas.

ABSTRACT

The plant-pollinator interaction is one of the most important mutualistic interactions, forming the basis for the functioning of diverse ecosystems. In Andean ecosystems, plant-pollinator interactions tend to be predominantly generalists, while specialist interactions are rare. In addition, these organisms face fluctuating thermal conditions, both on a daily and seasonal scale. In plants, high daily thermal variation favors plant species with broad thermal niches. In contrast, in ectotherms, the thermal niche is determined by ambient temperature patterns and mostly by the maximum temperature they can tolerate. This study intended to analyze the relationship between the activity thermal niche (ATN) of pollinators and the reproductive thermal niche (RTN) of plants concerning their degree of specialization, based on the number of interactions they engage in, for which the following questions were addressed: (1) How generalist are plant and pollinators species in a pollination network in the high Andean region of the Cordillera of central Chile? (2) What temperatures conducive to the activity of pollinators and the plant flowering? (3) Is the thermal tolerance of pollinators and the thermal range encompassed by plant flowering associated with their

degree of specialization? We expected that pollinators with broader thermal tolerance and plants with wider thermal ranges of flowering would have a greater number of interacting species. Plant-pollinator interactions were recorded in a local area at 3,050 m.a.s.l., in Valle Nevado between 10-17 hr over a period of 19 weeks. The ATN was determined considering temperature values only during interactions with plants, while for the RTN, was determined considering temperature values every 20 minutes between 10-17 hrs. Finally, Spearman correlation was employed to compare the thermal niche with the degree of specialization in both groups.

Both plants and pollinators were predominantly generalists and had on average ATN of 10.2 °C (range: 1.2-20.6 °C) and RTN of 27.1 °C (range: 22.4-35.2 °C). For pollinators, no significant relationship was found between ATN and the number of plant species pollinated. Conversely, in plants, there was a positive relationship between the RTN and the number of visiting species. Physiological mechanisms of thermoregulation, periods of pollinator activity and the release of hostile abiotic conditions in the middle of the flowering season could explain these results. This study contributes new insights into how abiotic variables mediate the quantity of interactions between plant and pollinators within ecosystems.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones de mutualismo constituyen la base para el funcionamiento de los ecosistemas, desempeñando un papel esencial a la hora de determinar cómo se organizan las comunidades y cómo funcionan (Traveset & Richardson, 2014). Gran parte de la reproducción y reclutamiento exitoso de muchas especies de plantas dependen de estas interacciones y un gran número de especies animales necesitan, estrechamente, de los recursos que las plantas proveen alrededor de sus estructuras reproductivas, como las flores, frutos, entre otros (Levey y col., 2002; Waser & Ollerton, 2006).

La polinización es un ejemplo bien conocido de interacción mutualista interespecífica. Los polinizadores prestan un servicio fundamental a los ecosistemas terrestres (Buchmann & Nabham, 1996; Kearns y col., 1998), ya que determinan el éxito o fracaso reproductivo de las plantas (Ollerton y col., 2011). Además, en esta interacción planta-polinizador las especies vegetales proporcionan recompensas como néctar y polen, y los animales que las polinizan promueven la reproducción de éstas al llevar sus granos de polen a otros individuos de la población (Giannini y col., 2013).

Este tipo de interacción tiene una larga historia de estudios a nivel de comunidades ecológicas enteras (Robertson, 1928; Moldenke, 1975). No obstante, durante las últimas décadas, se ha presentado una renovada atención a las comunidades planta-polinizador (Waser & Ollerton, 2006), particularmente, en el contexto de que pueden representar redes complejas (Bascompte & Jordano, 2007; Memmott y col., 2007; Aizen y col., 2008; Petanidou y col., 2008).

Las comunidades planta-polinizador suelen estar compuestas por un elevado número de especies vegetales y un número aún mayor de especies de polinizadores, conectados a través de interacciones directas e indirectas en una red compleja. Estas redes suelen tener una arquitectura anidada, en donde las especies más especialistas interactúan sólo con subconjuntos adecuados de aquellas especies que interactúan con las más generalistas (Bascompte y col., 2003). Asimismo, Jordano (1987), al analizar los pocos estudios sobre comunidades planta-animal que existían hasta ese momento, concluyó que las interacciones facultativas de alta generalidad son la regla. En general, esta tendencia se ha mantenido, donde se subraya la naturaleza generalizada de las interacciones de polinización (por ejemplo, Herrera, 1988, 1996; Ollerton, 1996, 1998; Waser y col., 1996; Elberling & Olesen, 1999; Momose y col., 1998; Johnson & Steiner, 2000; Rasmussen & Olesen, 2000; Medan y col., 2002; Lara-Romero y col., 2019; Minachilis y col., 2020). Son pocos los taxa de plantas y polinizadores que están realmente especializados (Olesen & Jordano,

2002). En este sentido, si bien se ha concluido que la mayoría de las plantas y polinizadores están generalizadas, las causas subyacentes son aún poco entendidas.

Una de estas causas podría guardar relación con la amplitud de rango o tolerancia térmica de las especies. En esta línea, se ha propuesto que el régimen de temperaturas del entorno ocupado por las poblaciones de las especies de plantas y animales es un componente clave en la determinación de los límites y la amplitud de su nicho térmico (Clusella-Trullas y col., 2011; Hoffmann y col., 2013). En insectos ectotermos la tolerancia térmica está limitada por los patrones de temperatura ambiental y, en gran medida, por la temperatura máxima (y probablemente mínima) que pueden soportar (Hoffmann, 2010; Santos y col., 2011). Por lo tanto, la variabilidad y previsibilidad de las fluctuaciones de temperatura son componentes importantes que configuran los nichos térmicos de los insectos (Chown & Nicolson, 2004). La misma tendencia se ha observado en especies de plantas. Chan y col. (2016) documentaron que la alta variabilidad diaria de la temperatura favorece a las especies con nichos térmicos amplios, mientras que Sierra-Almeida & Cavieres (2012) concluyeron que, cuanto más estrecho es el rango de tolerancia térmica, más especializada es la especie. Lo anterior, se condice, además, con la hipótesis de la variabilidad climática (CVH, en inglés), descrita por Janzen (1967), la cual predice que organismos que viven en ambientes con gran variación de temperatura tienen un rango más amplio de tolerancia térmica. Por el contrario, lugares con una menor variación estacional de temperatura seleccionan especies con rangos térmicos más estrechos. Si bien existen estudios, en su mayoría, de laboratorio sobre la tolerancia térmica de insectos, no se ha medido el nicho térmico de actividad de los polinizadores en ecosistemas naturales.

En ecosistemas altamente estacionales, las especies con largos periodos de floración estarían expuestas a un rango de temperatura mayor y, por lo tanto, a un ensamble más diverso de polinizadores en comparación a aquellas especies con periodos de floración más cortos. Por otro

lado, los polinizadores con largos períodos de actividad visitarían flores que abren bajo diferentes temperaturas. Todos estos antecedentes sugieren que la temperatura jugaría un rol importante en determinar el grado de especialización de plantas y polinizadores.

Los ecosistemas alpinos corresponden a entornos caracterizados por grandes diferencias de temperatura diurna y estacional, y cambios de temperatura a menudo rápidos e impredecibles (Mani, 1968). Se ha visto que las fluctuaciones de temperaturas, en una escala de tiempo fina, aumentan con la altura (Arroyo y col., 2019). Las redes de polinización en estos ecosistemas reportan un alto grado de anidamiento (Dupont y col., 2003). Además, la diversidad de polinizadores es generalmente baja en comparación con la diversidad de las tierras bajas (Ramírez & Brito, 1992). De hecho, la relación polinizadores/abundancia de plantas disminuye con la altura (es decir, los polinizadores se vuelven cada vez más escasos para las plantas), mientras que los sistemas generalistas y especializados coexisten, aunque los sistemas generalistas tienden a dominar (Arroyo y col., 1982; Devoto y col., 2005; Ramos-Jiliberto y col., 2010). Se predice que los nichos térmicos de los polinizadores influirán en el grado de especialización en la interacción planta-polinizador.

En base a los antecedentes anteriores y apoyándonos en los dos conceptos descritos anteriormente, este estudio pretende responder a las siguientes preguntas: (1) ¿Cuán generalistas son las especies de plantas y polinizadores en una red de polinización en el piso altoandino de la Cordillera de Chile central? (2) ¿Bajo qué temperaturas se encuentran activos los polinizadores y ocurre la floración de las plantas? (3) ¿Está relacionada la tolerancia térmica de los polinizadores (NTA) y el rango térmico que abarca la floración de las plantas (NTR) con su grado de especialización? Se espera que polinizadores con una mayor amplitud de tolerancia térmica y plantas con rangos térmicos más amplios de floración tengan un mayor número de especies interactuantes.

Para propósitos de este estudio, se define el ‘nicho térmico de actividad’ (NTA) como el rango o tolerancia térmica bajo el cual una especie de polinizador se encuentra activo visitando flores. Análogamente, se entiende el ‘nicho térmico reproductivo’ (NTR) como el rango de temperatura bajo el cual una especie de planta se encuentra en flor durante las horas del día.

Objetivo general

Analizar la relación que existe entre el nicho térmico y el grado de especialización de plantas y polinizadores en el piso altoandino de la cordillera de los Andes de Chile central.

Objetivos específicos

1. Determinar las especies de plantas y polinizadores que conforman la red de polinización global a 3.050 m.s.n.m en Valle Nevado, Región Metropolitana, y que nos informará acerca del número de plantas polinizadas por polinizador y viceversa.
2. Estimar el nicho térmico de actividad (NTA) y reproductivo (NTR) de cada especie de polinizador y planta, respectivamente.
3. Determinar el grado de especialización en ambos grupos interactuantes.
4. Comparar la amplitud de nicho térmico con el grado de especialización de plantas y polinizadores.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se realizó en la Cordillera de los Andes de Chile central, en el piso altoandino ubicado en las cercanías del centro de esquí Valle Nevado ($33^{\circ}21'03''$ S, $70^{\circ}14'55''$ W) a una altura de 3.050 m.s.n.m. (Figura 1).

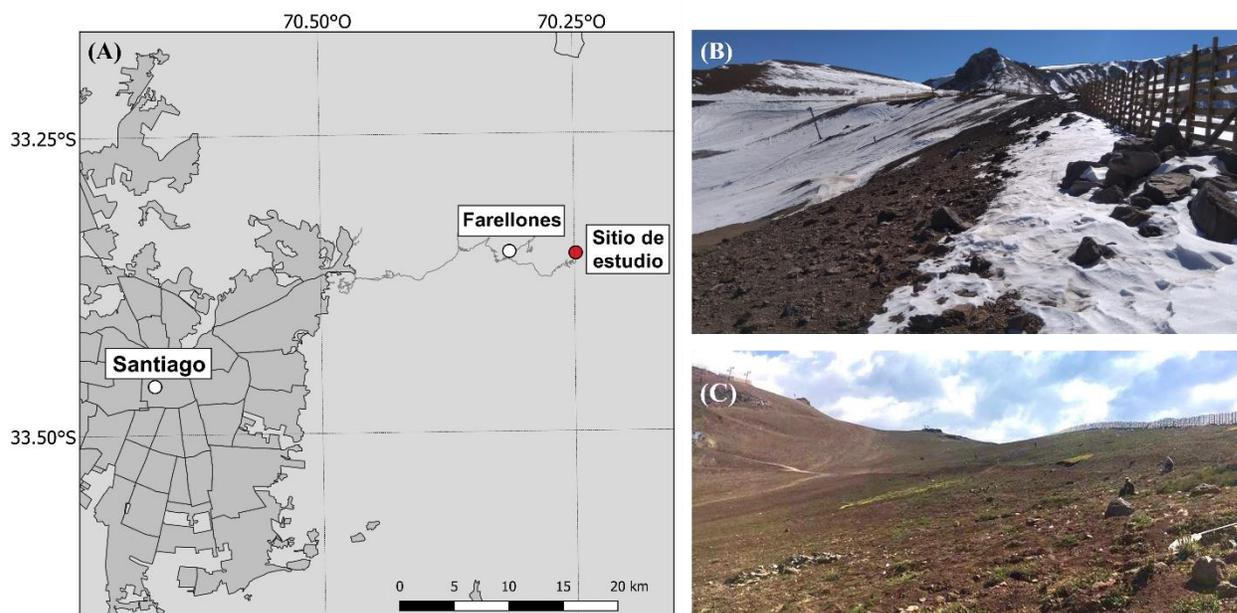


Figura 1. Localización del sitio de estudio ubicado a 3.050 m.s.n.m, en Valle Nevado, RM. (A) Mapa referencial de la ubicación del área de estudio. Fotografía del sitio de estudio (B) nevado y en la (C) estación de floración 2021-2022.

Chile central presenta un clima de tipo mediterráneo (di Castri & Hajek, 1976), el cual se caracteriza por inviernos lluviosos y frescos y veranos largos y secos de unos 6-7 meses de duración, con una precipitación anual, a 3.200 m de altitud, de 943 mm (Santibañez & Uribe, 1990) y una temperatura media mensual del aire durante la estación de crecimiento que oscila entre $3,0^{\circ}\text{C}$ en abril y $7,5^{\circ}\text{C}$ en febrero (Cavieres & Arroyo, 1999).

La investigación se realizó en una ladera con exposición poniente, donde se cubrió un área de vegetación de alrededor de 2.000 m^2 . En esta zona la vegetación está compuesta, principalmente, por hierbas perennes que forman rosetas, además de parches dominados por especies de plantas en

cojín (Cavieres y col., 2000; Badano & Cavieres, 2006). Ejemplos de algunas especies de plantas en flor presentes en el área de estudio se muestran en la Figura 2.

El sitio de estudio se dividió en 79 cuadrantes de 5x5 m cada uno. El tiempo en que se llevó a cabo el estudio en terreno abarcó un total de 19 semanas, aproximadamente, desde el 02 de noviembre del 2021 al 16 de marzo del 2022. Durante este periodo, cada semana se revisó la floración de cada especie de planta en todos los cuadrantes para elegir las especies a muestrearse semanalmente.

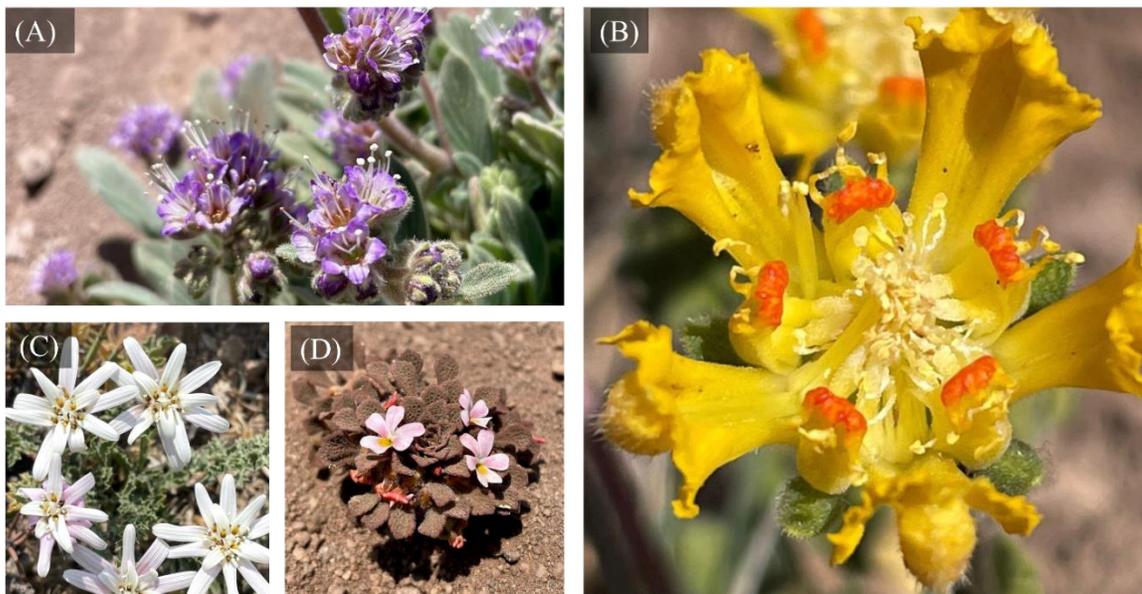


Figura 2. Fotografías de algunas de las especies de plantas en flor observadas en el sitio de estudio. (A) *Phacelia secunda* (Boraginaceae), (B) *Loasa caespitosa* (Loasaceae), (C) *Perezia carthamoides* (Asteraceae), (D) *Viola philippii* (Violaceae).

Registro de temperatura

Se montaron cinco registradores automáticos de temperatura (HOBO U23 Pro v2; Onset Computer Corp., Cape Cod, MA, USA) con escudos solares al principio de la floración, coincidiendo con el inicio de la recolección de datos (principios de noviembre). Se ubicaron hasta los 15 cm sobre el nivel del suelo por ser representativo de la altura de vuelo y forrajeo de los

polinizadores (Arroyo y col., 2013). Los sensores registraron la temperatura ambiental en intervalos de 20 minutos durante el periodo de observación de las interacciones planta-polinizador y se distribuyeron en cinco puntos diferentes cubriendo la variación de altura y substratos en el sitio de estudio.

Adicionalmente, para evidenciar las grandes fluctuaciones de temperatura que presenta el área de estudio, se calculó el promedio de temperaturas diurnas por día de todo el periodo de recolección de datos, desde las 10:00 hasta las 17:00 hrs, además de las temperaturas máximas y mínimas diarias. Junto a ello, se calculó la temperatura promedio del día por mes, desde noviembre del 2021 a marzo del 2022 abarcando el mismo horario diurno.

Composición de polinizadores y registro de interacciones

Entre el inicio y término de floración respectivo para cada especie de planta que estaba en flor cada semana, se eligieron tres o siete parches al azar con al menos 1 m de distancia entre cada uno, dependiendo netamente de la frecuencia y etapa fenológica (por ejemplo, inicio o *peak* de floración) en que se encontraban los ejemplares dentro del área de estudio. Las especies con pocos individuos en flor en una semana determinada no se incluyeron dado que no fue posible contabilizar suficientes parches. Las observaciones se realizaron dos días a la semana con la ayuda de varios observadores con la finalidad de cubrir todas las especies en flor.

En cada uno de los parches se contabilizó el número de individuos y flores abiertas, anotando la hora del registro y el cuadrante correspondiente. Adicionalmente, se anotaron las condiciones climáticas como el viento y la nubosidad. El viento se caracterizó como leve, moderado y fuerte, mientras que la nubosidad como despejado (D), parcialmente nublado (PN) y nublado (N). Las observaciones de las visitas de polinizadores a las plantas se realizaron en periodos de 15 minutos separados por periodos de 5 minutos de descanso de los observadores, entre

las 10:00 y las 17:00 hrs, rotando entre los parches. De esta manera se obtuvieron, en mayor medida, 21 ciclos de observación por semana por especie a lo largo de su floración, cubriendo un esfuerzo de muestreo de 14 horas semanales de observación. Sin embargo, en los días en que hubo tormenta eléctrica se recolectaron datos hasta el horario en que no fuese riesgoso para los observadores. En cada ciclo de observación se registraron todas las interacciones efectivas de polinizadores a las flores abiertas, anotando su identificación tentativa, mediante la caracterización de los insectos como tamaño corporal, patrones de coloración, de vuelo o transporte (estacionario, saltos cortos, etc.), entre otros. Se consideraron polinizadores efectivos a aquellos visitantes que entraban en contacto con las estructuras reproductivas de las flores (por ejemplo, antera o estigma) y/o se observaba que éstos se encontrasen cubiertos de polen al momento de visitar y retirarse de las flores abiertas. Se excluyeron a heterópteros y coleópteros ya que no se observó desplazamiento entre flores. Más bien, estos grupos de insectos permanecieron por largos tiempos en la misma flor donde se observaron. Para el caso de las hormigas (Hymenoptera), se consideró su presencia como incidental, ya que se observó un comportamiento errático e irregular.

En paralelo, se capturaron ejemplares de polinizadores que fueron observados polinizando las plantas con redes de barrido y se tomaron fotografías en caso de haber sido necesario. Los insectos capturados fueron montados, enumerados y guardados en insectarios y luego enviados al Dr. Rodrigo Barahona, Universidad de Los Lagos para su identificación. Algunos insectos sólo se pudieron identificar a nivel de familia u orden a excepción de un lepidóptero que no fue posible identificarlo con tal detalle, por ende, sólo fue identificado por su nombre de campo.

Se excluyeron de los análisis a seis especies de polinizadores: Cicadellidae sp. 1 (Hemiptera), *Liphanthus moldenkei* (Hymenoptera), *Phthiria tristis* (Diptera), *Sicorisia discreta* (Hemiptera), Tachinidae sp. 11 (Diptera) y *Pryionix* sp. 1 (Hymenoptera), debido a que poseen un único registro de observación de interacción con plantas en todo el periodo de floración.

Construcción de la red de polinización

Para visualizar las interacciones entre las plantas y polinizadores, se construyó una matriz binaria de presencia-ausencia donde se indica las plantas que fueron visitadas por cada polinizador y viceversa. Tal interacción, en la matriz, se encuentra asignada con un 0 en ausencia de interacción entre ambas especies y con un 1, sí la hay (Olesen & Jordano, 2002). Posteriormente, se importó la matriz al software R (Rstudio, 2019) y con el paquete bipartite (Dormann y col., 2008) se creó la red de polinización que representa todas las interacciones de la comunidad planta-polinizador presentes en el área de estudio.

Caracterización del nicho térmico

Para determinar el nicho térmico reproductivo (NTR) se consideraron todos los valores de temperatura registrados cada 20 minutos entre las 10:00-17:00 hrs durante todos los días que duró la floración de cada especie. Es decir, si el periodo de floración de una especie comenzó el 01 de noviembre y terminó el 01 de enero, se recopilaron las temperaturas diarias registrados cada 20 minutos entre las 10:00-17:00 hrs de ambos meses considerando todos los parches observados. Mientras que, para establecer el nicho térmico de actividad (NTA) se consideraron sólo los valores de temperatura para los 20 minutos en que se registraron las interacciones efectivas de polinizadores con las plantas en el día. Esto con el fin de evitar considerar horas donde los insectos no se encuentren activos polinizando o se encuentren en sus nidos, debido a su sensibilidad a la temperatura (Primack & Inouye, 1993; Totland, 1994; Thomson, 2010; Straka & Starzomski, 2015; Lefebvre y col., 2018). Para ambos grupos interactuantes, se obtuvieron los valores de temperatura del HOBO más cercano al cuadrante donde se registró la interacción. Además, se incluyó el rango de temperatura de toda la temporada de recolección de datos obtenido a partir del registro térmico

de cada uno de los sensores de temperatura ubicados en el área de estudio para contrastar el rango de temperatura de actividad de los polinizadores y de floración en plantas con la situación general.

En plantas y polinizadores, el nicho térmico se caracterizó mediante dos parámetros: (a) el rango, el cual corresponde a la diferencia entre la temperatura máxima y mínima donde se registró la polinización efectiva en polinizadores y donde ocurrió el periodo de floración de las plantas, y (b) la desviación estándar, la cual fue incluida considerando que el rango térmico puede contener valores extremos que no representarían el comportamiento habitual de las especies.

Adicionalmente, para investigar si existe variación entre los nichos térmicos de los diferentes grupos de insectos, se dividieron a los polinizadores (por orden) en dos grupos: aquellos que se encontraron, mayoritariamente, polinizando bajo la temperatura más frecuente de la temporada (“*peak* de temperatura”) y aquellos que se encontraron visitando flores, en mayor medida, sobre el *peak* de temperatura de la estación. Y, además, se compararon las temperaturas mínimas de actividad de dípteros e himenópteros para determinar si ambos grupos presentan diferencias entre las mismas, mediante Test de t.

Son dos los componentes que determinan los rangos de temperatura de actividad de los insectos: la variación diurna y la variación estacional. Para descartar que la amplitud del nicho térmico estuviese dada únicamente por la variación diurna, se efectuaron correlaciones entre NTA y los días en que mantuvieron activos polinizando cada especie de insecto.

Los valores de temperatura para cada especie de planta y polinizador, se importaron al software R (Rstudio, 2019) y se generaron curvas de densidad que ilustran los parámetros de nicho térmico en ambos grupos interactuantes, obtenidos a partir de los paquetes ‘ggplot2’ y ‘ggridges’ (Wickham, 2016; Wilke, 2022).

Grado de especialización

El grado de especialización de las especies de plantas y polinizadores se obtuvo mediante dos índices.

- 1) I_A , el número de especies de insectos que visita una especie de planta e I_P , el número de especies de plantas que fueron visitadas por una especie de polinizador. La especialización de las interacciones se caracteriza por el número de especies (o enlaces). En esta investigación, una especie de planta o polinizador que interactuó con sólo una especie se clasificó como especialista (Blüthgen y col., 2006; Blüthgen y col., 2007; véase como ejemplo Cuartas-Hernández & Medel, 2015).
- 2) Índice de Shannon (H') (Shannon & Weaver, 1949):

$$H' = \sum_{i=1}^S (p_i \ln p_i)$$

Para propósito de esta investigación, p_i será la proporción de especies de polinizadores del i -ésimo orden de una comunidad con S órdenes. Los valores altos del Índice de Shannon se dan cuando una especie de planta es visitada por una gran cantidad de especies de polinizadores pertenecientes a diversos órdenes. Tal planta se asignó como una especie generalista. De forma contraria, una especie de planta visitada por una menor cantidad de especies de insectos pertenecientes a una menor cantidad de órdenes fue considerada como una especie especializada con valores más bajos de Shannon, incluyendo el cero. Este índice fue calculado en 'Shannon Diversity Index Calculator' (Rain, 2023). Los órdenes considerados fueron Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Thysanoptera y Hemiptera.

Análisis de datos

Para determinar si existe relación entre el nicho térmico y el grado de especialización en plantas y polinizadores, se relacionaron los parámetros de nicho descritos con anterioridad con los dos índices calculados para el grado de especialización. Adicionalmente, para cada especie de planta, se relacionaron los parámetros de nicho térmico con el periodo de floración de las plantas para saber si existía una asociación entre la amplitud del rango de temperatura y los días en que estuvieron en flor. Del mismo modo, para cada especie de polinizador, se relacionaron los parámetros de nicho térmico con los días de actividad, con la finalidad de determinar si existía una relación entre la amplitud del rango de temperatura y la cantidad de días en que los insectos fueron observados polinizando. Se utilizó correlación de Spearman y Pearson según correspondiera.

RESULTADOS

Ambiente térmico

La temperatura a 15 cm sobre el suelo fue altamente fluctuante durante día y a lo largo de la estación de floración. Durante el día, la diferencia promedio entre la $T_{\text{máx}}$ y $T_{\text{mín}}$ fue de 13,5 °C con un rango entre 5,7 - 20,2 °C (Figura 3). De igual forma, a lo largo de la temporada la temperatura promedio por día tuvo diferencias muy contrastantes, con una máxima de 24,7 °C el 14 de enero y una mínima de 3,6 °C el 23 de febrero. La temperatura promedio durante el día por mes fluctuó entre los 14,9 °C en noviembre y los 19,0 °C en diciembre (Figura 4). Estos datos térmicos confirman que los polinizadores, en el piso altoandino, están expuestos a cambios fluctuantes de temperatura durante el día. Asimismo, las plantas se ven expuestas a una gran variación de temperatura durante su floración.

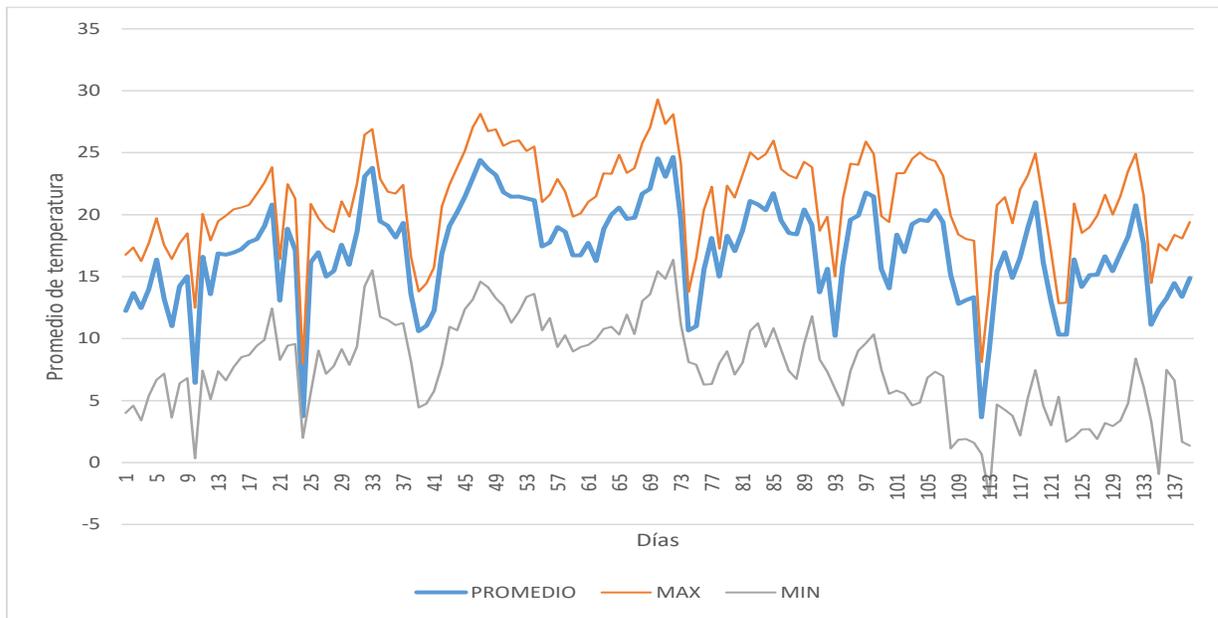


Figura 3. Promedio de temperatura diaria durante el periodo de recolección de datos (azul) entre 01 de noviembre de 2021 y 16 de marzo del 2022. Se visualizan las temperaturas máximas (naranja) y mínimas (plomo). Se promediaron las temperaturas diarias de los cinco sensores para cada 20 minutos.

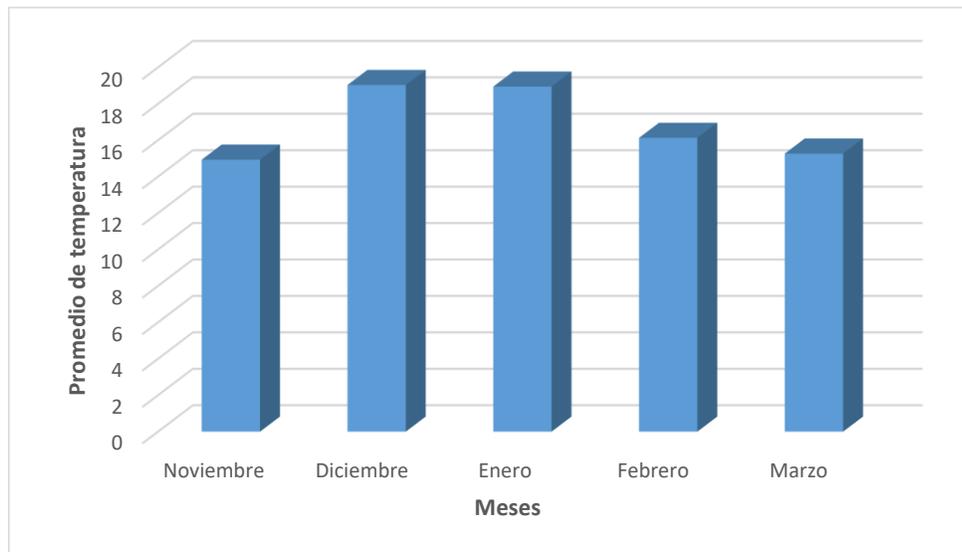


Figura 4. Promedio de temperatura mensual a 15 cm del suelo desde el 01 de noviembre 2021 al 16 de marzo del 2022. En el año de estudio, diciembre y enero fueron los meses más cálidos, mientras que noviembre tuvo la temperatura promedio menor. Se promediaron las temperaturas de los cinco sensores para cada 20 minutos en el día.

Red de polinización

La red de polinización constó de 65 especies de plantas y polinizadores, abarcando un total de 125 interacciones realizadas entre ambos grupos (Figura 5).

Hubo un total de 37 especies de plantas en el área de estudio. Sin embargo, se realizó el seguimiento de interacciones en 26 especies de plantas (70,3% de las especies no anemófilas que florecieron), ya que no se contabilizaron suficientes parches para observar interacciones de las plantas restantes. Se registraron 21 géneros de plantas distribuidas en 14 familias. Adicionalmente, seis especies son endémicas de Chile y una es introducida: *Taraxacum officinale* (Asteraceae). La familia con mayor número de especies en la red fue Asteraceae, representada por 9 especies (34,6% respecto al total).

En el caso de los polinizadores, se registraron 39 especies en total, pertenecientes a cinco órdenes, de los cuales los dípteros fueron más abundantes con 19 especies (equivalente al 48,7% del total), seguido de Hymenoptera con 13 especies (equivalente al 33,3% de los insectos) junto a Lepidoptera (con cuatro especies, equivalente al 10,3%) y Thysanoptera con dos especies (5,1% de los polinizadores). Hemiptera fue el orden menos representado en la red con apenas una especie. Si bien, el picaflor cordillerano (*Oreotrochilus leucopleurus*) se encontraba en la zona, no se observaron visitas a flores en el área de estudio.

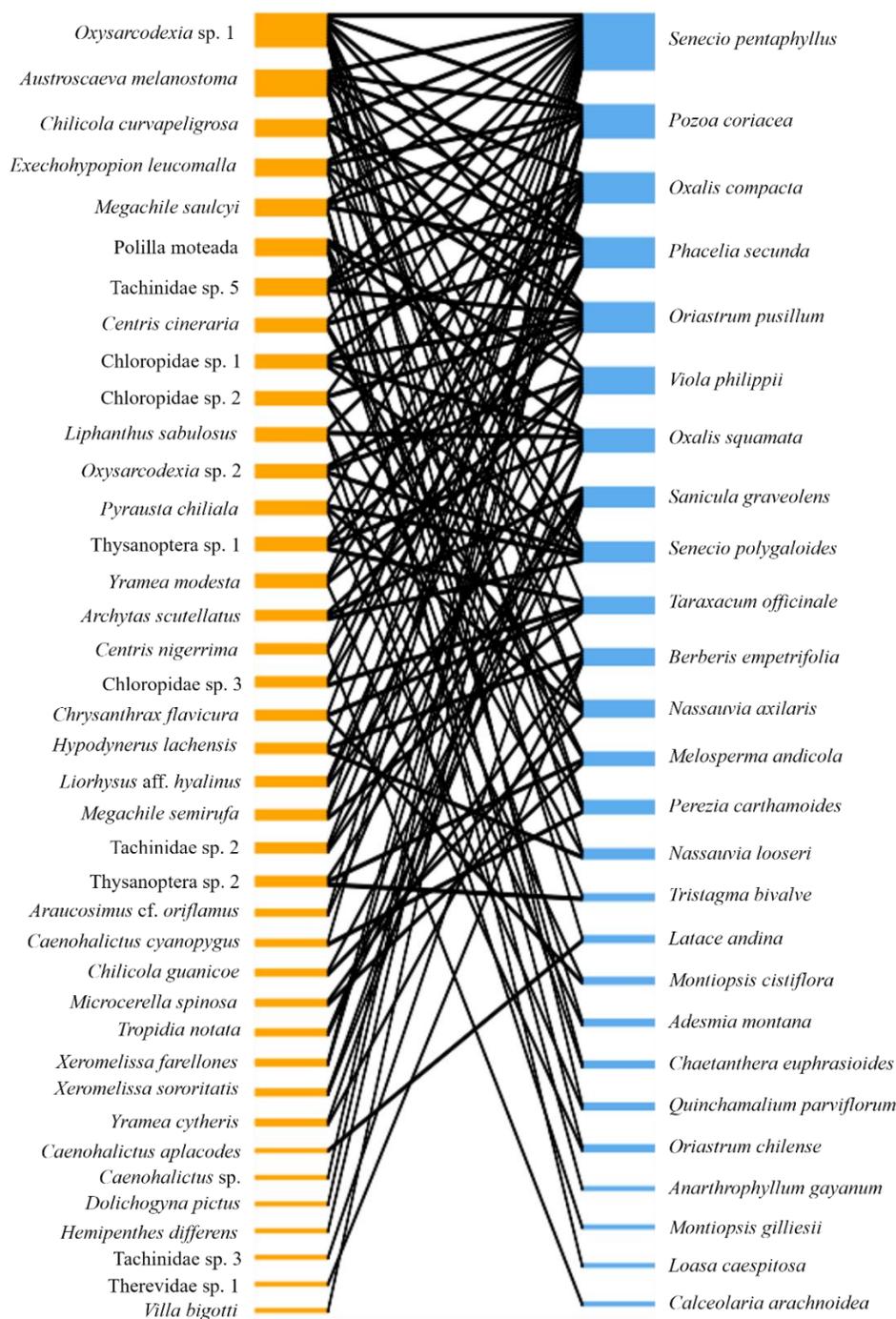


Figura 5. Red de polinización construida a partir de datos obtenidos durante el periodo de floración de plantas (noviembre a marzo del verano 2021-2022), a 3.050 m.s.n.m, Valle Nevado, Región Metropolitana de Santiago. Consta de 26 especies de plantas y 39 especies de polinizadores.

Las especies de las plantas y polinizadores de la red se encuentran detalladas en la matriz binaria (Tabla S1, Anexo 1).

Nicho térmico

Como grupo, los insectos estuvieron activos polinizando bajo un amplio rango de temperaturas (1,2 °C a 20,6 °C), con un promedio de 10,2 °C. En general, los dípteros tuvieron los nichos térmicos más amplios de la comunidad, seguido de los himenópteros y lepidópteros. Sin embargo, también se encontraron especies de moscas y abejas con NTA estrechos.

Los nichos térmicos individuales de las especies de polinizadores fueron muy variables (Figura 6). A un extremo, *Oxysarcodexia* sp. 2 (Diptera: Sarcophagidae) estuvo polinizando entre los 4,3 °C y 24,9 °C con un NTA de 20,6 °C. Al otro extremo, *Yramea cytheris* (Lepidoptera: Nymphalidae) estuvo activamente polinizando entre los 13,8 ° y 15,0 °C (rango térmico: 1,2 °C), en un rango más estrecho de temperatura en comparación a los demás polinizadores.

Los himenópteros estuvieron visitando flores bajo un nicho térmico estrecho de 2,4 °C y un nicho térmico amplio de 16,7 °C. Entre las especies de tamaño corporal pequeño, *Xeromelissa sororitatis* (Halictidae) tuvo la amplitud de tolerancia térmica más amplia con 16,7 °C (10,6 – 27,3 °C), en tanto que *Caenohalictus aplacodes* (Halictidae) estuvo visitando flores en un rango térmico más estrecho de 2,3 °C (15,1 - 17,5 °C). En cambio, para himenópteros de tamaño corporal grande, el rango de tolerancia térmica más amplio corresponde a *Centris cineraria* (Apidae), el cual tuvo un NTA de 11,4 °C (16,3 - 27,6 °C). En contraparte, *Megachile semirufa* (Megachilidae) fue observado visitando flores en un rango de temperatura de 3,8 °C (15,6 - 19,4 °C). Para el caso de los lepidópteros tuvieron nichos térmicos estrechos y muy variables entre géneros. *Yramea modesta* fue la especie que tuvo el mayor rango térmico del grupo (11,3 °C), mientras que *Yramea cytheris* se mantuvo polinizando bajo un NTA estrecho de 1,2 °C. Las especies pertenecientes a los órdenes Hemiptera y Thysanoptera estuvieron activas polinizando bajo NTA de 9,3 °C y 11,2 °C, respectivamente.

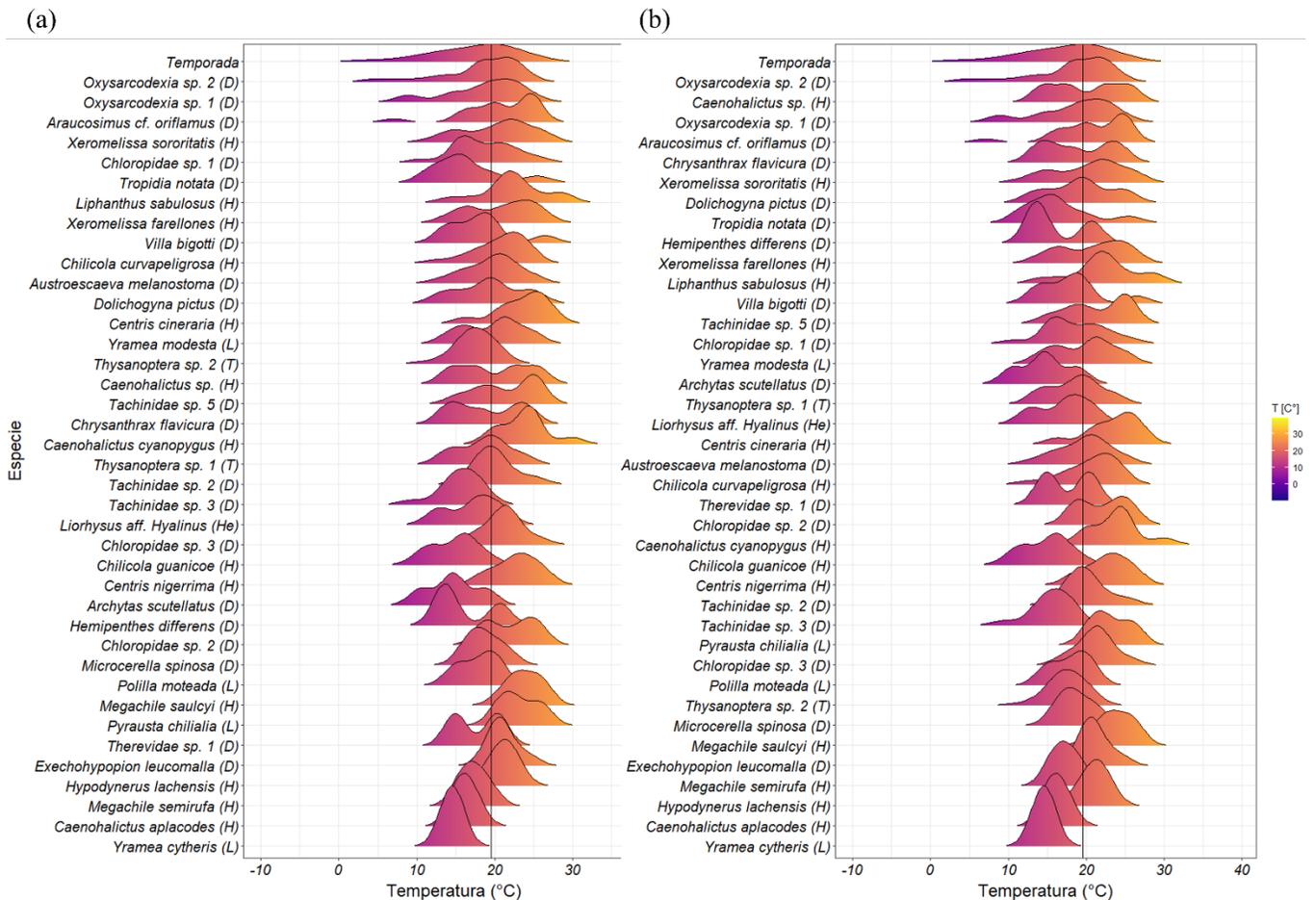


Figura 6. NTA de polinizadores (N = 39) ordenados de mayor a menor (a) rango y (b) desviación estándar de temperatura (°C). El eje x representa las densidades relativas suavizadas de temperatura de actividad, mientras que las especies de insectos observados se listan en el eje y. Además, se visualiza el rango de temperaturas que abarcó la temporada de investigación. *Entiéndase “*peak* de temperatura” de la temporada, como la temperatura más frecuente desde las 10-17 hrs durante la estación de floración (19,6 °C; línea vertical negra). D: Diptera; H: Himenoptera; L: Lepidoptera; T: Thysanoptera; He: Hemiptera.

Se encontró una mayor proporción de dípteros (10 especies, 76,9%) que estuvieron polinizando con mayor frecuencia bajo el *peak* de temperatura de la temporada (19,6 °C, línea vertical negra; Figura 6) comparado a los himenópteros (3 especies, 23,1%). Contrariamente, la proporción de dípteros (9 especies, 47,4%) fue menor que la de himenópteros (52,6%) por sobre el *peak* de temperatura de la temporada. En lepidópteros la proporción fue igual en ambos lados de la

estación (dos especies en cada lado), mientras que ambas especies de tisanópteros y el único hemíptero observado se mantuvieron polinizando principalmente en temperaturas bajo el *peak* térmico de la estación (Figura 6). De forma complementaria, los dípteros estuvieron activos en temperaturas mínimas significativamente menores que la de los himenópteros con un promedio de 12,7 °C y 15,3 °C, respectivamente La temperatura mínima más baja registrada fue de 4,3 °C (dípteros) y 10,3 °C (himenópteros) con una mediana de 13,2 °C para dípteros y 15,1 °C para himenópteros (Figura 7).

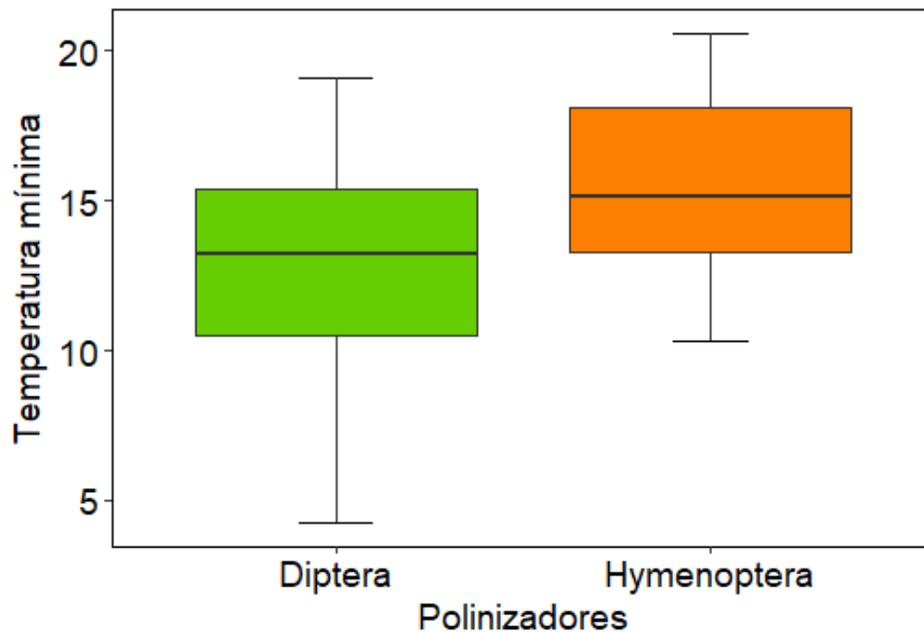


Figura 7. Comparación entre las temperaturas mínimas en donde se registraron mantuvieron activos polinizando dípteros e himenópteros ($t = -2,0553$, $p = 0,049$; $N = 32$). Se consideraron las temperaturas mínimas de actividad de 19 especies de dípteros y 13 especies de himenópteros.

En plantas, el promedio de los nichos térmicos fue de 27,1 °C. Las asteráceas destacan dentro del grupo ya que, en general, tuvieron NTR más amplios comparado a otras familias, es decir que las plantas estuvieron en flor en rangos de temperatura mayores, destacando especies como *S. pentaphyllum*, *O. pusillum*, *C. euphrasioides*, *N. looseri* y *O. chilense*.

En relación con los nichos térmicos individuales, *Senecio pentaphyllus* (Asteraceae) fue la especie que tuvo el nicho térmico más amplio con un rango de temperatura de 35,2 °C (-5,3 - 29,9 °C), mientras que *Latace andina* (Amaryllidaceae) tuvo el nicho más estrecho con un NTR de 22,4 °C (1,8 - 24,2 °C; Figura 8).

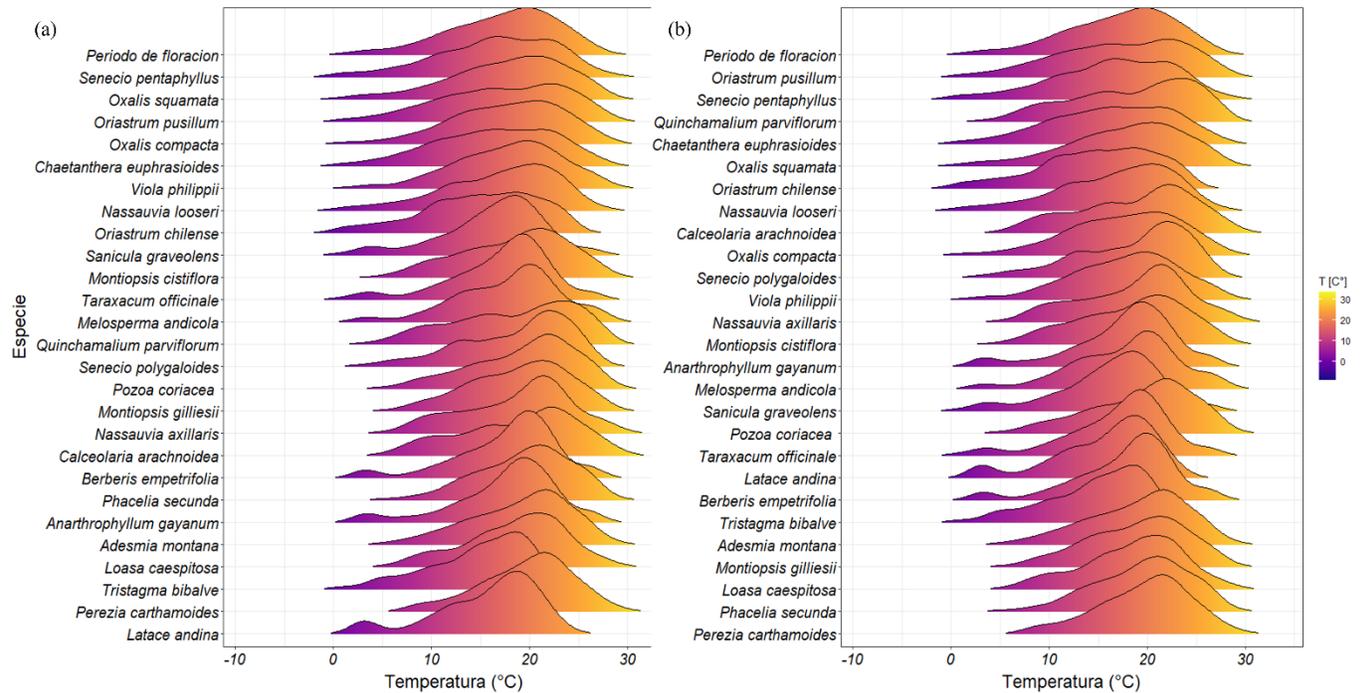


Figura 8. Nicho térmico de plantas (N = 26) ordenadas de mayor a menor (a) rango y (b) desviación estándar de temperatura (°C) bajo la cual ocurre el periodo de floración. El eje x representa las densidades relativas suavizadas de temperaturas, mientras que las especies de plantas se listan en el eje y. Además, se visualiza el rango de temperaturas que abarcó el periodo de recolección de datos.

Los nichos térmicos individuales y las temperaturas máximas y mínimas de actividad (insectos) y de floración (plantas), se detallan en la Tabla S2 y S3, respectivamente (ver Anexo 2).

Grado de especialización

El grupo de los polinizadores tuvo de 1 a 10 interacciones con especies de plantas, con un promedio de 3,0 interacciones (Tabla 1). Los dípteros visitaron de 1 a 10 especies de plantas, los himenópteros polinizaron 1 a 5 especies de plantas, mientras que los lepidópteros interactuaron con 2 a 5 especies vegetales. *Liorhysus* aff. *Hyalinus* (Hemiptera) visitó flores de 3 especies de plantas. Por último, los tisanópteros interactuaron con 3 a 4 especies de plantas en total.

Oxysarcodexia sp. 1 (Diptera: Sarcophagidae) fue la especie que polinizó el mayor número de especies de plantas con un total de 10 interacciones. Por el contrario, un 17,9% de las especies de insectos, polinizaron sólo una especie de planta. Por lo tanto, estas siete especies de insectos fueron especialistas.

Tanto en el grupo de los generalistas como de los especialistas, los dípteros fueron quienes dominaron con una mayor proporción de especies (Tabla 1).

Tabla 1. Grado de especialización de polinizadores observados en el área de estudio en Valle Nevado (N = 39) basado en I_p = número de especies de plantas que visitaron.

Orden	Especie	I_p
Diptera	<i>Araucosimus cf. oriflamus</i>	2
Diptera	<i>Archytas scutellatus</i>	3
Diptera	<i>Austroescaeva melanostoma</i>	8
Hymenoptera	<i>Caenohalictus aplacodes</i>	1
Hymenoptera	<i>Caenohalictus cyanopygus</i>	2
Hymenoptera	<i>Caenohalictus sp.</i>	1
Hymenoptera	<i>Centris cineraria</i>	4
Hymenoptera	<i>Centris nigerrima</i>	3
Hymenoptera	<i>Chilicola curvapeligrosa</i>	5
Hymenoptera	<i>Chilicola guanicoe</i>	2
Diptera	Chloropidae sp. 1	4
Diptera	Chloropidae sp. 2	4
Diptera	Chloropidae sp. 3	3
Diptera	<i>Chrysanthrax flavicura</i>	3
Diptera	<i>Dolichogyna pictus</i>	1
Diptera	<i>Exechohypopion leucomalla</i>	5
Diptera	<i>Hemipenthes differens</i>	1
Hymenoptera	<i>Hypodynerus lachensis</i>	3
Hemiptera	<i>Liorhysus aff. hyalinus</i>	3
Hymenoptera	<i>Liphanthus sabulosus</i>	4
Hymenoptera	<i>Megachile saulcyi</i>	5
Hymenoptera	<i>Megachile semirufa</i>	3
Diptera	<i>Microcerella spinosa</i>	2
Diptera	<i>Oxysarcodexia sp. 1</i>	10
Diptera	<i>Oxysarcodexia sp. 2</i>	4
Lepidoptera	Polilla moteada	5
Lepidoptera	<i>Pyrausta chilialia</i>	4
Diptera	Tachinidae sp. 2	3
Diptera	Tachinidae sp. 3	1
Diptera	Tachinidae sp. 5	5
Diptera	Therevidae sp. 1	1
Thysanoptera	Thysanoptera sp. 1	4
Thysanoptera	Thysanoptera sp. 2	3
Diptera	<i>Tropidia notata</i>	2
Diptera	<i>Villa bigotti</i>	1
Hymenoptera	<i>Xeromelissa farellones</i>	2
Hymenoptera	<i>Xeromelissa sororitatis</i>	2
Lepidoptera	<i>Yramea cytheris</i>	2
Lepidoptera	<i>Yramea modesta</i>	4

Por su parte, las plantas fueron visitadas por 1 a 17 especies de insectos con un promedio de 6 especies visitantes (Tabla 2). Asteraceae fue la familia que tuvo una mayor cantidad de plantas visitadas.

La especie con un mayor número de interactuantes fue *Senecio pentaphyllus* (Asteraceae) con un total de 17 especies de polinizadores. Por el contrario, *Calceolaria arachnoidea* (Calceolariaceae) fue polinizada sólo por una especie de insecto y fue la única planta especialista de su grupo. En concordancia, también obtuvo el valor más bajo para el índice de Shannon mientras que, *Oxalis squamata* (Oxalidaceae) tuvo el valor más alto de índice de Shannon ($H'=1,74$), la cual a su vez fue una de las especies con mayor número de interacciones con polinizadores (9 especies visitantes, Tabla 2). Es destacable la mayor cantidad de especialistas presentes en el grupo de los polinizadores que en el de las plantas.

Tabla 2. Grado de especialización de especies de plantas observadas durante su periodo de floración en Valle Nevado (N = 26) categorizadas por I_A = número de especies de polinizadores visitantes y H' = índice de Shannon.

Familia	Especie	I_A	H'
Fabaceae	<i>Adesmia montana</i>	2	0,693
Fabaceae	<i>Anarthrophyllum gayanum</i>	2	0,693
Berberidaceae	<i>Berberis empetrifolia</i>	5	0,95
Calceolariaceae	<i>Calceolaria arachnoidea</i>	1	0
Asteraceae	<i>Chaetanthera euphrasioides</i>	2	0,693
Amaryllidaceae	<i>Latace andina</i>	3	1,10
Loasaceae	<i>Loasa caespitosa</i>	2	0,693
Plantaginaceae	<i>Melosperma andicola</i>	5	1,61
Montiaceae	<i>Montiopsis cistiflora</i>	3	1,10
Montiaceae	<i>Montiopsis gilliesii</i>	3	0,637
Asteraceae	<i>Nassauvia axillaris</i>	5	0,95
Asteraceae	<i>Nassauvia looseri</i>	3	0,637
Asteraceae	<i>Oriastrum chilense</i>	2	0,693
Asteraceae	<i>Oriastrum pusillum</i>	11	1,03
Oxalidaceae	<i>Oxalis compacta</i>	11	1,64
Oxalidaceae	<i>Oxalis squamata</i>	9	1,74
Asteraceae	<i>Perezia carthamoides</i>	5	0,95
Boraginaceae	<i>Phacelia secunda</i>	10	1,17
Apiaceae	<i>Pozoa coriacea</i>	10	0,611
Schoepfiaceae	<i>Quinchamalium parviflorum</i>	2	0,693
Apiaceae	<i>Sanicula graveolens</i>	7	1,15
Asteraceae	<i>Senecio pentaphyllus</i>	17	0,972
Asteraceae	<i>Senecio polygaloides</i>	6	0,451
Asteraceae	<i>Taraxacum officinale</i>	10	1,420
Amaryllidaceae	<i>Tristagma bivalve</i>	3	1,10
Violaceae	<i>Viola philippii</i>	8	0,974

Nicho térmico y grado de especialización

Número de interacciones (I)

En polinizadores, el rango (Spearman, $r = 0,11$; $p = 0,5$) y desviación estándar (Spearman, $r = -0,076$, $p = 0,65$) de temperaturas bajo el cual se mantuvieron activos polinizando y el número de plantas que visitaron (contrariamente a lo esperado) no estuvieron significativamente correlacionados (Figura 9a,b).

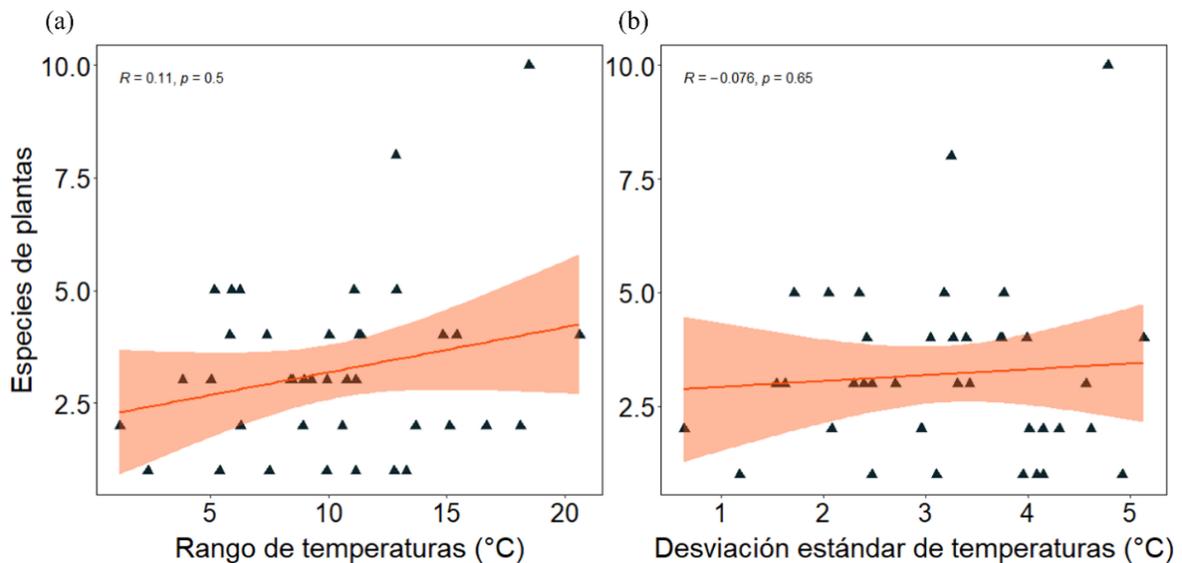


Figura 9. Relación entre el número de especies de plantas polinizadas y la temperatura de actividad de los polinizadores expresada en términos del (a) rango y la (b) desviación estándar de temperaturas (°C). Cada triángulo es una especie de insecto distinto ($N = 39$).

Por el contrario, en plantas, el rango de temperaturas bajo el cual ocurre la floración y el número de interactuantes estuvieron significativamente correlacionados (Spearman, $r = 0,45$, $p = 0,02$; Figura 10a). Sin embargo, con la desviación estándar de temperaturas no hubo una correlación significativa.

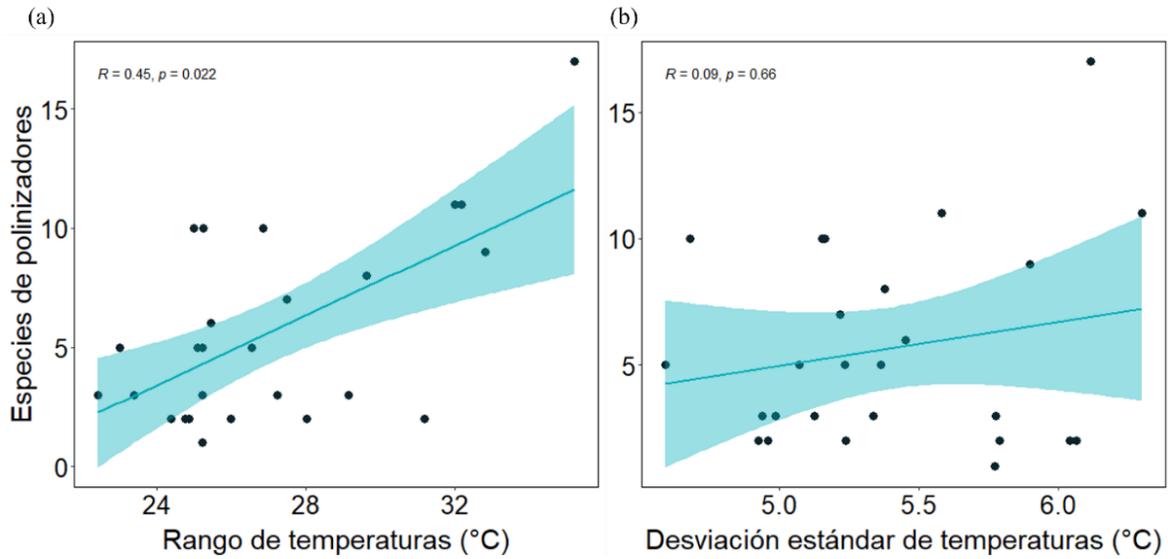


Figura 10. Relación entre el número de interactuantes por especie de planta y la temperatura bajo el cual ocurre la floración expresada en términos del (a) rango y (b) desviación estándar de temperaturas ($^{\circ}\text{C}$). Cada punto es una especie de planta ($N = 26$).

Shannon (H')

La tendencia encontrada en el rango de temperaturas de floración de las plantas se mantuvo al considerar el índice de Shannon, ya que tuvieron una correlación significativa al comparar ambos (Spearman, $r = 0,46$, $p = 0,017$; Figura 11a). Sin embargo, al usar la desviación estándar de temperaturas, no hubo una correlación significativa con el índice de Shannon.

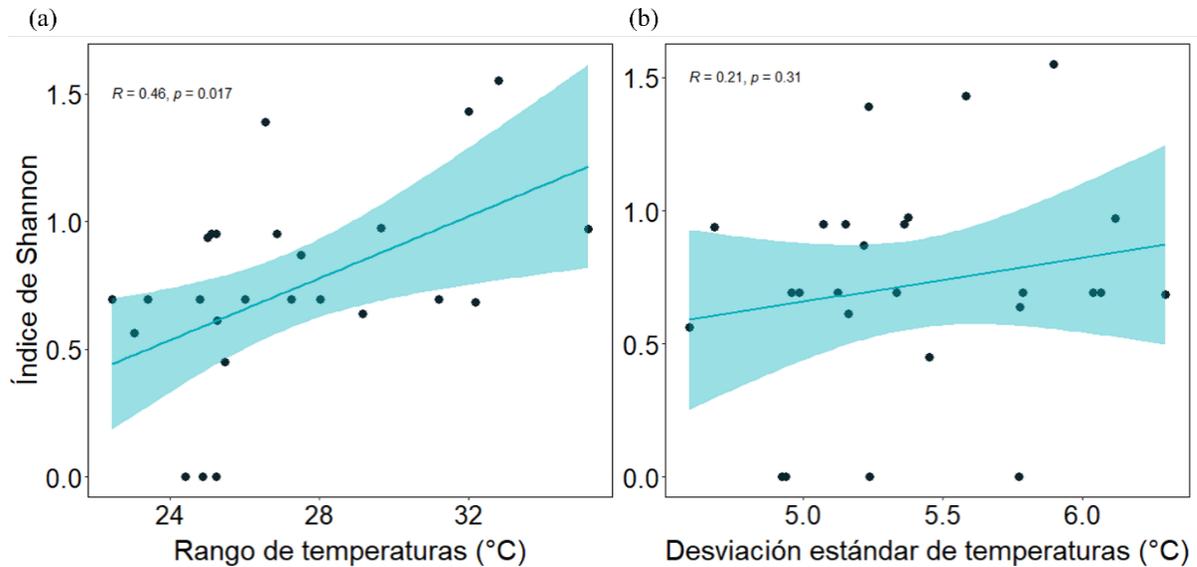


Figura 11. Relación entre la temperatura bajo el cual ocurre la floración expresada en términos del (a) rango y (b) desviación estándar de temperaturas (°C) y el índice de Shannon. Cada punto es una especie de planta distinta (N = 26)

Los polinizadores estuvieron, en promedio 50,8 días visitando flores durante la temporada de floración. En el sistema estudiado hubo una relación significativa entre ambos parámetros de nicho térmico (rango y desviación estándar) y el periodo en días en que cada especie se mantuvo visitando las flores. Se observó que rangos de temperaturas de actividad mayores se asocian positivamente con periodos de actividad mayores (Pearson, $r = 0,47$, $p = 0,0023$; Figura 12a). La misma tendencia para el caso de la desviación estándar (Pearson, $r = 0,35$, $p = 0,028$; Figura 12b). Las plantas, por su parte, estuvieron en promedio, 37,2 días en flor durante la temporada de floración. En paralelo, se muestra la relación entre el rango de temperatura bajo el cual ocurre la antesis y los días que duró la floración de cada especie de planta, encontrando una correlación positiva entre estas dos variables (Spearman, $r = 0,49$, $p = 0,0011$; Figura 13a). No así, para la desviación estándar de temperaturas.

Para más detalle de los días de actividad de los insectos polinizadores y los de floración en plantas durante la temporada, ver Tabla S4 (Anexo 3).

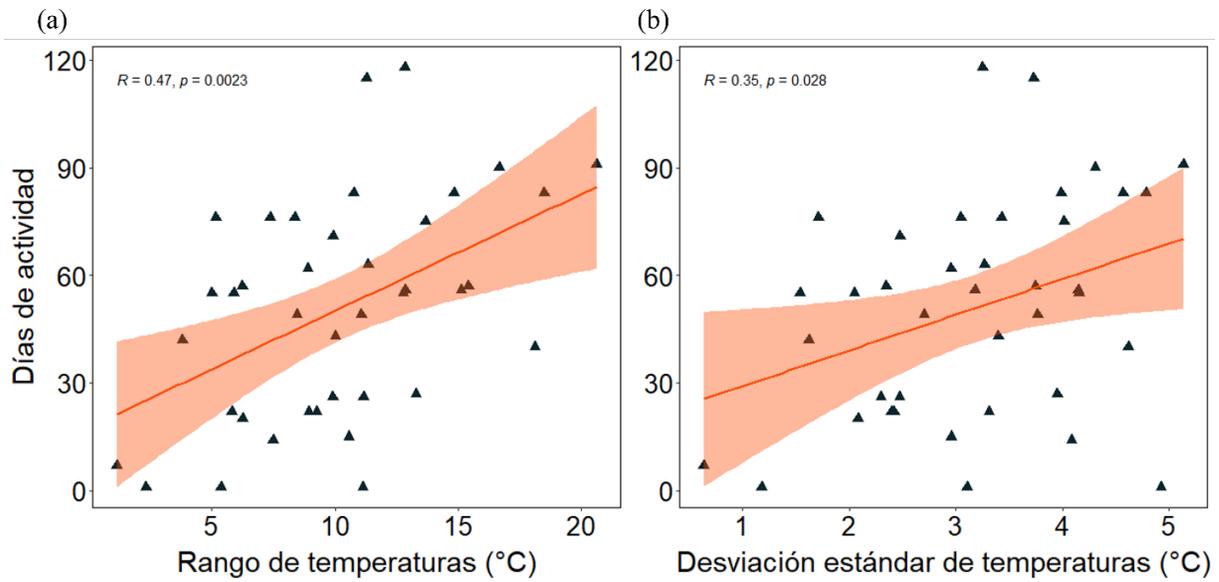


Figura 12. Relación entre la temperatura bajo la cual ocurre la polinización y el periodo de actividad de cada especie de insecto observado en el área de estudio expresada en términos del (a) rango y (b) desviación estándar de temperaturas ($^{\circ}\text{C}$). Cada triángulo es una especie de insecto distinto ($N = 39$).

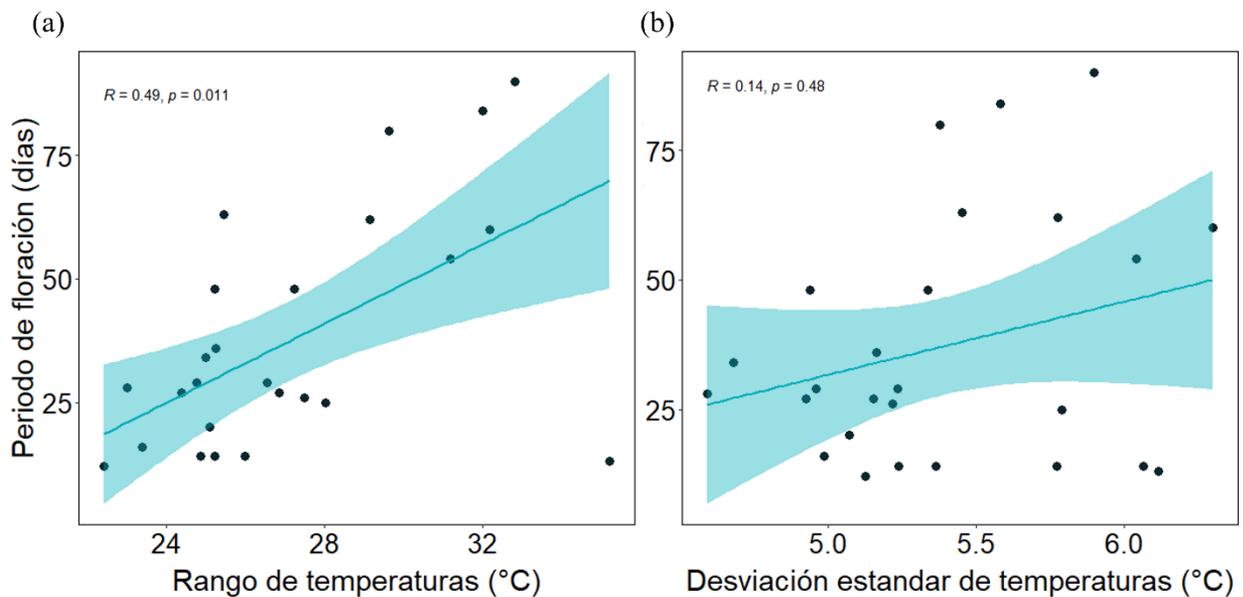


Figura 13. Relación entre la temperatura bajo la cual ocurre la floración y el periodo de días de floración de cada especie de planta observada en el sitio de estudio, expresada en términos de (a) rango y (b) la desviación estándar de temperaturas ($^{\circ}\text{C}$). Cada punto es una especie de planta distinta ($N = 26$).

DISCUSIÓN

Este estudio se enfocó en la relación entre la temperatura y el grado de especialización, argumentando que los nichos térmicos de plantas y polinizadores determinarían el grado de especialización de éstos. Se propuso que aquellos insectos que se encuentran activos bajo un rango de temperaturas más amplio visitarían y polinizarían un mayor número de especies de plantas mientras que, las plantas que se encuentran en flor bajo amplios rangos de temperaturas serían visitadas por un mayor número de insectos dado que, cada uno tendría un nicho térmico diferente. Para indagar en esta hipótesis se estudiaron las especies de plantas e insectos que componen una red de polinización a 3.050 m.s.n.m en los Andes de Chile central.

En el sitio de investigación, la temperatura del aire resultó ser muy fluctuante tanto diaria como estacionalmente durante la temporada de floración, lo que se condice con las condiciones térmicas variables presentes en ecosistemas andinos globales (por ejemplo, Mani, 1968; Cruden, 1972; Beniston, 2006; Körner, 2003, 2007; Franzén & Molander, 2012). En regímenes térmicos como estos, la temperatura determina los costos de vuelo durante la búsqueda de alimento en polinizadores (Kovac y col., 2015), por tanto, una mayor tolerancia térmica generaría que las especies amplíen su espectro de dieta como se ha visto en hábitats de energía limitada (Miller-Struttman & Galen, 2014). En concordancia a lo anterior, Lara-Romero y col. (2019) indicaron que el gradiente elevacional filtra a los polinizadores, probablemente en función de su tolerancia térmica y capacidad para realizar la búsqueda de alimento en una amplia gama de recursos tróficos, resultando en una dieta más generalizada (Hoiss y col., 2012; Miller-Struttman & Galen, 2014). Por el contrario, polinizadores con nichos térmicos más acotados visitarían una cantidad menor de plantas, dado que tienen una ventana térmica acotada y un alto gasto de energía durante el vuelo mediando una búsqueda de alimento más estricta. Por el lado de las plantas, si bien los periodos de floración tienden a ser cortos en ecosistemas alpinos (Stephens y col., 2022), se ha visto que el

tiempo de floración entre especies de una misma comunidad alpina pueden variar bastante (Arroyo y col., 1981). Por tanto, plantas con periodos de floración más largos tenderán a estar en flor bajo un rango de temperaturas mayor, lo cual les otorgaría la oportunidad de interactuar con una mayor cantidad de polinizadores de diversos taxa.

Los nichos térmicos de los polinizadores fueron notablemente variables entre sí, desde rangos térmicos de 1,2 °C (NTA estrecho) a 20,6 °C (NTA amplio), donde los dípteros tuvieron NTA más amplios seguido de los himenópteros y los lepidópteros. En ecosistemas de alta montaña, la polinización por insectos ectotérmicos es más frecuente (Arroyo y col., 1982), siendo las moscas aquellas que dominan en estas regiones por sobre las abejas (Arroyo y col., 1982; Primack, 1983; Lloyd, 1985; Inouye & Pyke, 1988, Devoto y col., 2005; Lázaro y col., 2008). Esto se debe a que los dípteros pueden mantener su funcionalidad en condiciones más frías (Kearns, 1992; McCabe y col., 2019), lo que es congruente con los resultados obtenidos, donde los dípteros se encontraron activos polinizando en temperaturas mínimas significativamente menores comparadas a las de los himenópteros. Los lepidópteros, por su parte, tuvieron NTA estrechos comparados a los demás polinizadores de la comunidad. En general, estos últimos presentan mecanismos ectotérmicos de regulación de temperatura (Heinrich, 1975) como ajustar la orientación de su cuerpo en relación con la radiación solar y buscar sombras (Watt, 1968, 1969; Kingsolver, 1985, 1987). No obstante, la presencia de los observadores en terreno podría haber condicionado que las mariposas visitaran plantas con menor frecuencia, registrándose así un submuestreo de las potenciales visitas lo que resultó en estimaciones de NTA más estrechos comparado a los demás grupos mencionados con anterioridad. Además, los polinizadores visitaron entre 1 y 10 especies de plantas, en tanto que las plantas fueron visitadas por entre 1 a 17 especies de polinizadores. Esto indica una gran variación en cuanto al número de interacciones en ambos grupos, encontrándose generalmente NTR más amplios que los NTA (Test de Wilcoxon, $p < 0.001$).

Cabe preguntar (1) ¿por qué los nichos térmicos fueron más pequeños en los insectos a pesar de que estuvieron activos polinizando más días que lo que abarcó el periodo de floración en plantas? y (2) ¿por qué no se encontró la relación esperada entre el nicho térmico de actividad y el número de especies de plantas visitadas en polinizadores? Por un lado, los NTA más estrechos en los insectos probablemente se deben a que estos no actúan durante todas las horas del día, por su sensibilidad a la temperatura (Primack & Inouye, 1993; Totland, 1994; Thomson, 2010; Straka & Starzomski, 2015; Lefebvre y col., 2018). De hecho, en terreno se observó una menor actividad de insectos durante las primeras y las últimas horas del día en que se recolectaron datos. Además, el NTA se determinó en base a los registros de temperaturas sólo cuando hubo interacción entre plantas y polinizadores. En contraste, en el caso de las plantas, se incluyeron todos los registros de temperatura para cada día que abarcó el periodo de floración de cada especie. En cuanto a la segunda interrogante, resultó ser que algunas especies con NTA estrechos resultaron tener más interacciones con plantas (Figura 9), lo que sugiere que, además de factores abióticos como la temperatura, también habría factores bióticos involucrados en determinar el grado de especialización de los insectos.

Uno de estos factores tiene relación con que, en este estudio se midió la temperatura del aire para determinar el NTA de las especies, sin embargo, algunos insectos como los himenópteros más robustos, presentan mecanismos de termorregulación que no dependen, primordialmente, de las condiciones ambientales como la temperatura del aire (Bishop & Armbruster, 1999; Heinrich, 1975). En base a esta lógica, se estaría considerando temperaturas del aire que no necesariamente condicionan a los polinizadores a visitar más o menos plantas, dado que estarían haciendo uso, además, de mecanismos fisiológicos para poder realizar la búsqueda de alimento. En consecuencia, no se puede asumir que todas las especies de polinizadores se comportan de la misma forma en las condiciones térmicas presentes. Esto podría haber generado que insectos con rangos de

temperaturas más acotados visitaran una gran cantidad de especies, contrario a lo esperado. Ejemplo de lo anterior, es el caso de *Megachile saulcyi*, siendo de un tamaño corporal grande, tuvo un NTA de 5,9 °C (20,6 – 26,5 °C) y polinizó cinco especies de plantas. De la misma manera, en himenópteros más pequeños, se constató, en terreno, que el modo de polinización se realizaba mediante saltos cortos desde la superficie del suelo hacia las flores y viceversa, y en cortos periodos de tiempo. Esto es interesante puesto que, la temperatura del suelo es más cálida que la del aire (Buckley y col., 2013; Carbognani y col., 2014; Carbognani y col., 2016), por tanto, algunos insectos se verían beneficiadas con rangos más amplios de temperaturas, dado la variación térmica a la que estarían enfrentándose. Otra causa que también podría haber influenciado en que no se cumpliera lo esperado tiene relación con la cantidad de días en que los polinizadores se encontraron activos visitando flores. Por ejemplo, *Exechohypopion leucomalla* tuvo un NTA de 5,2 °C y visitó cinco especies de plantas. Este díptero estuvo activo polinizando alrededor de 11 semanas, periodo en el cual florecieron muchas especies de plantas. En consecuencia, esa mayor disponibilidad de recursos podría haber condicionado una dieta más generalista.

También, se encontró que algunas especies de insectos tuvieron NTA amplios, pero visitaron una menor cantidad de especies de plantas, contrario a lo esperado. En los dípteros, *Araucosimus cf. oriflamus* tuvo un NTA de 18,1 °C (7,1 – 25,2 °C) y polinizó sólo dos especies de plantas. El periodo de actividad de este insecto comenzó en la mitad de la estación, lo que coincide con la liberación de condiciones abióticas severas que se dan principalmente, a inicios de la temporada de floración (Körner, 2003; Lee & Kang, 2018). Estas condiciones más estables generarían que los polinizadores puedan realizar vuelos de forrajeo más largos y, por ende, permite a los individuos discernir entre sus compañeros de interacción adecuados y concentrarse en ellos (Colles y col., 2019), lo que conduce a una mayor especialización. Esto podría ser el caso que explica la interacción con *Senecio pentaphyllus* y *Oriastrum pusillum* cuyas ventanas de floración

también coinciden con el periodo de actividad de esta especie de insecto. Por tanto, la relación entre estas plantas y el polinizador podría ser explicada por un proceso coevolutivo producto del fenómeno anteriormente explicado. Esta estrecha relación también es común en entornos con condiciones abióticas más estables como en los trópicos (Johnson & Steiner, 2000).

De igual forma, otro factor relevante podría estar relacionado con la recompensa floral como por ejemplo, los aceites en las flores de *Calceolaria* que, en este estudio, fue únicamente visitada por *Centris nigerrima*, además de la morfología de las flores que podría estar excluyendo a ciertos polinizadores.

Es necesario mencionar además, que la amplitud del nicho térmico puede descomponerse en dos factores: la variabilidad dentro de los días y la variabilidad durante la temporada, la cual contribuye al potencial rango térmico que puedan presentar las especies. En concordancia a lo anterior, se encontró una relación positiva entre el rango y la desviación estándar de temperaturas (°C) bajo el cual los insectos se encuentran polinizando y los días que destinan a visitar las flores. La desviación estándar de temperaturas indica el comportamiento habitual de los polinizadores, es decir, el núcleo de nichos térmicos observado. Por ende, ese comportamiento frecuente junto con la capacidad de las especies de visitar flores bajo temperaturas extremas (rangos más amplios) es lo que determinaría el periodo de actividad de los polinizadores.

Por último, es relevante destacar además que este es el primer estudio del que se tiene conocimiento que relacione los nichos térmicos de las especies que interactúan en una red de polinización altoandina con el número de interacciones que pueden llevarse a cabo entre ellas. De hecho, el nicho térmico reproductivo de las plantas definido en esta tesis se podría usar para buscar patrones latitudinales y altitudinales.

Se recomienda para futuras investigaciones, considerar las temperaturas operativas (T_e) en polinizadores como factor relevante en explicar el grado de especialización de las interacciones

planta-polinizador. T_e estiman la temperatura corporal en estado estacionario de un ectotermo. Pueden proporcionar una métrica útil y más precisa desde el punto de vista biofísico de los microclimas experimentados por especies ectotérmicas (Bakken, 1992; Kearney & Porter, 2009; Bakken & Angilletta, 2013) y podrían considerarse para futuros estudios de nichos térmicos en insectos. Además, en estudios futuros sería interesante incorporar otras variables como forma de vida, color y tamaño de flor y, junto con ello, desarrollar modelos que permitan determinar el papel relativo de los factores bióticos y abióticos en el grado de especialización de las especies interactuantes en una red de polinización.

CONCLUSIÓN

La hipótesis de este estudio se rechaza parcialmente, debido a que los polinizadores no están limitados por el rango de temperatura que pueden tolerar a la hora de interactuar con un número determinado de especies de plantas. Además, las estrategias de termorregulación que presentan algunos grupos o especies de insectos podrían estar configurando nichos térmicos más amplios o estrechos, considerando sólo la temperatura del aire. De forma contraria, el rango térmico bajo el cual las especies vegetales se encuentran en antesis sí estuvo relacionado con el número de especies de polinizadores que las visitaron, acorde a lo esperado. Finalmente, cada uno de los objetivos planteados para esta investigación fueron alcanzados.

BIBLIOGRAFÍA

- Aizen, M.A., Morales, C.L., y Morales, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biology*, 6(2), 396–403.
- Arroyo, M.T.K., Armesto, J.J., y Villagran, C. 1981. Plant phenological patterns in the high Andean cordillera of Central Chile. *The Journal of Ecology*, 69(1), 205–223.

- Arroyo, M.T.K., Primack, R., y Armesto, J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, 69(1), 82–97.
- Arroyo, M.T.K., Dudley, L.S., Jespersen, G., Pacheco, D.A., y Cavieres, L.A. 2013. Temperature-driven flower longevity in a high-alpine species of *Oxalis* influences reproductive assurance. *New Phytologist*, 200(4), 1260–1268.
- Arroyo, M.T.K., Pérez, F., Jara-Arancio, P., Pacheco, D., Vidal, P., y Flores, M.F. 2019. Ovule bet-hedging at high elevation in the South American Andes: Evidence from a phylogenetically controlled multispecies study. *Journal of Ecology*, 107(2), 668–683.
- Badano, E.I. y Cavieres, L.A. 2006. Ecosystem engineering across ecosystems: Do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journal of Biogeography*, 33(2), 304–313.
- Bakken, G. S. 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist*, 32(2), 194-216.
- Bakken, G. S., y Angilletta Jr, M. J. 2014. How to avoid errors when quantifying thermal environments. *Functional Ecology*, 28(1), 96-107.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C.J., y Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383–9387.
- Bascompte, J. y Jordano, P. 2007. Plant-Animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), 567–593.
- Beniston, M. 2006. Mountain weather and climate: A general overview and a focus on climatic change in the Alps. *Hydrobiologia*, 562(1), 3–16.

- Bishop, J.A. y Armbruster, W.S. 1999. Thermoregulatory abilities of Alaskan bees: Effects of size, phylogeny and ecology. *Functional Ecology*, 13(5), 711-724.
- Blüthgen, N., Menzel, F., y Blüthgen, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(1), 1-12.
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., y Blüthgen, N. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*, 17(4), 341-346.
- Buchmann, S.L. y Nabham, G.P. 1996. The Forgotten Pollinators. Island Press, Washington, DC.
- Buckley, L.B., Miller, E.F., y Kingsolver, J.G. 2013. Ectotherm thermal stress and specialization across altitude and latitude. *Integrative and Comparative Biology*, 53(4), 571–581.
- Carbognani, M., Tomaselli, M., y Petraglia, A. 2014. Current vegetation changes in an alpine late snowbed community in the south-eastern Alps (N-Italy). *Alpine Botany*, 124(2), 105–113.
- Carbognani, M., Bernareggi, G., Perucco, F., Tomaselli, M., y Petraglia, A. 2016. Micro-climatic controls and warming effects on flowering time in alpine snowbeds. *Oecologia*, 182(2), 573–585.
- Cavieres, L. y Arroyo, M. 1999. Tasa de enfriamiento adiabático del aire en el valle del río Molina, Provincia de Santiago, Chile central (33°S). *Rev. Geogr. Chile Terra Australis* 44, 79–86.
- Cavieres, L., Peñaloza, A. y Arroyo, M.T.K. 2000. Altitudinal vegetation belts in the high-Andes of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 73(2), 331–344.
- Chan, W.P., Chen, I.C., Colwell, R.K., Liu, W.C., Huang, C.Y., y Shen, S.F. 2016. Seasonal and daily climate variation have opposite effects on species elevational range size. *Science*, 351(6280), 1437–1439.
- Chown, S.L. y Nicolson, S.W. 2004. Insect physiological ecology: Mechanisms and patterns. Oxford University Press.

- Clusella-Trullas, S., Blackburn, T.M., y Chown, S.L. 2011. Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climate change. *The American Naturalist*, 177(6), 738–751.
- Colles, A., Liow, L.H., y Prinzing, A. 2009. Are specialists at risk under environmental change? Neocological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters*, 12(8), 849–863.
- Cruden, R.W. 1972. Pollinators in high-elevation ecosystems: Relative effectiveness of birds and bees. *Science*, 176(4042), 1439–1440.
- Cuartas-Hernández, S. y Medel, R. 2015. Topology of plant - flower-visitor networks in a tropical mountain forest: Insights on the role of altitudinal and temporal variation. *Plos One*, 10(10), e0141804.
- Devoto, M., Medan, D., y Montaldo, N.H. 2005. Patterns of interaction between plants and pollinators along an environmental gradient. *Oikos*, 109(3), 461-472.
- di Castri, F. y Hajek, E.R. 1976. Bioclimatología de Chile (Vol. 128). Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Dormann, C., Gruber, B., y Fründ, J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8.
- Dupont, Y.L., Hansen, D.M., y Olesen, J.M. 2003. Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography*, 26(3), 301–310.
- Elberling, H. y Olesen, J.M. 1999. The structure of a high latitude plant-flower visitor system: The dominance of flies. *Ecography*, 22(3), 314–323.
- Franzén, M. y Molander, M. 2012. How threatened are alpine environments? A cross taxonomic study. *Biodiversity and Conservation*, 21(2), 517–526.

- Giannini, T.C., Pinto, C.E., Acosta, A.L., Taniguchi, M., Saraiva, A.M., y Alves-dos-Santos, I. 2013. Interactions at large spatial scale: The case of *Centris* bees and floral oil producing plants in South America. *Ecological Modelling*, 258, 74–81.
- Heinrich, B. (1975). Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6(1), 139–170.
- Herrera, C.M. 1988. Variation in mutualisms: The spatiotemporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35(2), 95–125.
- Herrera, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: A devil's advocate approach. En: D. G. Lloyd y C. H. Barrett (eds.), *Floral biology*. Pp 65-87. Chapman and Hall, New York.
- Hoffmann, A. 2010. Physiological climatic limits in *Drosophila*: Patterns and implications. *Journal of Experimental Biology*, 213(6), 870–880.
- Hoffmann, A., Chown, S., y Clusella-Trullas, S. 2013. Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: How constrained are they? *Functional Ecology*, 27(4), 934–949.
- Hoiss, B., Krauss, J., Potts, S.G., Roberts, S., y Steffan-Dewenter, I. 2012. Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1746), 4447–4456.
- Inouye, D.W., y Pyke, G.H. 1988. Pollination biology in the Snowy Mountains of Australia: Comparisons with montane Colorado, USA. *Austral Ecology*, 13(2), 191–205.
- Janzen, D.H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233–249.
- Johnson, S.D., y Steiner, K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(4), 140–143.

- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: Connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129(5), 657–677.
- Kearney, M., y Porter, W. 2009. Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology letters*, 12(4), 334-350.
- Kearns, C.A. 1992. Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. *The American Midland Naturalist*, 127(1), 172–182.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., y Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 83–112.
- Kingsolver, J.G. 1985. Butterfly thermoregulation: Organismic mechanisms and population consequences. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 24(1), 1-20.
- Kingsolver, J.G. 1987. Evolution and coadaptation of thermoregulatory behavior and wing pigmentation pattern in pierid butterflies. *Evolution*, 41(3), 472–490.
- Körner, C. 2003. Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer, Berlin, Heidelberg. 77-99.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 569–574.
- Kovács, J., Márkus, L., Szalai, J., y Kovács, I.S. 2015. Detection and evaluation of changes induced by the diversion of River Danube in the territorial appearance of latent effects governing shallow-groundwater fluctuations. *Journal of Hydrology*, 520, 314–325.
- Lara-Romero, C., Seguí, J., Pérez-Delgado, A., Nogales, M., y Traveset, A. 2019. Beta diversity and specialization in plant–pollinator networks along an elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 46(7), 1598-1610.

- Lázaro, A., Hegland, S.J., y Totland, Ø. 2008. The relationships between floral traits and specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities. *Oecologia*, 157(2), 249–257.
- Lee, H. y Kang, H. 2018. Temperature-driven changes of pollinator assemblage and activity of *Megaleranthis saniculifolia* (Ranunculaceae) at high altitudes on Mt. Sobaeksan, South Korea. *Journal of Ecology and Environment*, 42(1), 1–7.
- Lefebvre, V., Villemant, C., Fontaine, C., y Daugeron, C. 2018. Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower-visitors in Alpine communities. *Scientific reports*, 8(1), 4706
- Levey, D.J., Silva W.R. y Galetti, M. 2002. Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. CABI Publishing, Wallingford.
- Lloyd, D.G. 1985. Progress in understanding the natural history of New Zealand plants. *New Zealand Journal of Botany*, 23(4), 707–722.
- Mani, M.S. 1968. Ecology and biogeography of high altitude insects. Springer Netherlands.
- McCabe, L.M., Colella, E., Chesshire, P., Smith, D., y Cobb, N.S. 2019. The transition from bee-to-fly dominated communities with increasing elevation and greater forest canopy cover. *Plos One*, 14(6), e0217198.
- Medan, D., Montaldo, N. H., Devoto, M., Maniese, A., Vasellati, V., Roitman, G.G., y Bartoloni, N.H. 2002. Plant-pollinator relationships at two altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 34(3), 233–241.
- Memmott, J., Craze, P. G., Waser, N. M., y Price, M. V. 2007. Global warming and the disruption of plant? Pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10(8), 710–717.
- Miller-Struttman, N.E. y Galen, C. 2014. High-altitude multi-taskers: Bumble bee food plant use broadens along an altitudinal productivity gradient. *Oecologia*, 176(4), 1033–1045.

- Minachilis, K., Kantsa, A., Devalez, J., Trigas, P., Tscheulin, T., y Petanidou, T. 2020. Bumblebee diversity and pollination networks along the elevation gradient of Mount Olympus, Greece. *Diversity and Distributions*, 26(11), 1566-1581.
- Moldenke, A.R. 1975. Niche specialization and species diversity along a California transect. *Oecologia*, 21(3), 219–242.
- Momose, K., Yumoto, T., Nagamitsu, T., Kato, M., Nagamasu, H., Sakai, S., Harrison, R.D., Itioka, T., Hamid, A.A., y Inoue, T. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *American Journal of Botany*, 85(10), 1477–1501.
- Olesen, J. M. y Jordano, P. 2002. Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83(9), 2416–2424.
- Ollerton, J. 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: The apparent paradox of plant–pollinator systems. *The Journal of Ecology*, 84(5), 767-769.
- Ollerton, J. 1998. Sunbird surprise for syndromes. *Nature*, 394(6695), 726–727.
- Ollerton, J., Winfree, R., y Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S.P., y Pantis, J.D. 2008. Long-term observation of a pollination network: Fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters*, 11(6), 564–575.
- Primack, R.B. 1983. Insect pollination in the New Zealand mountain flora. *New Zealand Journal of Botany*, 21(3), 317–333.
- Primack, R.B. y Inouye, D.W. 1993. Factors affecting pollinator visitation rates: A biogeographic comparison. *Current Science*, 65(3), 257–262.

- Rain, R. 2023. "Shannon diversity index calculator". Available at: <https://www.omnicalculator.com/ecology/shannon-index>.
- Ramirez, N. y Brito, Y. 1992. Pollination biology in a palm swamp community in the Venezuelan Central Plains. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 110(4), 277–302.
- Ramos-Jiliberto, R., Domínguez, D., Espinoza, C., López, G., Valdovinos, F.S., Bustamante, R.O., y Medel, R. 2010. Topological change of Andean plant–pollinator networks along an altitudinal gradient. *Ecological Complexity*, 7(1), 86–90.
- Rasmussen, C. y Olesen, J.M. 2000. Oil flowers and oil-collecting bees. En Ø Totland, W.S. Armbruster, C. Fenster, U. Molau, L.A., Nilsson, J.M. Olesen, J. Ollerton, M. Philipp y J. Ågren. (eds). The Scandinavian association for pollination ecology honours Knut Fægri. 23-31. The Norwegian Academy of Science and Letters.
- Robertson, C. 1929. Flowers and insects: Lists of visitors of four hundred and fifty-three flowers. Carlinville, IL, USA.
- RStudio Team. 2019. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Santibañez, F. y Uribe, M. 1990. Atlas Agroclimático de la V Región y Región Metropolitana. Ministerio de Agricultura, Chile, Santiago.
- Santos, M., Castañeda, L.E., y Rezende, E.L. 2011. Making sense of heat tolerance estimates in ectotherms: Lessons from *Drosophila*. *Functional Ecology*, 25(6), 1169–1180.
- Shannon, C. y Weaver, W. 1949. A mathematical model of communication. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- Sierra-Almeida, A. y Cavieres, L.A. 2012. Summer freezing resistance of high-elevation plant species changes with ontogeny. *Environmental and Experimental Botany*, 80, 10–15.

- Stephens, R.E., Sauquet, H., Guerin, G.R., Jiang, M., Falster, D., y Gallagher, R.V. 2022. Climate shapes community flowering periods across biomes. *Journal of Biogeography*, 49(7), 1205–1218.
- Straka, J.R. y Starzomski, B.M. 2014. Fruitful factors: What limits seed production of flowering plants in the alpine? *Oecologia*, 178(1), 249–260.
- Thomson, J.D. 2010. Flowering phenology, fruiting success and progressive deterioration of pollination in an early-flowering geophyte. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555), 3187–3199.
- Totland, Ø. 1993. Pollination in alpine Norway: Flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Canadian Journal of Botany*, 71(8), 1072–1079.
- Traveset, A. y Richardson, D.M. 2014. Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 89–113.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M., y Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4), 1043–1060.
- Waser, N.M. y Ollerton, J. 2006. Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. University of Chicago Press, Chicago.
- Watt, W.B. 1968. Adaptive Significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. *Evolution*, 22(3), 437–458.
- Watt, W.B. 1969. Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies, II. Thermoregulation and photoperiodically controlled melanin variation in *Colias eurytheme*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 63(3), 767-774.
- Wickham, H. 2016. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag New York.
- Wilke, C. 2022. ggribes: Ridgeline plots in 'ggplot2'. R package version 0.5.4

Anexos

Anexo 1

Tabla S1. Listado de especies de plantas y polinizadores observados en el área de estudio representados en una matriz binaria de presencia-ausencia. Si hay interacción entre ambos grupos se categoriza con un 1 mientras que, si no hay interacción, se categoriza con un 0.

Especie	Vp	Tb	Sg	To	Ma	Ag	La	Be	Os	Oc	Ps	Mg	Mc	Pc	Pca	Am	Na	Op	Lc	Ca	Sp	Nl	Ce	Qp	Spo	Och
<i>Araucosimus cf. oriflamus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Archytas scutellatus</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Austroescaeva melanostoma</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Caenohalictus aplacodes</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caenohalictus cyanopygus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Caenohalictus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Centris cineraria</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Centris nigerrima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Chilicola curvapeligrosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Chilicola guanicoe</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chloropidae sp. 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Chloropidae sp. 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Chloropidae sp. 3</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chrysanthrax flavicrura</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Dolichogyna pictus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Exeohypopion leucomalla</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Hemipenthes differens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypodynerus lachensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Liorhysus aff. Hyalinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lipanthus sabulosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Megachile saulcyi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Megachile semirufa</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Microcerella spinosa</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxysarcodexia sp. 1</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0
<i>Oxysarcodexia sp. 2</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Polilla moteada</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pyrausta chilialia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0
<i>Tachinidae sp. 2</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tachinidae sp. 3</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tachinidae sp. 5</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Therevidae sp. 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thysanoptera sp. 1</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thysanoptera sp. 2</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tropidia notata</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Villa bigotti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xeromelissa farellones</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xeromelissa sororitatis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Yramea cytheris</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Yramea modesta</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1

VP: *Viola philippii*; **Tb:** *Tristagma bivalve*; **Sg:** *Sanicula graveolens*; **To:** *Taraxacum officinale*; **Ma:** *Melosperma andicola*; **Ag:** *Anarthrophyllum gayanum*; **La:** *Latace andina*; **Be:** *Berberis empetrifolia*; **Os:** *Oxalis squamata*; **Oc:** *Oxalis compacta*; **Ps:** *Phacelia secunda*; **Mg:** *Montiopsis gilliesii*; **Mc:** *Montiopsis cistiflora*; **Pc:** *Pozoa coriacea*; **Pca:** *Perezia carthamoides*; **Am:** *Adesmia montana*; **Na:** *Nassauvia axilaris*; **Op:** *Oriastrum pusillum*; **Lc:** *Loasa caespitosa*; **Ca:** *Calceolaria arachnoidea*; **Sp:** *Senecio pentaphyllus*; **Nl:** *Nassauvia looseri*; **Ce:** *Chaetanthera euphrasioides*; **Qp:** *Quinchamalium parviflorum*; **Spo:** *Senecio polygaloides*; **Och:** *Oriastrum chilense*.

Anexo 2

Tabla S2. Nichos térmicos individuales y límites térmicos máximos y mínimos basados en las temperaturas máximas y mínimas de actividad de cada especie de polinizador observado en el sitio de estudio (N = 39).

Orden	Especie	T maxima (°C)	T minima (°C)	Nicho térmico (°C)
Diptera	<i>Araucosimus cf. oriflamus</i>	25,210	7,091	18,119
Diptera	<i>Archytas scutellatus</i>	18,889	10,516	8,373
Diptera	<i>Austroescaeva melanostoma</i>	25,210	12,364	12,846
Hymenoptera	<i>Caenohalictus aplacodes</i>	17,463	15,127	2,336
Hymenoptera	<i>Caenohalictus cyanopygus</i>	29,941	19,365	10,576
Hymenoptera	<i>Caenohalictus</i> sp.	25,550	14,409	11,141
Hymenoptera	<i>Centris cineraria</i>	27,628	16,272	11,356
Hymenoptera	<i>Centris nigerrima</i>	26,549	18,081	8,468
Hymenoptera	<i>Chilicola curvapeligrosa</i>	25,210	12,340	12,870
Hymenoptera	<i>Chilicola guanicoe</i>	19,222	10,320	8,902
Diptera	Chloropidae sp. 1	25,939	10,516	15,423
Diptera	Chloropidae sp. 2	25,671	18,295	7,376
Diptera	Chloropidae sp. 3	25,720	16,773	8,947
Diptera	<i>Chrysanthrax flavicura</i>	24,412	13,642	10,770
Diptera	<i>Dolichogyna pictus</i>	25,550	12,775	12,775
Diptera	<i>Exechohypopion leucomalla</i>	24,267	19,103	5,164
Diptera	<i>Hemipenthes differens</i>	20,698	13,209	7,489
Hymenoptera	<i>Hypodynerus lachensis</i>	23,280	18,271	5,009
Hemiptera	<i>Liorhysus</i> aff. <i>hyalinus</i>	21,461	12,195	9,266
Hymenoptera	<i>Liphanthus sabulosus</i>	28,841	14,002	14,839
Hymenoptera	<i>Megachile saulcyi</i>	26,475	20,579	5,896
Hymenoptera	<i>Megachile semirufa</i>	19,365	15,557	3,808
Diptera	<i>Microcerella spinosa</i>	22,034	15,772	6,262
Diptera	<i>Oxysarcodexia</i> sp. 1	26,109	7,619	18,490
Diptera	<i>Oxysarcodexia</i> sp. 2	24,895	4,272	20,623
Lepidoptera	Polilla moteada	20,674	14,433	6,241
Lepidoptera	<i>Pyrausta chilialia</i>	25,987	20,174	5,813
Diptera	Tachinidae sp. 2	25,671	15,748	9,923
Diptera	Tachinidae sp. 3	19,222	9,312	9,910
Diptera	Tachinidae sp. 5	25,695	14,625	11,070
Diptera	Therevidae sp. 1	20,341	14,960	5,381
Thysanoptera	Thysanoptera sp. 1	23,617	13,594	10,023
Thysanoptera	Thysanoptera sp. 2	21,795	10,638	11,157
Diptera	<i>Tropidia notata</i>	25,939	10,810	15,129
Diptera	<i>Villa bigotti</i>	26,500	13,209	13,291
Hymenoptera	<i>Xeromelissa farellones</i>	26,989	13,305	13,684
Hymenoptera	<i>Xeromelissa sororitatis</i>	27,308	10,638	16,670
Lepidoptera	<i>Yramea cytheris</i>	14,960	13,810	1,150
Lepidoptera	<i>Yramea modesta</i>	25,162	13,882	11,280

Tabla S3. Nichos térmicos individuales y límites térmicos máximos y mínimos basados en las temperaturas máximas y mínimas de floración de cada especie de planta observada en el sitio de estudio (N = 26).

Familia	Especie	T máxima (°C)	T mínima (°C)	Nicho térmico (°C)
Fabaceae	<i>Adesmia montana</i>	29,49	4,714	24,776
Fabaceae	<i>Anarthrophyllum gayanum</i>	26,94	2,074	24,866
Berberidaceae	<i>Berberis empetrifolia</i>	27,21	2,101	25,109
Calceolariaceae	<i>Calceolaria arachnoidea</i>	29,941	4,714	25,227
Asteraceae	<i>Chaetanthera euphrasioides</i>	28,32	-2,859	31,179
Amaryllidaceae	<i>Latace andina</i>	24,243	1,805	22,438
Loasaceae	<i>Loasa caespitosa</i>	29,265	4,869	24,396
Plantaginaceae	<i>Melosperma andicola</i>	28,642	2,101	26,541
Montiaceae	<i>Montiopsis cistiflora</i>	29,265	2,021	27,244
Montiaceae	<i>Montiopsis gilliesii</i>	29,265	4,037	25,228
Asteraceae	<i>Nassauvia axillaris</i>	29,941	4,714	25,227
Asteraceae	<i>Nassauvia looseri</i>	28,27	-0,873	29,143
Asteraceae	<i>Oriastrum chilense</i>	25,162	-2,859	28,021
Asteraceae	<i>Oriastrum pusillum</i>	29,315	-2,859	32,174
Oxalidaceae	<i>Oxalis compacta</i>	29,14	-2,859	31,999
Oxalidaceae	<i>Oxalis squamata</i>	29,941	-2,859	32,800
Asteraceae	<i>Perezia carthamoides</i>	29,941	6,914	23,027
Boraginaceae	<i>Phacelia secunda</i>	29,29	4,298	24,992
Apiaceae	<i>Pozoa coriacea</i>	29,29	4,037	25,253
Schoepfiaceae	<i>Quinchamalium parviflorum</i>	28,32	2,316	26,004
Apiaceae	<i>Sanicula graveolens</i>	27,751	0,246	27,505
Asteraceae	<i>Senecio pentaphyllus</i>	29,941	-5,264	35,205
Asteraceae	<i>Senecio polygaloides</i>	27,776	2,316	25,460
Asteraceae	<i>Taraxacum officinale</i>	27,161	0,301	26,860
Amaryllidaceae	<i>Tristagma bivalve</i>	23,954	0,55	23,404
Violaceae	<i>Viola philippii</i>	29,941	0,301	29,640

Anexo 3

Tabla S4. Listado de especies de plantas y polinizadores observados en el área de estudio ordenados de mayor a menor periodo de floración y de actividad, respectivamente. ($N_{\text{plantas}} = 26$; $N_{\text{Polinizadores}} = 39$)

Especies - Periodo			
Planta	Días en flor	Polinizador	Días de actividad
<i>Oxalis squamata</i>	90	<i>Austroescaeva melanostoma</i>	118
<i>Oxalis compacta</i>	84	<i>Yramea modesta</i>	115
<i>Viola philippii</i>	80	<i>Oxysarcodexia</i> sp. 2	91
<i>Senecio polygaloides</i>	63	<i>Xeromelissa sororitatis</i>	90
<i>Nassauvia looseri</i>	62	<i>Chrysanthrax flavicura</i>	83
<i>Oriastrum pusillum</i>	60	<i>Lipanthus sabulosus</i>	83
<i>Chaetanthera euphrasioides</i>	54	<i>Oxysarcodexia</i> sp. 1	83
<i>Montiopsis cistiflora</i>	48	<i>Archytas scutellatus</i>	76
<i>Montiopsis gilliesii</i>	48	Chloropidae sp. 2	76
<i>Pozoa coriacea</i>	36	<i>Exechohypopion leucomalla</i>	76
<i>Phacelia secunda</i>	34	<i>Xeromelissa farellones</i>	75
<i>Adesmia montana</i>	29	Tachinidae sp. 2	71
<i>Melosperma andicola</i>	29	<i>Centris cineraria</i>	63
<i>Perezia carthamoides</i>	28	<i>Chilicola guanicoe</i>	62
<i>Loasa caespitosa</i>	27	Chloropidae sp. 1	57
<i>Taraxacum officinale</i>	27	Polilla moteada	57
<i>Sanicula graveolens</i>	26	<i>Chilicola curvapeligrosa</i>	56
<i>Oriastrum chilense</i>	25	<i>Tropidia notata</i>	56
<i>Berberis empetrifolia</i>	20	<i>Dolichogyna pictus</i>	55
<i>Tristagma bivalve</i>	16	<i>Hypodynerus lachensis</i>	55
<i>Anarthrophyllum gayanum</i>	14	<i>Megachile sauleyi</i>	55
<i>Calceolaria arachnoidea</i>	14	<i>Centris nigerrima</i>	49
<i>Nassauvia axillaris</i>	14	Tachinidae sp. 5	49
<i>Quinchamalium parviflorum</i>	14	Thysanoptera sp.1	43
<i>Senecio pentaphyllus</i>	13	<i>Megachile semirufa</i>	42
<i>Latace andina</i>	12	<i>Araucosimus</i> cf. <i>oriflamus</i>	40
		<i>Villa bigotti</i>	27
		Tachinidae sp. 3	26
		Thysanoptera sp.2	26
		Chloropidae sp. 3	22
		<i>Liorhysus</i> aff. <i>hyalinus</i>	22
		<i>Pyrausta chilialia</i>	22
		<i>Microcerella spinosa</i>	20
		<i>Caenohalictus cyanopygus</i>	15
		<i>Hemipenthes differens</i>	14
		<i>Yramea cytheris</i>	7
		<i>Caenohalictus aplacodes</i>	1
		<i>Caenohalictus</i> sp.	1
		Therevidae sp. 1	1